

La estrategia de desarrollo de los ecosistemas

El entendimiento de la sucesión ecológica proporciona las bases para resolver el conflicto del ser humano con la naturaleza¹

EUGENE P. ODUM
Athens (Georgia, Estados Unidos), 1969.

[The Strategy of Ecosystem Development](#)

Los principios de la sucesión ecológica pueden ser de aplicación en la relación entre el ser humano y la naturaleza. El marco de la teoría sucesional debe revisarse como base que permita resolver la actual crisis ambiental. La mayoría de las ideas referentes al desarrollo de sistemas ecológicos se basan, bien en datos descriptivos de los cambios producidos en comunidades bióticas obtenidos mediante la observación durante largos periodos de tiempo, o bien en suposiciones muy teóricas; muy pocas de las hipótesis generalmente aceptadas se han comprobado experimentalmente. Gran parte de la confusión, vaguedad y ausencia de trabajos experimentales en este área tienen su causa en la tendencia por parte de los ecólogos a considerar la *sucesión* como una idea simple y unidimensional, cuando en realidad se trata de un conjunto de procesos que interactúan entre sí y en el cual algunos llegan a contrarrestar las acciones de otros.

Según el planteamiento aquí presentado, la sucesión ecológica conlleva el desarrollo de los ecosistemas; se trata de un concepto que tiene muchos paralelismos con la biología del crecimiento de los organismos y también con el desarrollo de las sociedades humanas. Se considera un ecosistema, o sistema ecológico, a una unidad de organización biológica constituida por todos los organismos existentes en un área dada (es decir, una *comunidad*) que interactúan con el entorno físico de modo que el flujo de energía producido conduce a determinadas cadenas tróficas y ciclos de materiales característicos del sistema. El propósito de este artículo consiste en resumir en forma de cuadro, los componentes y etapas de desarrollo de un ecosistema, destacando aquellos aspectos de la sucesión ecológica que puedan aceptarse desde la base del conocimiento actual, aquellos que necesitan ser estudiados más a fondo y aquellos que tienen una especial importancia sobre la ecología humana.

Definición de sucesión

Una sucesión ecológica puede definirse en función de tres parámetros (ODUM, 1963):

1. Es un proceso ordenado de crecimiento de una comunidad, lo bastante direccional como para poder considerarlo predecible.
2. Es el resultado de la modificación del entorno físico por parte de la comunidad. Esto significa que la comunidad controla el proceso de sucesión, aunque el entorno físico determine los patrones, el ritmo de los cambios y a menudo establezca los límites del crecimiento.
3. La sucesión culmina en un ecosistema estable, en el cual se mantiene un máximo de biomasa (o contenido de mucha información) y de relaciones de simbiosis entre los organismos por unidad de flujo energético disponible.

En pocas palabras, la *estrategia* de sucesión como proceso a corto plazo es básicamente la misma *estrategia* de desarrollo evolutivo a largo plazo que se da en la biosfera —es decir, aumento de control sobre el entorno físico, o bien homeostasis² con el mismo en el sentido de alcanzar un máximo de protección frente a posibles perturbaciones. Como se ilustra más abajo, la estrategia de *máxima protección* (entendida como el mantenimiento del mayor número posible de estructuras vivas complejas) a menudo entra en conflicto con el objetivo humano de *máxima producción*. Llegar a reconocer la base ecológica de este conflicto es, posiblemente, el primer paso para el establecimiento de políticas sensatas de usos del suelo.

Los primeros estudios descriptivos de la sucesión en dunas de arena, praderas, bosques, litorales marinos y otros lugares, y algunas consideraciones funcionales más recientes, han llevado a la teoría básica enunciada más arriba. ODUM Y PINKERTON (1955), basándose en la ley de LOTKA (1925) o «ley de la máxima energía en sistemas biológicos», fueron los primeros en señalar que durante la sucesión se produce un cambio fundamental

¹Publicado en *Science* 126, pp. 262-270.

²[Homeostasis = conjunto de fenómenos de autorregulación conducentes al mantenimiento de una relativa constancia en el medio interno de un organismo. N. de T.]

CUADRO 1: Modelo tabular de la sucesión ecológica: tendencias que aparecen en el desarrollo de ecosistemas

Atributos del ecosistema	Estado joven (en desarrollo)	Estado maduro
Energía de la comunidad		
1. Ratio P/R (Producción bruta/Respiración)	Mayor o menor que 1	Tiende a 1
2. Ratio P/B (Producción bruta/Biomasa)	Alta	Baja
3. Ratio B/E (Biomasa fijada/ud. de energía)	Baja	Alta
4. Producción neta de la comunidad (cosecha)	Alta	Baja
5. Cadenas alimenticias	Lineales, predominio del pasto	En forma de red, predominio de los detritus
Estructura de la comunidad		
6. Materia orgánica total	Poca	Mucha
7. Nutrientes inorgánicos	Extrabióticos	Intrabióticos
8. Diversidad de especies (I): Variedad	Poca	Mucha
9. Diversidad de especies (II): Uniformidad	Baja	Alta
10. Diversidad Bioquímica	Baja	Alta
11. Estratificación y heterogeneidad espacial (diversidad de patrones)	Poco organizada	Bien organizada
Desarrollo vital		
12. Nichos de especialización	Amplios	Reducidos
13. Tamaño de los organismos	Pequeño	Grande
14. Ciclos vitales	Cortos, simples	Largos, complejos
Ciclo de nutrientes		
15. Ciclos minerales	Abiertos	Cerrados
16. Intercambios de nutrientes, entre los organismos y el entorno	Rápidos	Lentos
17. Importancia de los detritus en la regeneración de nutrientes	Poca	Mucha
Presión de selección		
18. Forma de crecimiento	Selección según r (rapidez)	Selección según K (realimentación)
19. Producción	Cantidad	Calidad
Homeostasis total		
20. Simbiosis interna	Poco desarrollada	Muy desarrollada
21. Conservación de nutrientes	Poca	Mucha
22. Estabilidad (resistencia a las perturbaciones externas)	Poca	Mucha
23. Entropía	Alta	Baja
24. Información	Poca	Mucha

en el destino de los flujos de energía, pues una cantidad de energía cada vez mayor se dedica al mantenimiento. MARGALEF (1962, 1963) ha documentado recientemente esta base bionenergética de la sucesión y ha ampliado el concepto.

En el Cuadro 1 se han ordenado los cambios que habitualmente se producen en las características estructurales y funcionales dentro de un ecosistema en desarrollo. Por razones de conveniencia para el enfoque del artículo, los 24 atributos de un ecosistema se han agrupado bajo seis epígrafes. En los casos en los que se dispone de suficientes datos, las curvas de ritmo de crecimiento suelen salir convexas, y los cambios se dan más rápidamente al inicio; sin embargo, también pueden darse patrones bimodales o cíclicos.

La bioenergía en el desarrollo de ecosistemas

Los atributos del 1 al 5 del Cuadro 1 representan las variables de bioenergía del ecosistema. En las fases tempranas de una sucesión ecológica, en la *naturaleza joven* por así decirlo, la tasa de producción primaria, o fotosíntesis total (bruta), llamada P , supera la tasa de respiración (R) de la comunidad, de modo que la relación P/R es mayor que 1. En el caso singular de la contaminación orgánica, la relación P/R es por lo general menor que 1. En ambos casos, sin embargo, la teoría muestra que P/R tiende a 1 en el proceso de sucesión. En otras palabras, en un ecosistema maduro o que ha alcanzado su clímax, la energía fijada tiende a equilibrarse con el coste energético de mantenimiento (es decir, la respiración total de la comunidad). La relación P/R es, por tanto, un excelente indicador funcional de la madurez relativa del sistema.

En cuanto la tasa de producción P supera la de respiración R , la materia orgánica y la biomasa (B) se acumularán en el sistema (Cuadro 1, ítem 6), con el resultado de que la relación P/B tenderá a disminuir o, viceversa, las relaciones B/P , B/R o B/E (siendo $E = P + R$) aumentarán (Cuadro 1, ítems 2 y 3). En teoría, pues, la cantidad de biomasa que sigue creciendo gracias a la energía disponible (E) aumenta al máximo en la fase madura (Cuadro 1, ítem 3). En consecuencia, la producción neta o rentabilidad de la comunidad a lo largo de un ciclo anual es muy alta en la naturaleza joven y baja o tendente a cero en la naturaleza madura (Cuadro 1, ítem 4).

Comparación de una sucesión en un microcosmos de laboratorio y en un bosque

En un micro-ecosistema de laboratorio los cambios biológicos son rápidamente visibles. Los micro-ecosistemas acuáticos, procedentes de diversos sistemas como por ejemplo las charcas, han sido estudiados por BEYERS (1963). Algunos de estos cultivos mezclados pueden reproducirse fácilmente en laboratorio y se mantienen indefinidamente en un estado de clímax, dentro de un matraz en un medio definido, con la única aportación de luz solar³. Si se inoculan muestras de un sistema maduro en el mismo medio sin organismos, en menos de 100 días se produce la sucesión, de la que resulta de nuevo un sistema maduro. En la figura 1, se compara el patrón general de una sucesión autótrofa conseguida en 100 días en un microcosmos basado en los datos de COOKE (1967), con un modelo hipotético de sucesión en un bosque a lo largo de 100 años, presentado por KIRA Y SHIDEI (1967).

Durante los primeros 40 o 60 días del microcosmos estudiado, la producción neta diaria (P) supera la respiración nocturna (R), de modo que el sistema acumula biomasa (B)⁴. Después de esta *eclosión*, que se produce a los 30 días, ambas cifras empiezan a declinar y en un plazo de 60 a 80 días prácticamente se igualan. La proporción B/P , expresada en gramos de carbono fijado por gramos de carbono producidos durante el día, crece desde 20 hasta 100 cuando se alcanza un estado estable. Así, además del equilibrio entre los metabolismos autótrofos y heterótrofos alcanzado en la fase de clímax, también se produce una estructura orgánica de gran tamaño mantenida a base de bajas tasas de producción y de respiración.

Si bien la comparación entre el pequeño microcosmos de laboratorio y un ecosistema natural no es del todo válida, es evidente que las tendencias observadas en el laboratorio son las mismas en los procesos de sucesión observados en el campo y en grandes masas de agua. Las sucesiones estacionales siguen muchas veces ese mismo patrón: un primer florecimiento estacional caracterizado por el rápido crecimiento de algunas especies dominantes, seguido más adelante por el crecimiento de la proporción B/P , un aumento de la diversidad y un estado

³Los sistemas hasta ahora utilizados para comprobar las teorías ecológicas se han obtenido de charcas de depuración de aguas, y se han cultivado en el medio número 36 del estudio de TAUB Y DOLLAR (1964). Se trata de sistemas cerrados en cuanto a materia (no entran ni salen elementos orgánicos), pero están abiertos a la atmósfera mediante el tapón de algodón que cierra el cuello del matraz. Por lo general, los microecosistemas de un litro de capacidad contienen dos o tres especies de algas no flageladas y de una a tres especies de cada uno de los protozoos flagelados, ciliados, rotíferos, nematodos y ostracodos; un sistema obtenido de una depuradora contiene al menos tres especies de hongos y 13 tipos de bacterias aisladas (GORDON, 1967). Estos cultivos son, por tanto, una especie de ecosistema mínimo que cuenta con las mismas microespecies que ya se encontraban en el caldo ancestral y que funcionan como una unidad en condiciones de laboratorio, dentro de una cámara de cultivo (de 18 a 24 grados Celsius; fotoperiodo de 12 horas; iluminación de 10 a 100 luxes).

⁴Para obtener datos del metabolismo del microcosmos se midieron los cambios del pH a lo largo del día, y la biomasa (en términos de materia orgánica total y carbono total) se determinó mediante la recolección periódica en sistemas réplicas del estudiado.

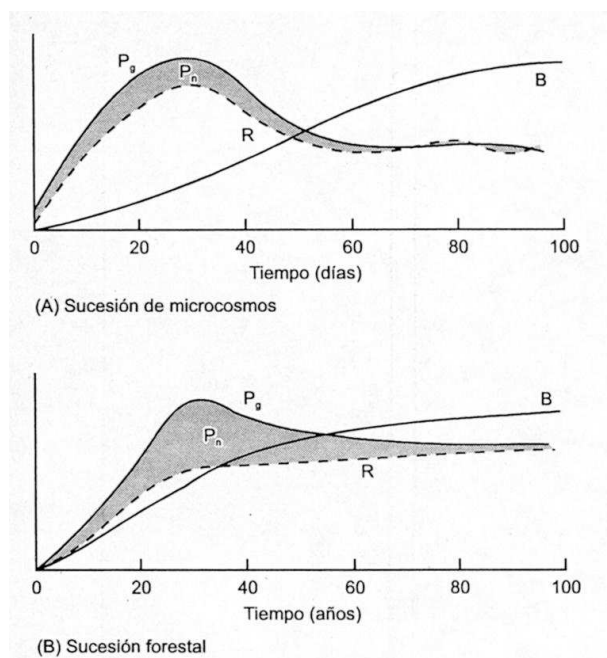


FIGURA 1: Comparación entre los flujos energéticos presentes en una sucesión de microcosmos y una sucesión forestal. P_g es la producción bruta, P_n es la producción neta; R es la respiración total de la comunidad; B la biomasa total.

relativamente estable, dentro de su temporalidad, de las cifras de P y R . Puede ser que los sistemas abiertos no experimenten en el estado maduro un descenso en la productividad total, como ocurre con los sistemas limitados en el espacio, pero el patrón general suele coincidir.

Estas tendencias no contradicen el modelo clásico de la limnología (ciencia de los lagos y las lagunas) que describe los lagos como una progresión desde un estado menos productivo (oligotrófico) hasta otro más productivo (eutrófico). El Cuadro 1 se refiere a los cambios producidos desde dentro por procesos biológicos del ecosistema. La eutrofización, natural o artificial, se produce cuando los nutrientes se importan desde fuera del lago, es decir, desde la cuenca hidrográfica. Esto equivale a añadir nutrientes al microsistema del laboratorio o a echar fertilizantes a un campo de cultivo: el sistema retrocede, en términos de la sucesión, a un estado inicial de eclosión o florecimiento súbito. Algunos estudios recientes sobre los sedimentos aparecidos en los lagos (MACKERETH, 1965; COWGILL Y HUTCHINSON, 1964; y HARRISON, 1962), así como ciertas reflexiones teóricas (MARGALEF, 1964) indican que los lagos evolucionan hacia un estado progresivamente oligotrófico cuando el aporte de nutrientes en sus cuencas se ralentiza o cesa. Por tanto, cabe la esperanza de que la problemática eutrofización artificial de nuestros lagos pueda revertir si el flujo de nutrientes provenientes de las cuencas de captación se reduce. Lo que esta situación pone de manifiesto es, sobre todo, que para afrontar correctamente los problemas de contaminación debemos considerar como ecosistema no únicamente el lago o arroyo, sino la cuenca de captación en su totalidad. A pesar de la lógica aplastante de tal propuesta, resulta sorprendente lo difícil que es encontrar científicos u organismos con capacidad de financiación que miren más allá de sus especialidades y apoyen el estudio de unidades de paisaje de mayor tamaño.

Cadenas alimenticias y redes alimenticias

Durante el proceso de desarrollo de un ecosistema cabe esperar que se produzcan cambios sutiles en el patrón de funcionamiento de las cadenas alimenticias. En las primeras fases, debido a la poca diversidad, las relaciones alimenticias suelen ser simples y lineales. Es más, la utilización heterótrofa de la producción neta se realiza sobre todo vía cadenas alimenticias originadas en los pastos, es decir, según la secuencia vegetación-animal herbívoro-animal carnívoro. Por el contrario, en los niveles de mayor madurez, las cadenas se convierten en redes complejas, en las que la mayor parte de la energía de origen biológico es transportada por rutas de tipo detrítico (Cuadro 1, ítem 5). En un bosque maduro, por ejemplo, la proporción de materia consumida (o sea, pastada) de origen vivo no llega al 10% de la producción neta anual (BRAY, 1961); la mayor parte de lo consumido proviene de materia muerta (detritus), a través de mecanismos lentos y complejos que incluyen interacciones entre animales y microor-

ganismos de los que aún se tiene poco conocimiento. El tiempo que requiere una sucesión ininterrumpida facilita el establecimiento de asociaciones muy íntimas y de adaptaciones recíprocas entre animales y plantas, lo que conduce al desarrollo de mecanismos que reducen la posibilidad de apacentamiento —desarrollo de tejidos no digeribles, como la celulosa o la lignina—, el control por retroalimentación entre plantas y herbívoros (PIMENTEL, 1961), y la presión de los depredadores sobre los herbívoros (PAINE, 1966). Estos mecanismos permiten a la comunidad biológica mantener una estructura orgánica compleja y de gran tamaño, que mitiga las perturbaciones del entorno físico. Una situación de estrés agudo o cambios demasiado rápidos producidos por fuerzas externas pueden destruir estos mecanismos de protección y permitir crecimientos cancerígenos de ciertas especies, como bien ha comprobado el hombre, por desgracia. Un ejemplo de enfermedad inducida por estrés ocurrió en el Laboratorio Nacional de Brookhaven, en cuyo jardín los robles sufrieron el ataque de áfidos (pulgones), cuando se debilitó la translocación de azúcares y aminoácidos debido a la radiación continua con rayos gamma (WOODWELL, 1965:1-15).

Los rastreadores de radiación están proporcionándonos la manera de trazar los mapas de las cadenas alimenticias que se producen en los ecosistemas naturales, de tal modo que pronto se podrán analizar conceptualizándolas como redes o desde el álgebra matricial. Recientemente, por ejemplo, gracias a rastreadores de radiación de fósforo, hemos conseguido trazar el mapa de los vínculos alimenticios, abiertos y relativamente lineales, que unen a las plantas y a los insectos en una fase temprana de la sucesión (WIEGERT, ODUM Y SCHNEL, 1967).

Diversidad y sucesión

Donde quizá haya más controversia en cuanto a la teoría de la sucesión sea sobre el tema, muy debatido y complejo, de la diversidad⁵. Resulta importante distinguir entre diferentes índices de diversidad, puesto que no todos siguen una misma tendencia en un proceso de desarrollo. En el Cuadro 1 aparecen cuatro componentes de la diversidad (ítems 8 a 11).

La variedad de especies, expresada como número de especies por número total de individuos o número de especies por área tiende a aumentar durante los primeros estados del desarrollo de una comunidad. Un segundo componente de la diversidad, denominado uniformidad (LLOYD Y GHELARDI, 1966), es la proporción de individuos de cada especie por número total de individuos. Por ejemplo, dos sistemas pueden contener 10 especies y 100 individuos en total, es decir, la misma proporción número de especies/número total, pero su uniformidad puede variar, dependiendo si de cada especie hay 10 individuos, o si de una especie hay 91 individuos y del resto, uno de cada. La fórmula de SHANNON,

$$- \sum_i (n_i \div N) \log_2(n_i \div N)$$

donde n_i es el número de individuos de cada especie y N es el número total de individuos, se utiliza frecuentemente como un índice de diversidad porque combina las dos componentes de la misma, la variedad y la uniformidad, en una única aproximación. Pero, como otros parámetros de acumulación, la fórmula de SHANNON puede llegar a desvirtuar el comportamiento de estos dos aspectos ciertamente diferentes de la diversidad. Por ejemplo, en nuestro experimento más reciente ocurrió que una situación de estrés agudo causado por insecticidas redujo el número de especies de insectos en relación con el número de individuos, pero a la vez aumentó la uniformidad dentro de las especies supervivientes más abundantes (BARRET, 1969). En este caso, los componentes de la *variedad* y de la *uniformidad* tenderían a anularse en la fórmula de SHANNON.

Si bien puede aceptarse como probable que durante la sucesión se produzca un aumento de la variedad de las especies junto con la ausencia de una especie o grupo de especies dominante (es decir, con un aumento de la uniformidad)⁶, puede que algunos cambios en la comunidad ocasionen tendencias contrarias. Un aumento en el tamaño de los organismos, un aumento en la duración y la complejidad de los ciclos vitales y un aumento de la competitividad inter-especies que puede dar como resultado la exclusión de especies por competitividad (Cuadro 1, ítems 12-14) son tendencias que pueden llegar a reducir el número de especies que pueden vivir en un área dada. En los primeros estados de florecimiento de una sucesión, los organismos tienden a ser pequeños y a tener ciclos vitales simples y altas tasas de reproducción. Los cambios de tamaño parecen ser una consecuencia de, o una adaptación a, los desplazamientos de los nutrientes, que pasan de ser inorgánicos, a ser orgánicos (Cuadro 1, ítem 7). En un entorno rico en nutrientes minerales, el tamaño pequeño es una ventaja, especialmente para los organismos autótrofos, debido a la alta proporción de superficie en relación con el volumen. Al ir evolucionando el ecosistema, sin embargo, los nutrientes inorgánicos tienden a estar cada vez más ligados a la biomasa (es decir, se convierten en intrabióticos), de modo que la ventaja se desplaza hacia los organismos de mayor tamaño (tanto a

⁵Para obtener una visión general sobre el debate acerca de los patrones de diversidad en las especies, véase SIMPSON(1949), WILLIAMS(1953), HUTCHINSON(1959), MARGALEF(1958), MACARTHUR Y MACARTHUR(1961); HAIRSTON(1959), PATTEN(1960), LEIGH(1965), PIANKA(1966), y PIELOU Y THEORET(1966).

⁶En nuestros estudios sobre procesos de sucesión natural en cultivos de cereales, tanto el índice n de especies / n total de individuos como el índice de uniformidad aumentaron en todos los niveles tróficos, pero especialmente en los depredadores y los parásitos. Mientras que en el ecosistema natural sólo el 44 % de las especies eran fitófagos, en el campo de trigo lo era el 77 % de la población.

los individuos más grandes dentro de una misma especie como a las especies de mayor tamaño) que tienen mayor capacidad de almacenamiento y ciclos vitales más complejos, por lo que se adaptan mejor a la sobreabundancia o a la escasez estacional de los nutrientes, así como de otros recursos. Aún no se sabe si la relación aparentemente directa entre el tamaño de los organismos y la estabilidad es el resultado de una retroalimentación positiva o simple casualidad (BONNER, 1968).

Por tanto, el que la diversidad de las especies siga aumentando o no durante la sucesión depende del aumento de los nichos potenciales que resulten del aumento de la biomasa, de la estratificación (Cuadro 1, ítem 9), y de que otras consecuencias de la organización biológica contrarresten las desventajas del aumento de tamaño y de competitividad. Nadie ha podido aún catalogar todas las especies de un área dada, y mucho menos hacer el seguimiento de la diversidad de todas las especies en un proceso de sucesión. Sólo hay datos disponibles para segmentos de la población (árboles, aves, etc). MARGALEF sostiene que la diversidad tenderá a alcanzar un máximo durante los estados iniciales e intermedios y decaerá al alcanzar el clímax. En un estudio de poblaciones de aves a lo largo de un gradiente sucesional se ha detectado un patrón bimodal (JOHNSTON Y ODUM, 1956): el número de especies aumenta durante los estados iniciales de la sucesión, en la fase de *campo de cultivo abandonado*, disminuye en la fase de bosque joven y vuelve a aumentar en el bosque maduro.

La variedad de especies, su uniformidad y estratificación son sólo tres aspectos de la diversidad que varían a lo largo del proceso de sucesión. Más importante incluso puede que sea el aumento de la diversidad de los compuestos orgánicos, no sólo de los que se encuentran en la biomasa, sino en aquellos producidos como productos de desecho y liberados en los medios (aire, suelo, agua). Un aumento de este tipo de *diversidad bioquímica* (Cuadro 1, ítem 10) nos lo encontramos en el aumento de la variedad de pigmentos vegetales que se produce a lo largo de un gradiente sucesional en situaciones acuáticas, como ha descrito MARGALEF (1967). La diversidad bioquímica dentro de una comunidad o dentro de los sistemas no ha sido estudiada hasta el grado que lo ha sido la diversidad de especies. Por tanto no puede generalizarse al respecto; únicamente puede decirse con seguridad que a lo largo de la sucesión los compuestos metabólicos orgánicos juegan un papel cada vez más importante como reguladores que estabilizan el crecimiento y la composición del ecosistema. Esos metabolitos resultan importantísimos para la prevención de un crecimiento de la población por encima de la densidad deseable, reduciendo así las oscilaciones según el sistema se va haciendo más estable.

La relación causa-efecto entre la diversidad y la estabilidad de un ecosistema no está del todo clara y debe estudiarse desde muchos ángulos. Si se demostrase que la diversidad biótica mejora la estabilidad del medio físico o es su resultado, tendríamos una clave importante para la conservación. La conservación de setos vivos, bosques selváticos, especies sin interés económico, aguas no eutrofizadas y otros ejemplos de variedad en el paisaje humano podrán justificarse por razones científicas, además de por razones estéticas, incluso si dicha conservación supone cierta pérdida de productividad. En otras palabras ¿es la variedad la chispa de la vida o es realmente necesaria para la duración del ecosistema, incluidos los seres humanos?

El ciclo de nutrientes

Una tendencia importante en el desarrollo sucesional es el cierre de los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes más importantes, el nitrógeno, el fósforo y el calcio (Cuadro 1, ítems 15 á 17). Los sistemas maduros, en comparación con aquellos en vías de desarrollo, tiene una mayor capacidad para captar y mantener los nutrientes que circulan por el sistema. Por ejemplo, BORMANN Y LIKENS (1967) han estimado que en un bosque maduro del hemisferio norte con clima templado, la pérdida de calcio por la escorrentía de los arroyos es de sólo 8 kilogramos por hectárea, de un total de 365 kilogramos de calcio por hectárea susceptible de intercambio. De los 8 kg, unos 3 kg son recuperados a través del agua de lluvia, de modo que para mantener el equilibrio de minerales es necesario obtener únicamente 5 kg de calcio del desgaste de las rocas subterráneas. La reducción del volumen de la vegetación, o cualquier otra acción que haga retroceder la sucesión hasta un estado más primitivo dará como resultado un aumento en el agua de escorrentía recogida⁷, pero este aumento conlleva siempre una gran pérdida de nutrientes que, además, pueden producir eutrofización aguas abajo. A no ser que se produzca un incremento del desgaste de las rocas que compense esa pérdida, el total de nutrientes intercambiables sufre un agotamiento gradual (por no mencionar los posibles efectos sobre la estructura del suelo como resultado de la erosión). La fertilidad de un sistema joven con ciclos de nutrientes abiertos no puede mantenerse sin aportes de nuevos nutrientes. Ejemplos de ello son la cultura de flujo continuo de las algas o la agricultura intensiva, con aporte de grandes cantidades de fertilizante al año.

Las tasas de pérdidas de nutrientes aumentan en un gradiente latitudinal desde los polos al ecuador, por ello el papel de la comunidad biótica en la retención de nutrientes es especialmente importante en las áreas de selva

⁷El aumento de la escorrentía como resultado de la reducción de la cubierta vegetal se ha demostrado en cuencas de todo el mundo (HIBBERT, 1967). Se dispone de datos sobre el balance hidrológico a largo plazo (agua caída de lluvia en relación con el agua de escorrentía), pero el balance de minerales ha de estudiarse aún en profundidad. Insistimos en éste como uno de los principales objetivos dentro de la fase de análisis de ecosistemas en el Programa Internacional sobre Biología (*International Biological Program*).

amazónica en latitudes tropicales y subtropicales, incluyendo no sólo las áreas en tierra firme, sino también los estuarios. Teóricamente según nos acercamos al ecuador, un porcentaje cada vez mayor de los nutrientes disponibles permanece fijado en la biomasa, y por tanto, hay menos en el suelo o los sedimentos. Esta teoría está aún incompleta, pues faltan datos que demuestren esta tendencia geográfica. Por otro lado, es significativo que la agricultura intensiva del norte templado, que representa un tipo de ecosistema muy joven, en los trópicos sólo puede aplicarse como agricultura rotatoria, en la que los cultivos alternan con periodos de crecimiento vegetativo natural. La silvicultura, así como el cultivo por inundación del arroz, proporciona una retención de nutrientes mucho mejor y tiene una mayor esperanza de vida en las latitudes más cálidas.

Presión selectiva: calidad versus cantidad

Los estudios realizados por MACARTHUR Y WILSON (1967) sobre la colonización de islas nos proporcionan paralelismos directos con las fases de la sucesión ecológica en los continentes. Las especies con altas tasas de reproducción y crecimiento tienen más posibilidades de sobrevivir en las fases iniciales, cuando las islas están más despobladas. Por el contrario, la presión selectiva favorece a las especies que tienen menos potencial de crecimiento pero más capacidad para la supervivencia en las densidades estables de las fases maduras. Utilizando la terminología de las ecuaciones de crecimiento, en las que r es la tasa de crecimiento intrínseco y K es la asíntota superior o el tamaño de la población en equilibrio, podemos decir que la *selección según r* predomina al inicio de la colonización, mientras que la *selección según K* aumenta según crece el número de colonizadores. (Cuadro 1, ítem 18). Este mismo fenómeno puede observarse entre ciertas especies de insectos cíclicos del hemisferio norte, en las que las líneas genéticas más *activas* dominan cuando la densidad es baja, pero cuando ésta aumenta son sustituidas por líneas genéticas más *perezosas* y mejor adaptadas al hacinamiento⁸.

Se puede suponer que el gradiente sucesional va acompañado de cambios genéticos que afectan a toda la flora y la fauna ya que, como se ha explicado, la producción cuantitativa caracteriza los ecosistemas jóvenes, mientras que la producción cualitativa y el control de la realimentación son características de los sistemas maduros (Cuadro 1, ítem 19). Dentro del ecosistema, la selección se da sobre todo entre distintas especies, puesto que la sustitución de especies es una de las características de las series sucesionales. En la mayoría de los casos estudiados, pocas especies de las iniciales persisten hasta las fases maduras. Aún no está del todo estudiado si los cambios genéticos contribuyen a la adaptación de tales especies, pero algunos estudios sobre la genética de una comunidad de moscas *Drosophila* sugieren que ciertos cambios en la composición genética podrían influir en la regulación de la población (AYALA, 1968). Desde luego, si el género humano sobrevive a esta fase inicial de rápido crecimiento, estamos destinados a que cada vez nos afecte más esta presión selectiva, pues la adaptación a la vida en común con muchos otros será fundamental para la supervivencia.

Homeostasis global

Este breve repaso al desarrollo de los ecosistemas pone de relieve la naturaleza compleja de los procesos que en él interactúan. Si bien cabe cuestionarse hasta qué punto todas las tendencias descritas se presentan en todo tipo de ecosistemas, no hay duda de que como resultado neto de las acciones comunitarias se encuentran la simbiosis, la conservación de los nutrientes, una disminución de la entropía y un aumento de la información (Cuadro 1, ítems 20 a 24). La estrategia global consiste, como se enuncia al comienzo de este artículo, en lograr la mayor diversidad posible de estructuras orgánicas de gran tamaño, dentro de los límites establecidos por el aporte de energía disponible y por las condiciones físicas previamente establecidas (suelo, agua, clima, etc). Cuanto más funcionales y sofisticados son los estudios acerca de comunidades bióticas, más impresiona la importancia de fenómenos como el mutualismo, el parasitismo, la predación, el comensalismo y otras formas de simbiosis. La *colaboración* entre especies que no tienen nada que ver entre sí llama muchas veces la atención (por ejemplo, la existente entre coelenteros corales y algas, o entre micorrizas y árboles). En muchos casos, el control biótico sobre los pastos, sobre la densidad de población y sobre los ciclos de nutrientes proporcionan los principales mecanismos de realimentación que contribuyen a la estabilidad del sistema maduro al prevenir excesos y oscilaciones destructivas. Llegados a este punto, la pregunta aún sin respuesta es ¿envejecen los ecosistemas maduros, al igual que lo hacen los microorganismos? O, en otras palabras, después de un periodo largo de relativa estabilidad o madurez ¿vuelven los ecosistemas a desarrollar un metabolismo desequilibrado que les hace más vulnerables a enfermedades y demás perturbaciones?

⁸Ejemplos de estas especies son la oruga-tienda (WELLINGTON, 1957), así como el gusano del alerce (BALTENSWEILER, 1964).

Importancia de la teoría del desarrollo de ecosistemas en la ecología humana

La Figura 1 muestra un conflicto básico entre la estrategia humana y la de la naturaleza. El tipo de relaciones que se producen en un ecosistema en fase de eclosión, después de 30 días del microcosmos de laboratorio o de 30 años de bosque, coinciden con las que actualmente mantiene el hombre respecto a la naturaleza. Un ejemplo: el objetivo de la agricultura y las explotaciones forestales intensivas, tal y como se practican actualmente, es el de lograr tasas de producción lo más altas posible, sin dejar apenas nada en el paisaje una vez recogidas, es decir, con una alta eficiencia P/B . La estrategia de la naturaleza, por el contrario y según se ve en las fases maduras del proceso, se dirige hacia la eficiencia inversa, una ratio B/P alta, como aparece a la derecha del Cuadro 1. A lo largo de la existencia de la humanidad lo habitual ha sido preocuparse por obtener la máxima *producción* del territorio, desarrollando y manteniendo los ecosistemas en sus fases iniciales, generalmente en forma de monocultivos. Pero no sólo de pan y fibra (papel, algodón) vive el hombre, también necesita una atmósfera con un equilibrio $\text{CO}_2\text{-O}_2$, el colchón climático que proporcionan los océanos y las masas vegetales, así como agua limpia, es decir, improductiva, para uso cultural e industrial. Gran parte de los recursos esenciales para los ciclos vitales, por no mencionar las necesidades recreativas y estéticas, nos las proporcionan los territorios menos productivos. En otras palabras, el territorio no es un simple almacén de recursos, sino que es nuestro *oikos* (la casa) donde vivimos. Hasta hace poco la humanidad no se ha preocupado por el intercambio de gases, la disponibilidad de agua limpia, los ciclos de nutrientes o cualquier otra función de mantenimiento o protectora de los ecosistemas, principalmente porque ni nuestra capacidad de manipular el entorno, ni nuestro número han sido lo suficientemente grandes como para afectar a los equilibrios regionales y globales. Ahora es tristemente evidente que hemos llegado a afectar a dichos equilibrios, normalmente para mal. Ya no vale el enfoque «un problema, una solución», debe ser sustituido por un análisis de los ecosistemas que considere al género humano como una parte, y no a-parte, del entorno.

El territorio más ameno y a la vez el más seguro para vivir es aquel que presenta una considerable variedad de cultivos, bosques, lagos, arroyos, caminos, marismas, costas y terrenos baldíos, es decir, una mezcla de comunidades con diferentes edades ecológicas. Cada uno de nosotros rodeamos nuestra vivienda, más o menos instintivamente, con cubiertas protectoras no comestibles (árboles, arbustos, hierba), mientras que intentamos extraer hasta el último grano de nuestros cultivos. A todos nos parece que los campos de cereales (maíz en el caso de EE.UU) son algo bueno, claro, pero a nadie le gustaría vivir en un maizal, y sería ciertamente suicida cubrir todo el territorio y toda la biosfera con maizales, dado que las oscilaciones serían gravísimas.

Simplificando puede decirse que el principal problema que la sociedad actual afronta se centra en determinar de forma objetiva a partir de qué punto tenemos *demasiado de algo bueno*. Éste es un reto absolutamente novedoso para la humanidad, que hasta ahora se las ha tenido que ver más a menudo con problemas de escasez que con problemas de sobreabundancia. De este modo, el hormigón es algo *bueno*, pero deja de serlo si se cubre de hormigón medio planeta. Los insecticidas son *beneficiosos* pero dejan de serlo si se utilizan de manera indiscriminada y en grandes cantidades. Igualmente, los embalses y presas han demostrado ser una aportación artificial al territorio muy útil para el hombre ¡pero eso no quiere decir que tengamos que embalsar todo el agua del país! Los embalses pueden solucionar determinados problemas, al menos temporalmente, pero sin embargo aportan poco en cuanto a producción agrícola y debido a las enormes pérdidas que se producen por evaporación, no son la mejor forma de almacenar agua, que donde mejor se almacena es en las cuencas hidrográficas o en los acuíferos subterráneos. Por otro lado, la construcción de grandes presas es un pozo sin fondo que se abastece de la recaudación de impuestos. Si bien uno por uno todos estamos dispuestos a admitir que ya hay demasiadas presas o cualquier otra intervención de gran escala en el territorio⁹, los gobiernos están tan fragmentados y faltos de sistemas de análisis, que no existe ningún mecanismo efectivo que registre las señales negativas antes de que se produzca una catástrofe. ¡Y así nuestras instituciones espoleadas por el entusiasmo político y popular a favor de la construcción de presas, están dispuestas a embalsar todo río o arroyo que discurra por Norteamérica!

La sociedad necesita, y debe encontrar lo más rápidamente posible, un modo de acometer el territorio en su totalidad, de manera que nuestra capacidad de intervención (es decir, los medios tecnológicos) no sobrepase nuestra capacidad de comprensión de las consecuencias e impacto de los cambios producidos. Hace poco se han propuesto dos formas posibles para el establecimiento de un mecanismo de control político en cuestiones ambientales: una organización no gubernamental de alcance nacional, o bien un grupo de organismos gubernamentales. El *movimiento por la conservación del suelo en Norteamérica* es un excelente ejemplo de un programa dedicado a la consideración de toda la agricultura y ganadería, así como toda una cuenca hidrográfica de un territorio, como una unidad ecológica. La ciudadanía entiende bien la conservación del suelo y la apoya; sin embargo, las organizaciones por la conservación del suelo se han mantenido orientadas hacia la agricultura y la ganadería, sin centrarse en el reto del territorio rural-urbano, que es donde hoy se encuentran los problemas más graves. Y es que en la sociedad

⁹[N. de T. Pensemos en trazados de carreteras, de trenes de alta velocidad, con sus correspondientes viaductos, túneles, etc.]

estadounidense disponemos en teoría de mecanismos que pueden tratar el ecosistema en su conjunto, pero ninguno de ellos es realmente operativo.¹⁰

CUADRO 2: Comparación entre las características de los ecosistemas jóvenes y maduros

Joven	Maduro
Producción	Protección
Crecimiento	Estabilidad
Cantidad	Calidad

La importancia de la teoría del desarrollo de los ecosistemas en la planificación territorial puede destacarse con el *mini-modelo* del Cuadro 2, que compara las características de los ecosistemas jóvenes y los maduros en términos más generales que los del Cuadro 1. Es matemáticamente imposible obtener el máximo de más de un término a la vez, de modo que no pueden darse los dos extremos simultáneamente en el mismo lugar. Dado que las seis características son deseables en el conjunto, surgen inmediatamente dos posibles soluciones al dilema. Podemos llegar a un término medio que nos proporcione una calidad y una producción moderadas en todo el territorio, o podemos planificar deliberadamente una compartimentación del mismo para mantener así en unidades separadas áreas muy productivas y áreas de protección sujetas a diferentes formas de gestión (desde cultivos intensivos a gestión de los espacios silvestres). Si la teoría del desarrollo de ecosistemas es válida y aplicable a la planificación, la llamada «estrategia de usos mixtos» o múltiples de la que tanto se habla funcionará sólo desde uno de estos dos planteamientos, pues en la mayoría de los casos los usos múltiples propuestos entran en conflicto unos con otros. Resulta oportuno, por tanto, examinar algunos ejemplos de ambas estrategias: la del término medio y la de la compartimentación.

Estabilidad fluctuante

Un ecosistema puede llegar a mantenerse en un punto intermedio de su desarrollo si sufre regularmente una perturbación física aguda que le hace permanecer en un estado intermedio entre la juventud y la madurez. Los que podríamos llamar *ecosistemas de nivel fluctuante de agua* son buenos ejemplos. Los estuarios y las zonas afectadas por las mareas en general, permanecen en un estado joven y relativamente fértil gracias precisamente a las mareas que proporcionan la energía necesaria para la rápida circulación de los nutrientes. Así mismo, los humedales de agua dulce, como los Everglades de Florida permanecen en un estado sucesional joven debido a las fluctuaciones estacionales del nivel de agua. Durante la temporada seca (invierno) se acelera la descomposición aerobia de la materia orgánica acumulada, lo que libera nutrientes que permiten una explosión de la producción durante la temporada lluviosa (verano). Los ciclos vitales de muchos organismos están íntimamente acoplados a esta periodicidad. La cigüeña de bosque, por ejemplo, se reproduce al principio de la temporada seca, cuando el nivel del agua comienza a descender y los peces pequeños se concentran en pozas aisladas, lo que facilita su captura. Si el nivel del agua permanece alto durante la época que corresponde a la estación seca, o baja durante la estación húmeda, la cigüeña no llegará a anidar (KAHL, 1964). Si se estabiliza el nivel del agua de los Everglades mediante la construcción de diques y embalses, como algunos proponen actualmente, más que proteger se destruirán los Everglades tal como ahora los conocemos, así como todo el sistema natural de drenaje de la zona. Sin descensos del nivel del agua ni incendios periódicos, las charcas se llenarían de materia orgánica y la sucesión ecológica convertiría el actual ecosistema de charcas y praderas en un humedal boscoso.

Resulta curioso que no se reconozca la importancia de los cambios periódicos en los niveles del agua en lugares naturales como los Everglades cuando precisamente el aprovechamiento de dichas crecidas y descensos constituye la base de algunos de los sistemas de cultivo más duraderos de la humanidad.¹¹ El llenado y vaciado alterno de charcas ha sido un procedimiento muy habitual de piscicultura en Europa y en Oriente desde hace siglos. Igualmente, el sistema de cultivo del arroz, basado en la inundación, la evaporación del agua y la aireación del suelo es otro buen ejemplo. El arrozal es, por así decirlo, una analogía cultivada de los ecosistemas naturales en los que el nivel de agua fluctúa periódicamente.

El fuego es otro factor físico cuya aparición periódica ha sido de vital importancia para el hombre y para la naturaleza a lo largo de los siglos. Hay biotas, como la sabana africana o el chaparral californiano, completamente

¹⁰IRA RUBINOFF (1968), en lo referente al debate sobre una propuesta para un canal que uniera los océanos Atlántico y Pacífico, hace un llamamiento para pedir una «comisión de control para la manipulación ambiental» con «amplios poderes para aprobar, desaprobar, o modificar todas las alteraciones importantes en los entornos marítimos y acuáticos...».

¹¹Como hace tiempo señaló ALDO LEOPOLD (1941), parece que el hombre no percibe el comportamiento orgánico de un sistema a no ser que lo haya construido él mismo. ¡Esperemos no tener que reconstruir completamente la biosfera para llegar a reconocer el valor de los sistemas naturales!

adaptados a los incendios periódicos; en ellos se produce lo que los ecólogos denominan «clímax del fuego» (COOPER, 1961). El hombre ha utilizado el fuego deliberadamente para mantener dicho clímax o para retroceder en la sucesión hasta el punto deseado. En las planicies costeras del sureste de los EE.UU, los pequeños incendios de frecuencia moderada pueden conservar un pinar joven sin que llegue al estado sucesional maduro, menos rentable económicamente. Los bosques controlados mediante este sistema de incendios producen menos madera que las explotaciones forestales (alineaciones de árboles jóvenes que se talan siguiendo un calendario de plazos más bien breves) pero proporcionan una cubierta más protectora del territorio, madera de mayor calidad y un hogar para ciertas especies de aves (codornices, urogallos, etc) que no sobrevivirían en una explotación. El clímax del fuego es, por tanto, un ejemplo de término medio entre la simplicidad productiva y la diversidad protectora.

Debe destacarse que este tipo de estabilidad por fluctuaciones periódicas funciona únicamente cuando toda la comunidad biótica (incluyendo plantas, animales y microorganismos) está adaptada a la particular intensidad y frecuencia de la perturbación. Dicha adaptación —resultado del proceso de selección— requiere largos períodos de tiempo, medibles en la escala de la evolución. La mayoría de las perturbaciones ocasionadas por el ser humano son demasiado súbitas, demasiado violentas, o demasiado arrítmicas para que se produzca la adaptación de todo el ecosistema; de este modo lo que se producen son altibajos críticos más que cierta estabilidad. En muchos casos sería preferible la modificación de ecosistemas naturalmente adaptados para usos productivos antes que su rediseño completo.

Hacia una agricultura de los detritus

Según se ha indicado anteriormente, la utilización heterótrofa de la producción primaria en ecosistemas maduros implica en gran parte el consumo lento de detritus. No hay razones por las que el ser humano no pueda hacer un mayor uso de los detritus, obteniendo así alimentos y otros productos de un tipo de ecosistema más protector. De nuevo se trata de encontrar una solución de compromiso, dado que la cosecha a largo plazo no llegará a ser tan abundante como la obtenida de la explotación directa de la cadena alimentaria. Una agricultura de los detritus tendría, por otro lado, algunas ventajas que compensarían los inconvenientes. La agricultura actual se basa en la selección de las especies vegetales de mayor rendimiento y palatabilidad, características que las hacen más vulnerables al ataque de insectos y enfermedades. En consecuencia, cuanto más se seleccione según el ritmo de crecimiento y la sucuencia, más se habrá de invertir en el control químico de plagas; lo que conllevará un aumento de la probabilidad de envenenamiento de organismos útiles, y desde luego de envenenamiento de nosotros mismos. Una solución sería seguir la estrategia opuesta, es decir, seleccionar especies vegetales cuyo sabor no sea agradable o que produzcan sus propios insecticidas, y una vez cosechadas convertirlas en comestibles mediante procesos industriales de enriquecimiento químico y microbiológico. De ese modo, podríamos dedicar nuestro ingenio al proceso de enriquecimiento de los alimentos en lugar de envenenar nuestro entorno a base de tóxicos plaguicidas. El ensilaje (producción de forraje mediante la fermentación de pastos de escaso valor) es un procedimiento muy conocido. El cultivo en Oriente de especies piscícolas que se alimentan de detritus es otro ejemplo similar.

Mediante la explotación de la cadena alimenticia detrítica, el ser humano puede extraer de los sistemas naturales una cantidad considerable de recursos, sin modificar aquéllos en exceso ni destruir su valor protector o estético. El cultivo de ostras en los estuarios es un buen ejemplo. En Japón, la ostricultura mediante balsas y palangres ha demostrado ser una manera muy práctica de recolectar los productos naturales en estuarios y bahías poco profundas. FURUKAWA (1968:49-61) ha observado que la producción de ostras cultivadas en la prefectura de Hiroshima se ha multiplicado por diez desde 1950, y que en 1965 la producción de ostras de este distrito (unas 240.000 toneladas de alimento) llegó a ser diez veces mayor que la producción natural de todo el país. En Estados Unidos la ostricultura es factible a lo largo de toda la costa atlántica y desde luego en la zona del Golfo de México. Una mayor inversión en el cultivo de ostras y otros moluscos proporcionaría además la mejor protección frente a la contaminación, pues al tratarse de una industria extremadamente sensible a la contaminación, la menor amenaza movilizaría políticamente a los productores.

El modelo de compartimentación

Aunque a veces dan resultado, los sistemas de compromiso o de término medio no se adaptan bien, ni son la solución más deseable para todo el territorio. Es necesario hacer más énfasis en la compartimentación, de modo que los ecosistemas en fase de eclosión, los estables y los intermedios puedan conectarse con las áreas urbanas e industriales para su beneficio mutuo. Conociendo los coeficientes de transferencia que definen el flujo de energía y el movimiento de materia y organismos (incluido el hombre) entre dichos compartimentos, podrían determinarse mediante cálculos por analogía los límites razonables, tanto en tamaño como en capacidad de carga, de cada compartimento. Se podría empezar con un modelo simplificado como el de la Figura 2, con cuatro compartimentos de igual área, divididos según el criterio de funciones bióticas básicas, según el cual un área puede ser (i) productiva,

(ii) de protección, (iii) un término medio entre (i) y (ii), o (iv) urbano-industrial. Mediante un ajuste continuo de los coeficientes de transferencia tomados de situaciones reales y mediante modelos computerizados que permitan aumentar o disminuir el tamaño y la capacidad de cada compartimento, sería posible determinar objetivamente los límites que habría que imponer para mantener el equilibrio global y local en el intercambio de la materia y energía necesarias para la vida. Un procedimiento de análisis del sistema proporciona al menos una aproximación a la solución del dilema planteado por la pregunta ¿cómo determinar cuándo estamos abusando de algo bueno? También nos proporciona un modo de evaluar hasta qué punto la contaminación, la radiación, la productividad y otras presiones sobre los ecosistemas constituyen auténticos sumideros energéticos (ODUM, 1967a:81; ODUM, 1967b:99; WATT, 1968).

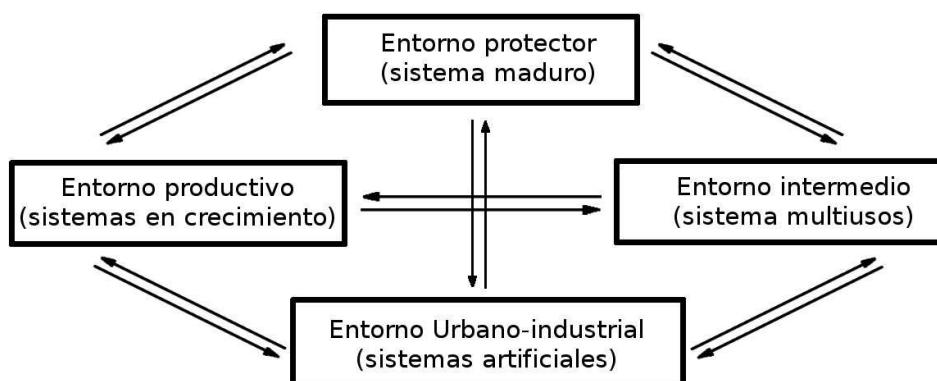


FIGURA 2: Modelo compartimental de los cuatro tipos básicos de entornos que el ser humano necesita, definidos a partir de los criterios de edad sucesional y de ciclos de energía y materia

La puesta en marcha de cualquier tipo de compartimentación supondría la zonificación del territorio y ciertas restricciones al uso de determinadas zonas de tierra y masas de agua. Aunque la zonificación urbana está totalmente aceptada, su aplicación presenta problemas, pues las restricciones al uso ceden a las presiones demográficas y de la economía cortoplacista. La zonificación del paisaje requeriría un nuevo orden de pensamiento. Para disponer de territorios terrestres y acuáticos de las categorías *protectoras* en cantidad suficiente, habrá que aplicar medidas legales como desgravaciones fiscales, restricciones de uso, protecciones ambientales y cesiones al dominio público. En varios estados de EE.UU (entre ellos Nueva Jersey y California) en los que la presión demográfica y la contaminación están empezando a causar daños, se ha empezado a ir en esta dirección, promulgando una legislación sobre *espacios libres* destinada a conseguir que la mayor cantidad posible de territorio no ocupado pase a ser *de protección*, para poder planificar su uso futuro sobre una base más racional y científica. Uno de los grandes valores de EE.UU como país es la gran extensión del mismo protegida como parques y bosques nacionales, refugios de vida silvestre, etc. El hecho de que estas áreas, al igual que los océanos, no vayan a explotarse inmediatamente nos da tiempo para acelerar los estudios ecológicos y los programas necesarios para determinar qué proporción entre los diferentes tipos de territorio resulta la más equilibrada para una buena relación del ser humano con la naturaleza. Los océanos, por ejemplo, deberían permanecer para siempre como territorio de protección y no productivo, si las suposiciones de ALFRED REDFIELD (1958) son correctas. REDFIELD considera que los océanos, que conforman la mayor parte de la hidrosfera, son los que rigen la biosfera; que ellos ralentizan y controlan la tasa de descomposición y de regeneración de los nutrientes, creando y manteniendo de este modo el entorno terrestre, básicamente aeróbico, al cual están adaptadas las formas de vida superior, entre ellas, el ser humano. La eutrofización de los océanos como último cartucho para alimentar a la población terrestre podría tener efectos gravísimos en la reserva de oxígeno de la atmósfera.

Hasta que se pueda determinar con mayor precisión hasta dónde puede extenderse la agricultura intensiva y la ciudad dispersa a costa de territorios de protección, más valdría conservar la mayor cantidad de superficie de éstos intacta. Por tanto, la conservación de las áreas naturales no es un lujo periférico para la sociedad, sino una inversión en bienes raíces de la que esperamos obtener intereses. También puede ser que las restricciones de uso de suelo y de agua sean en la práctica la única forma de evitar la superpoblación o la sobreexplotación de los recursos, o ambas cosas a la vez. Resulta de lo más interesante la analogía entre las restricciones de uso y ese mecanismo natural de control llamado *territorialidad*, que utilizan muchas especies animales para evitar la aglomeración y el estrés social (ARDREY, 1967).

Dado que los problemas económicos y legales que conlleva la zonificación son peliagudos, urge que las facultades de derecho establezcan departamentos o institutos de *legislación territorial* y que se empiece a formar a

abogados del territorio que sean capaces no sólo de aplicar la legislación existente, sino de redactar nueva legislación para las instituciones regionales, federales y nacionales. En la actualidad, la sociedad está concienciada, y debe estarlo, sobre los derechos humanos y civiles; los derechos ambientales son igualmente fundamentales. El lema «una persona un voto» es válido, pero también lo es «una persona una hectárea».

La educación, por supuesto, juega un papel muy importante en la concienciación acerca de nuestra dependencia del entorno natural. Quizá haya que empezar a enseñar los principios de los ecosistemas en tercero de primaria. Una cartilla escolar sobre el ser humano y su entorno podría lógicamente constar de cuatro capítulos, uno por cada uno de los cuatro entornos básicos, representados en forma de diagrama en la Figura 2.

De los muchos libros y artículos recientes acerca de la crisis ambiental, hay dos que van más allá del *echarse las manos a la cabeza* y sugieren propuestas para conseguir una reorientación de los objetivos de la sociedad. GARRIET HARDIN (1968), en un artículo reciente de *Science* señala que, puesto que la densidad de población óptima está por debajo de la máxima, no hay una solución estrictamente técnica al problema de la contaminación ocasionada por la superpoblación; la solución según él sugiere, sólo puede alcanzarse mediante medidas legales y morales de «coerción mutua, mutuamente acordadas por la mayoría de los ciudadanos». EARL F. MURPHY (1967), en un libro titulado *Governing Nature* insiste en que el enfoque únicamente regulador no es suficiente para proteger recursos naturales como el agua o el aire, cuyo deterioro no debe, no puede permitirse. En el libro trata sobre medidas como los sistemas de permisos, las cargas de efluentes, las sobretasas al receptor, los gravámenes y la internalización de costes como incentivos económicos para conseguir el «acuerdo de coerción mutua» de HARDIN.

Por supuesto, el modelo tabular sobre el desarrollo de ecosistemas propuesto en este artículo presenta muchos paralelismos en el desarrollo de la propia sociedad humana. Igual que en el ecosistema pionero, en la sociedad pionera resultan ventajosas las altas tasas de natalidad, el crecimiento rápido, los beneficios económicos inmediatos, así como la explotación de los recursos accesibles e intactos; sin embargo, al acercarnos al nivel de saturación se deben reconducir dichas tendencias hacia una mayor simbiosis (es decir *derechos civiles, ley y orden, educación y cultura*), así como hacia el control de la natalidad y el reciclaje de recursos. El objetivo fundamental que la humanidad debe lograr, como especie que está pasando de una fase de crecimiento vertiginoso a la que hemos demostrado estar bien adaptados, a otra de un mayor equilibrio y densidad, aún poco comprendida y a la que hasta ahora presentamos poca tendencia a adaptarnos consiste en el equilibrio entre juventud y madurez en nuestro sistema socio-ambiental.

Referencias bibliográficas

- R. ARDREY
1967 *The Territorial Imperative*.
Atheneum, Nueva York
- F. J. AYALA
1968 «Genotype, environment, and population numbers»
Science, 162, p. 1453
- W. BALTENSWEILER
1964 «*Zeiraphera griseana* Hübner (*Lepidoptera: Tortricidae*) in the European Alps. A Contribution to the Problem of Cycles»
Can. Entomologist, 96, p. 792
- G. W. BARRETT
1969 «The effects of an acute insecticide stress on a semi-enclosed grassland ecosystem»
Ecology, 49, p. 1019
- R. J. BEYERS
1963 «Metabolism of twelve aquatic laboratory microecosystems»
Ecol. Monographs, 33, p. 281
- J. T. BONNER
1963 *Size and Cycle*.
Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- F. H. BORMANN & G. E. LIKENS
1967 «Nutrient Cycling»
Science, 155, p. 424
- J. R. BRAY
1961 «Measurement of leaf utilization as an index of minimum level of primary consumption»
Oikos, 12, p. 70

- G. D. COOKE
1967 «The Pattern of Autotrophic in Laboratory Microcosms»
BioScience, 17, p. 717
- C.F. COOPER
1961 «The ecology of fire»
Sci. Amer., 204, p. 150, april
- U. M. COWGILL & G. E. HUTCHINSON
1964 *Proc. Intern. Limnol. Ass.*, 15, p. 644
- P. FRANK
1968 «Life histories and community stability»
Ecology, 49, p. 355
- FURUKAWA
1968 *Proceedings Oyster Culture Workshop*
Marine Fisheries Division, Georgia Game and Fish Commission, Brunswick
- R. GORDON
1967 *Aneides aeneus. Catalogue of American Amphibians and Reptiles.*
Tesis. University of Georgia
- N. G. HAIRSTON
1959 «Species abundance and community organization»
Ecology, 40, p. 404
- G. HARDIN
1968 «The Tragedy of the Commons»
Science, 162, p. 1243
- A. D. HARRISON
1962 «Hydrobiological studies on alkaline and acid still waters in the Western Cape Province»
Trans. Roy. Soc. S. Africa, 36, p. 213
- A. R. HIBBERT
1967 «Forest treatment effects on water yield.»
International Symposium on Forest Hydrology
Pergamon Press, Nueva York, pp. 527-543
- G. E. HUTCHINSON
1959 «Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals?»
Amer. Naturalist, 93, p. 145
- D. W. JOHNSTON & E. P. ODUM
1956 «Breeding bird populations in relation to plant succession on the piedmont of Georgia»
Ecology, 37, 50
- M.P. KAHL
1964 «Food ecology of the wood stork (*Mycteria americana*) in Florida»
Ecol. Monographs, 34, p. 97
- T. KIRA & T. SHIDEI
1967 «Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific»
Japan. J. Ecol., 117, p. 70
- E. G. LEIGH
1965 «On the relation between the productivity, biomass, diversity, and stability of a community»
Proc. Nat. Acad. Sci. U.S., 55, p. 777
- A. LEOPOLD
1941 En *Symposium on Hydrobiology*, Ed. Madison, the University of Wisconsin press editado por James G Needham; Paul B Sears; Aldo Leopold; Wisconsin Alumni Research Foundation, Madison, p. 17
- M. LLOYD & R. J. GHELARDI
1966 «A table for calculating the equitability component of species diversity»
J. Animal Ecol., 33, p. 217

- A. J. LOTKA
1925 *Elements of Physical Biology*.
Williams and Wilkins, Baltimore
- R. MACARTHUR & J. MACARTHUR
1961 «On Bird Species Diversity»
Ecology, 42, p. 594
- R. H. MACARTHUR & E. O. WILSON
1967 *Theory of Island Biogeography*.
Princeton Uni. Press, Princeton, N.J.
- F. J. H. MACKERETH
1965 «Chemical investigation of lake sediments and their interpretation»
Proc. Roy. Soc. London Ser., B 161, p. 295
- R. MARGALEF
1958 «Information Theory in Ecology»
Gen. Systems, 3, p. 36
- R. MARGALEF
1962 «Successions in marine populations»
Advan. Frontiers Plant Sci., 2, p. 137-186
- R. MARGALEF
1963 «On certain unifying principles in ecology»
Amer. Naturalist, 97, p. 357-374
- R. MARGALEF
1964 «Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations»
Proc. Intern. Limnol. Ass., 15, p. 169
- R. MARGALEF
1967 «Some concepts relative to the organization of plankton»
Oceanog. Marine Biol., Annu. Rev. 5, p.257
- E. F. MURPHY
1967 *Governing Nature*.
Quadrangle Books, Chicago
- E. P. ODUM
1963 *Ecology*.
Holt, Rinehart & Winston, Nueva York, cap.6
- H. T. ODUM & R. C. PINKERTON
1955 «Time's speed regulator, the optimum efficiency for maximum output in physical and biological systems»
American Scientist, 43, p. 331
- H. T. ODUM
1967a «Work circuits and system stress»
en *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems* H. E. Young, Ed.
(Univ. of Maine Press, Orono, p. 81)
- H. T. ODUM
1967b «Biological circuits and the marine systems of Texas»
en *Pollution and Marine Ecology*
eds. Wiley Interscience, New York. p. 99-157
- R. T. PAINE
1966 «Food web complexity and species diversity»
American Naturalist, 100, p. 65
- B. C. PATTEN
1960 «Preliminary Method for Estimating Stability in Plankton»
J. Marine. Res. (Sears Found. Marine. Res.), 20, 57
- E. R. PIANKA
1966 «Latitudinal gradients in species diversity»
Amer. Naturalist, 100, p. 33

- E. C. PIELOU, J. THEORET
1966a «The measurement of diversity in different types of biological collections»
Biol., 13, p. 131
- E. C. PIELOU, J. THEORET.
1966b «Species-Diversity and Pattern-Diversity in the Study of Ecological Succession»
Biol., 10, p. 370
- D. PIMENTEL
1961 «Animal population regulation by genetic feedback mechanism»
Amer. Naturalist, 95, p. 65
- IRA RUBINOFF
1968 «Central American sea-level canal: possible biological effects»
Science, 161, p. 857
- A. C. REDFIELD
1958 «The biological control of chemical factors in the environment»
Amer. Scientist, 46, p. 205
- F. B. TAUB, A.M. DOLLAR
1964 «A chlorella-Daphnia food-chain study: The design of a compatible chemically defined culture medium»
Limnol. Oceanog., 9, p. 61
- K. E. F. WATT
1968 *Ecology and Resource Management*.
McGraw-Hill, New York
- W. G. WELLINGTON
1957 «Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem»
Can. J. Zool., 35, p. 293
- R. G. WIEGERT, E. P. ODUM, J. H. SCHNELL
1967 «Forb-arthropod food chains in a one-year experimental field»
Ecology, 48, p. 75
- C. B. WILLIAMS
1953 «The relative abundance of different species in a wild animal population»
J. Animal Ecol., 22, p. 14
- G. M. WOODWELL.
1965 *Ecological Effects of Nuclear War*
Brookhaven Nat. Lab. Pub. 924(T-381)