Ecología

RAMÓN MARGALEF

Catedrático de Ecología
de la Universidad de Barcelona

Ediciones Omega, S. A. / Casanova, 220 / Barcelona-11

1

Introducción histórica

La constitución de una ciencia va unida al cultivo del espíritu y al desarrollo de la civilización y, sin esforzarse mucho, se pueden seguir las raíces de cualquier disciplina, definida en los términos actuales, buscando sus orígenes, más o menos débiles, a veces con un considerable esfuerzo de interpretación, hasta los antiguos filósofos griegos, o la sabiduría china, o en la Biblia, según las preferencias de cada cual. En el caso de la Ecología, aún podemos retroceder más en el tiempo, pues ciertamente los pueblos cazadores del paleolítico poseyeron un conocimiento nada despreciable sobre la manera de funcionar la naturaleza, como confirma, además de su misma supervivencia como especie, la prueba documental de las representaciones plásticas que nos han dejado.

El definir una ciencia y darle nombre —cosa muy importante para ciertos espíritus— no suele ocurrir hasta mucho más tarde. Ésta es la regla más general, pues a veces se da nombre a lo que todavía no forma un cuerpo sistematizado de conocimientos, presumiblemente en espera y confianza de lo que pueda venir. Y no raramente el que da nombre a una ciencia no es un cultivador de la misma, sino un espectador, o un filósofo deseoso de trazar un esquema de los conocimientos humanos.

Finalmente, el contenido de una ciencia que tiene ya nombre y arrastra tras sí una historia, es función del momento, o de la escuela, y tampoco resulta pertinente dedicar demasiado tiempo a debatir la propiedad del nombre si resulta que el contenido actual no coincide exactamente con el que se aceptó o previó a la hora de definirla.

La Ecología no escapa a esta triple determinación: histórica, dogmática y basada en la práctica del momento presente. Los autores suelen coincidir en atribuir la introducción de la voz Ecología (Oekologie) al biólogo alemán Ernst H. Haeckel (1834-1919), el año 1869, quien la entiende como el estudio de las relaciones de un organismo con su ambiente inorgánico u orgánico, en particular el estudio de las relaciones de tipo positivo o «amistoso» y de tipo negativo (enemigos) con las plantas y animales con los que convive. Haeckel era un entusiasta paladín y propagador de las ideas de Darwin y sus actividades no caían precisamente dentro del campo de la Ecología; pero tuvo conciencia del desarrollo de la biología y de que existía un campo de estudio que no se hallaba adecuadamente cubierto por ninguna de las ciencias particulares que ya tenían nombre. Haeckel fue

persona pródiga en proponer tecnicismos de eufónicas raíces griegas y parece que su influencia se haya dejado sentir en la ciencia bautizada por él. En efecto, los ecólogos durante mucho tiempo han tenido tendencia a utilizar una terminología complicada que, en realidad, resulta ser innecesaria, pues apenas servía más que para disimular la ausencia de conocimientos precisos.

Este capítulo se dedicará a considerar la perspectiva histórica de lo que hoy consideramos como Ecología. No se trata simplemente de trazar a grandes rasgos el desarrollo de una serie de líneas de pensamiento más o menos convergentes, recordando algunos nombres especialmente significativos, sino también de utilizar este recorrido para evaluar el éxito de las distintas estrategias de investigación. Servirá, además, para ahorrar referencias más concretas a la historia en los capítulos que siguen.

El concepto o definición de la Ecología varía según los autores. No sé si es aconsejable dar una definición formal al principio del libro. Mi punto de vista queda claro por los materiales que se incluyen en los capítulos que siguen. Pero a mi modo de ver, los nueve primeros capítulos, esto es, del 2 al 9, no corresponden a la Ecología en sentido estricto o, por lo menos, a lo que creo debe considerarse como su núcleo. Los capítulos 2 a 6 se refieren a características del medio externo y a cómo responden a ellas los organismos: el resultado es que las diversas especies manifiestan determinados *síndromes de adaptación*. Del estudio de las características morfológicas y funcionales de un organismo podemos deducir correctamente muchas de las características del medio donde su vida se desarrolla habitualmente. Esto se ha considerado casi siempre como Ecología, con el nombre de Autoecología o Ecología de las especies o de los individuos, considerados aisladamente. En realidad se trata de una fisiología «al aire libre», complementada de un repaso de cuáles son las características de los ambientes naturales y de la forma en que el análisis científico las descompone en una serie de «factores». Los capítulos 7, 8 y 9 se refieren a la Biogeografía. Este tema no siempre se incluye en la Ecología; pero es tan necesario como la Autoecología y, en cierto modo, ocupa una posición complementaria o paralela. La Autoecología trata de explicar por qué determinada especie puede vivir en un lugar; la Biogeografía cómo ha podido llegar a colonizarlo.

El resto del libro se refiere siempre a sistemas formados por individuos de muchas especies, en el seno de un ambiente de características definibles, e implicados en un proceso dinámico e incesante de interacción, ajuste y regulación, expresable bien como intercambio de materia y energía, bien como una secuencia de nacimientos y muertes, y uno de cuyos resultados es la evolución a nivel de las especies y la sucesión a nivel del sistema entero. Un sistema de este tipo, es decir, formado por organismos vivos, un retazo cualquiera de la biosfera, es un ecosistema. La palabra ecosistema no se usa en el sentido de unidad concreta, sino de nivel de organización; la tarea o pretensión de deslindar unidades escapa de momento a nuestro propósito.

La Ecología sería la biología de los ecosistemas. El nivel de referencia, por tanto, no es ni el conjunto de átomos, ni el de moléculas, ni el de células, sino el nivel de organización cuyos elementos constitutivos esenciales son individuos de distintas especies. A pesar de las preferencias personales por esta definición, puede complementarse con otras definiciones igualmente aceptables. Todas éstas o las más de ellas, en síntesis, vienen a decir que la Ecología estudia las relaciones recíprocas entre el medio y los organismos, o entre los organismos entre sí. Otra definición más profunda que jocosa, a pesar de su apariencia y que se aplicó originariamente a la Geografía en una forma similar, declara que la Ecología es lo que resta de la biología, cuando todo lo realmente importante ha recibido otro nombre. Esta definición es buena porque destaca el carácter de síntesis de la Ecología. Y si hay algo característico de la vida, como objeto de estudio de una Biología fundamental, se halla más en el camino de la síntesis que en el del análisis. Con estos comentarios creo que queda bien acotado el campo de la Ecología. La propaganda actual, a favor de la conservación de la naturaleza y de valorizar la Ecología, ha conducido a usar este término de manera poco precisa. Puede disculparse, porque se trata de un movimiento bien intencionado, que puede contribuir a sensibilizar al público acerca de la responsabilidad en que incurrimos de llevar a situaciones extremas las relaciones que ligan al hombre y el resto de la naturaleza. Al fin y al cabo, las poblaciones humanas son objeto de estudio de la Ecología igual que las de cualquier otra especie.

La historia de la Ecología se aparta de la de otras ciencias porque mientras que, en general, estas ciencias tienden al análisis, a circunscribir y luego a dividir su campo de trabajo, la Ecología es una ciencia de síntesis, que combina materiales de distintas disciplinas con puntos de vista propios. No es como un tronco de origen lejano que con el tiempo se ramifica y cada rama da la correspondiente ciencia, sino que forma como varias raíces, originadas independientemente, que más tarde confluyen en una disciplina. Los materiales de cada una de las raíces eran descriptivos o de alcance limitado, y sólo después,

con cierta abstracción, se pudo ver lo que tenían de común. Hace falta un considerable proceso de síntesis para reunir temas tan dispares como la descripción del paisaje y la demografía humana. Sin embargo, ya se puede suponer que el grado de abstracción y de generalización que los diversos autores creen conveniente en la Ecología varía enormemente. Para unos conviene hacer un esfuerzo importante hasta el establecimiento de principios o generalizaciones; para otros, por lo menos en la etapa presente, hay que limitarse a la acumulación de «hechos» y no permitirse demasiadas especulaciones teóricas. Estos puntos de vista se manifiestan en todos los aspectos. En el matemático, por ejemplo, los empíricos consideran que la mejor aportación de la Matemática a la Ecología está en el campo de la Estadística y, de usar expresiones analíticas, las prefieren hechas para cada caso, aunque tengan poco sentido biológico, y sean más bien funciones de interpolación. Por el contrario, los más teóricos aspiran a expresiones muy generalizadas y en las que pueda encontrarse sentido biológico, aunque puedan ajustarse menos a cada caso concreto; probablemente aspiran a una Ecología rigurosamente deductiva, casi como la Física, o, por lo menos, la creen hasta cierto punto posible.

Aunque el autor de este libro más bien tiende a inclinarse hacia el bando de los teóricos o generalistas, reconoce que el progreso se origina por la aportación de materiales muy concretos. En realidad toda ciencia avanza con un proceso de acopio de datos, generalizaciones, desarrollo de principios teóricos, deducción de consecuencias y exposición a prueba de las deducciones de la teoría; pero sólo puede hablarse de ciencia si hay cierto grado de abstracción, y ésta es siempre necesaria en un libro, pues de otra forma dicho libro se convierte en un simple catálogo de datos. Pero aun supuesto este último caso, las reglas seguidas para ordenar el catálogo revelan que no hay ausencia de teoría. El carácter de confluencia de varias disciplinas que tiene la Ecología casi obliga al desarrollo de principios teóricos que proporcionen unión a materiales muy dispares.

Las viejas raíces de la Ecología, como se ha dicho, son múltiples. Aunque forzando un poco las cosas, se pueden reconocer por lo menos cuatro: 1) Descripción y ordenación del paisaje geográfico; 2) cuestiones prácticas de agricultura, ganadería, etc.; 3) fisiología y etología, y 4) demografía, con introducción de puntos de vista matemáticos. Estas distintas direcciones de estudio tienden a fusionarse hacia el último tercio del siglo pasado, que es la fecha de nacimiento de la Ecología como tal. Probablemente, un catalizador muy importante para la constitución de la Ecología, habida consideración de su carácter multidisciplinario, fue el que trabajaran juntos científicos de distintas especialidades en grandes expediciones y en laboratorios comunes. Es la fecha en que tuvo lugar la expedición del «Challenger» y en que fueron creados los primeros laboratorios costeros. La cooperación entre botánicos, zoólogos, fisiólogos, químicos y geólogos fue más estrecha entre los estudiosos del medio acuático —quizá porque debieron convivir en un espacio más reducido— que entre los del medio

Figura 1-1 *El* Marine Laboratory, *en Plymouth, Gran Bretaña.*

terrestre. Sea por esta razón, sea por la circunstancia que el agua permite mejor darse cuenta de los ciclos de elementos y de las interacciones entre distintas especies, pero probablemente por las dos razones a la vez, el caso es que la Ecología de medios acuáticos se anticipó a la terrestre en desarrollar conceptos dinámicos de producción, biomasa y equilibrio. No en vano un trabajo de 1887, de S. A. Forbes, se titula «El lago como microcosmos», y en la misma década del 1880, Victor Hensen, a través del estudio del plancton, trata de trazar un balance de la producción de los mares.

Los oceanógrafos por una parte y los limnólogos, o estudiosos de las aguas continentales, por otra, siguieron su camino de manera un tanto independiente. Ambos basaron parte de sus investigaciones en materiales acopiados por descriptores que habían seguido la tradición de los antiguos microscopistas y que, en el estudio del plancton y de otros organismos acuáticos, encontraban solaz y hacían trabajo útil. El estudio de las aguas dulces era menos costoso y menos duro que el de los mares. Recientemente se ha operado una nueva aproximación entre oceanógrafos y

limnólogos, con beneficios mutuos. Una de sus manifestaciones es el establecimiento de revistas comunes, como *«Limnology and Oceanography»* (a partir de 1955).

No se debe olvidar la aportación a la Ecología de los economistas. El ejemplo de Malthus ha sido repetido hasta la saciedad; pero no es este un caso aislado, sino que aún más importante pudo ser la contribución al desarrollo del concepto de producción y de optimación de ciertas situaciones o estructuras. Sin embargo, la influencia ha sido en parte desorientadora, pues hizo olvidar a veces que no es lo mismo la optimación a favor del hombre que explota el sistema, que la optimación en el interior del ecosistema.

A partir de 1930 se consolida la Ecología general, en la que ya no se hace distinción entre ecología animal y ecología vegetal, división monstruosa que se había arrastrado durante cierto número de años, ni entre ecología acuática y ecología terrestre, división algo más justificable, por el funcionamiento distinto de los respectivos ecosistemas y las diferentes técnicas de estudio que requieren; pero que probablemente hay que sacrificar, a favor de una formulación más general de los principios de la Ecología.

Figura 1-2 *Una parte del conjunto de laboratorios de investigación en Woods Hole, Massachusetts.*

La época actual se caracteriza por la gran cantidad de información que se acumula rápidamente, mediada, en parte, por nuevas técnicas de medición automática y de registro. Las modernas computadoras electrónicas proveen el requisito indispensable para la elaboración de una información abundante; pero su servicio a la Ecología probablemente ha sido mayor en el terreno de la simulación de sistemas complicados. En este sentido es posible pasar de un enunciado verbal de relaciones ecológicas a un lenguaje de computadora (Watt [41]) y establecer un modelo lógico con numerosas conexiones. Este método constituye una prueba excelente del valor de las hipótesis de Ecología.

Numerosísimas personas han contribuido a la constitución de la Ecología actual, algunos trabajando como ecólogos, otros cultivando disciplinas periféricas y en conexión con la Ecología. Este breve resumen histórico menciona unos pocos nombres que sirven como referencia de fechas y para proveer una conexión con la historia de la biología en general; pero es injusto por silenciar los nombres de los más, aunque algunos de ellos se podrán encontrar en las referencias bibliográficas al final de cada capítulo.

Geografía del paisaje

Toda descripción y clasificación de tipos de país y de paisaje implica tomar en consideración las plantas y los animales característicos. El paisaje entero se descompone en pequeñas piezas de mosaico y es usual que la vegetación desempeñe un papel importante en su caracterización. En este punto, el geógrafo hace la distinción entre flora y vegetación. La flora es el conjunto de las especies de plantas; la palabra vegetación se refiere más bien a cómo se disponen dichas especies, a la fisonomía de la cubierta vegetal, es decir, a un concepto verdaderamente ecológico, la parte vegetal de un ecosistema. No infrecuentemente, la vegetación se puede caracterizar con referencia a ciertas *especies dominantes*, otro concepto ecológico reconocido de muy antiguo, como lo prueba la existencia de nombres de lugar que hacen referencia a colectivos de plantas (Pinar, Pineda, Quejigar, Albareda, Poblet, etc.). Ha sido tradicional en geografía aceptar la correspondencia entre la distribución de ciertas plantas y ciertos tipos de clima o de ambiente en general.

Una ciencia se desarrolla cuando se ofrece la posibilidad de un estudio comparado y de abstraer rasgos comunes. Es seguro que los grandes descubrimientos geográficos crearon la base propicia para el desarrollo de la Ecología. En distintos continentes se veían bosques, praderas, etc., que, con mostrar una fisonomía semejante, estaban formados por especies distintas. El que se encontrara una u otra especie era algo accidental, un capricho del Creador, si se quiere; pero el que en todos los casos se combinaran dando conjuntos equivalentes no dejó de pesar en el ánimo de los antiguos naturalistas. En párrafos escritos por algunos de los exploradores españoles de América (Gonzalo Fernández de Oviedo, 1478-1557; José de Acosta, 1539?-1600; etc.) trasciende

esta preocupación; el indicio más claro es la trasposición de nombres vernáculos a otras especies de plantas y animales que tenían el mismo sentido o desempeñaban el mismo papel en la estructura de los respectivos ecosistemas, a especies vicarias, ocupantes de nichos similares, se diría más tarde.

La comparación entre América y Europa sigue siendo inspiradora para los grandes naturalistas y viajeros posteriores, como George L. Leclerc,

Figura 1-3 *J. Braun-Blanquet, en el jardín de la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine (SIGMA), de Montpellier.*

conde de Buffon (1707-1788) y Alexander von Humboldt (1769-1859), lo mismo que lo sería más tarde para Charles Darwin (1809-1882).

En todo este período el estudio de la Ecología, de las comunidades naturales, se centra en la vegetación. Es más fácil reconocer la dependencia entre distribución y clima, y sistematizar luego las observaciones, en el caso de las plantas que en el de los animales. El padre de la botánica sistemática, Carl Linnaeus (1707-1778) reconoce expresamente la relación entre la distribución de las plantas y las características ambientales y la existencia de diferencias en la composición de las floras a unas mismas latitudes. Alphonse A. de Candolle (1806-1893) es un nombre distinguido, aunque no esté por encima de los de una serie de ilustres botánicos ecólogos (Schröter [31], Warming [40], Schimper [30], Clements, Cowles, etc.), que gradualmente van formalizando la descripción de comunidades, hasta llegar a Braun-Blanquet [5], Sukachev, Tüxen y otros. Las distintas tendencias o escuelas aparecen muy relacionadas con las características de las regiones especialmente estudiadas. Es natural que el enfoque resulte ligeramente distinto para los estudiosos de la región alpina y mediterránea, sometida a la influencia humana desde milenios, con un complicado mosaico de pequeños retazos diferentes, que para los acostumbrados a grandes extensiones casi uniformes o de gradientes suaves. El desarrollo de la ciencia del suelo, Edafología o Pedología, en el siglo XIX, representa un complemento del estudio de la vegetación y un elemento más de síntesis ecológica. Pero en toda esta época se acentúa el divorcio entre ecología vegetal y ecología animal, aunque se reconoce el interés de los animales como agentes de la fecundación de las plantas (Christian Konrad Sprengel, 1750-1816), o de la dispersión de las diásporas.

Casi todos los libros de geografía física llevaban un capítulo de geografía botánica y, a veces, de geografía zoológica. Las nociones de especies vicarias y de fisonomía de la vegetación como adaptación o respuesta a un clima se clarifican considerablemente con la adopción de puntos de vista evolucionistas (Darwin). Entonces se tiende a separar lo estrictamente geográfico, en el sentido de determinación histórica de las características de las estirpes, y lo puramente «ecológico», relativo a los rasgos de adaptación a condiciones ambientales que pueden ser semejantes en áreas biogeográficamente desconectadas. Reina, aún hoy, cierta confusión a este respecto y quizá no sea inexacto decir que durante las primeras décadas que siguieron a la obra de Darwin, los biogeógrafos estrictos se mostraron más darwinistas, mientras que los autores que seguían en la tradición de la ecología vegetal tendían, a veces inconscientemente, hacia el lamarckismo.

El propio Darwin es autor de excelentes trabajos de Ecología (Estructura y distribución de arrecifes de coral, Fecundación de las orquídeas por los insectos, Plantas insectívoras, Formación de tierra vegetal por acción de las lombrices). Alfred R. Wallace (1823-1913) que es considerado como coinventor de la teoría de la selección natural, pero que en realidad se anticipó a Darwin en expresarla claramente, es el fundador de la zoogeografía basada en la evolución. Henry W. Bates (1825-1892), explorador de Amazonia, contribuye a la introducción de puntos de vista evolutivos en la biogeografía y en otros aspectos de la Ecología (mimetismo). Es notable que la impregnación de la Ecología por las ideas evolucionistas se hizo principalmente en el campo de la zoología, lo cual posiblemente contribuyó a mantener el distanciamiento entre ecología vegetal y animal. El aspecto evolucionista era patente en Biogeografía; pero esta ciencia necesitaba algunas grandes hipótesis ordenadoras, que todavía no se poseen de manera completa. A este respecto hay que recordar a Alfred Wegener (1880-1930), que sustituyó una caótica visión de hipotéticos puentes continenta-

les para explicar las distribuciones geográficas de organismos terrestres, por una visión mucho más elegante de movimientos horizontales de placas continentales, convenciendo rápidamente a los biogeógrafos y ecólogos. Los puntos de vista de Wegener, en lo que a la Biogeografía se refiere, fueron complementados por las ideas de Matthew acerca de las distribuciones centrífugas alrededor de las áreas de clima cambiante.

La Biogeografía tuvo que apoyarse en los indicios proporcionados por restos fósiles. Los grandes cambios en la sucesión de faunas y flores, en ciertas épocas geológicas, tienen un carácter lo suficientemente brusco como para hacer pensar en grandes catástrofes (Cuvier); pero enseguida se interpretan mejor como consecuencia de cambios ecológicos de la misma naturaleza que los actuales, aunque en algunos momentos de magnitud distinta. Pronto aparece una Paleoecología (O. Abel), que interpreta los fósiles no como útiles marcadores de terrenos, sino como testigos de una comunidad que funcionó igual que las comunidades actuales: muchos rasgos de la vida de especies desaparecidas se podían inferir a partir de sus caracteres de adaptación, interpretados a la luz de los conocimientos ecológicos actuales, con el complemento del estudio de pistas y otros indicios.

El estudio de distribuciones geográficas llega al descubrimiento de numerosas regularidades en la distribución de la riqueza de especies (diversidad) y en las características de las especies, con la formulación de reglas ecológicas, o interpretación ecológica de las clinas de caracteres.

Con cierto retraso respecto a la vegetación, el estudio de la distribución de los animales escapa a una formulación estrictamente biogeográfica histórica y entra en una vía más «ecológica», principalmente a través de un libro de Hesse [15] traducido luego al inglés, con complementos escritos por otros autores [16]. Este libro influyó considerablemente en la aproximación de zoólogos y botánicos para la descripción de comunidades mixtas, al destacar el significado de los animales en el ecosistema. Esto parecía entonces tan nuevo que Clements y Shelford [9] titulan su libro de 1939 «Bioecología» y no simplemente Ecología. A partir de entonces, sin embargo, cualquier estudio ecológico con un punto de vista geográfico y descriptivo acepta tácitamente la indisolubilidad de plantas y animales en la constitución de las comunidades naturales.

Aplicaciones prácticas

En muchas disciplinas se hace una distinción clara entre ciencia pura y ciencia aplicada. Semejante distinción es difícil y probablemente injusta en el caso de la Ecología.

Por una parte, la Ecología actual debe muchísimo a agrónomos, forestales, epidemiólogos, parasitólogos, ganaderos o criadores y estudiosos de las pesquerías. El estudio de insectos que constituyen plaga, y probablemente más que ninguno el de las plagas forestales, ha proporcionado materiales muy valiosos para el estudio de las fluctuaciones y dinámica de las poblaciones en general (Schwerdtfeger, etc.). Las poblaciones de peces de importancia pesquera son, probablemente, las mejor censadas, y los ictiólogos pesqueros han contribuido de manera esencial al desarrollo de la teoría de interacción entre poblaciones y a una teoría de la explotación, con la noción de «sobrepesca» o pesca excesiva (Russell). No debe olvidarse que Volterra, a quien tendremos que mencionar muy a menudo, desarrolló sus expresiones motivado por problemas de biología pesquera.

Contribuciones muy importantes a la Ecología proceden de la comparación entre parasitismo y enfermedad, del estudio de la expansión de una epidemia, de la descripción y explicación de los complicados ciclos de organismos parásitos. Para situar estas investigaciones en el tiempo, debemos tener presente que la biología del paludismo y de las filarias fue aclarada en 1898.

El estudio científico de la agricultura lleva al concepto de ciclo de los elementos químicos, reconocimiento de los factores limitantes de la producción (Justus von Liebig, 1803-1873) y de la necesidad del abonado o cierre del ciclo. Muchos conocimientos empíricos sobre explotación y sucesión no se asimilan hasta los tiempos más recientes. Por otra parte, del cultivo en el campo se pasa al cultivo en condiciones controladas, al cultivo en laboratorio y a la ecología experimental.

La experimentación sólo es factible en pequeña escala; pero la característica de ciertos sistemas ecológicos es precisamente su gran tamaño y extensa organización. Sería muy costosa y prohibitiva la experimentación con ecosistemas naturales. Pero la intervención del hombre en la naturaleza, la tala de bosques, el roturado de tierras, la regularización de ríos, la construcción de embalses, etc., constituye una colección de experimentos a gran escala que el ecólogo ha de saber aprovechar, relacionando la naturaleza de las intervenciones con sus secuelas y aprovechando las regularidades observadas para construir teoría ecológica. Por esto el ecólogo no puede dejar de utilizar los grandes experimentos mencionados, y en modo alguno puede ignorarlos, porque hoy día la influencia del hombre es global y apenas quedan ecosistemas que no estén en mayor o menor grado humanizados. Y el estudio ecológico

de los ecosistemas humanizados suele proporcionar numerosas reglas de procedimiento cuando se trata de combinar cierta conservación con una explotación aceptable.

La aproximación entre el aspecto científico y el aspecto práctico de la Ecología no presenta más riesgo que la adopción en Ecología de las nociones de producción, rendimiento, eficiencia, etc., procedentes de la práctica. Indudablemente se ha promovido mucho interés a favor de la ecología de producción, precisamente por sus implicaciones utilitarias. La ecología energética (Bornebusch, Lindeman) se ha inspirado ciertamente en consideraciones de este tipo. Pero el ecólogo muy influido por consideraciones prácticas tiende a ver en la sucesión una tendencia a producir más e interpreta la adecuación *(fitness)* genética como la aptitud a producir más descendientes, sin pensar que un sistema no sometido a explotación capitaliza todo lo que produce y su tendencia más manifiesta es el aumento de organización que puede mantenerse con determinado uso de energía. Muchas veces se trata de justificar los estudios ecológicos haciendo notar sus posibles aplicaciones prácticas. Suele ser un procedimiento para tratar de conseguir recursos; pero afortunadamente, ya no es necesario en la mayoría de los países. Una gran proporción de los problemas prácticos en el campo de la Ecología se resuelven mejor con un buen conocimiento básico general, conseguido en la confluencia de estrategias muy diversas, que iniciando de intento y a partir de cero una investigación del tema sugerido.

Actualmente, la propaganda a favor de la Ecología se basa en que los problemas más importantes que tiene planteados la Humanidad son indudablemente de índole ecológica: Aumento de la población, limitación de recursos y destrucción acelerada de la estructura de la biosfera. El futuro que nos aguarda es casi imprevisible. Aquella propaganda es buena para avivar la sensibilidad del público hacia problemas en cuya solución todos debemos cooperar, y también para agrupar esfuerzos dispersos de diversos cultivadores de la Ecología; pero son de temer las exageraciones, que pueden dañar el progreso de la ciencia y no solamente la imagen que el público tiene de ella.

Fisiología y etología

Buena parte de la Ecología es fisiología al aire libre. Algunos aspectos de la fisiología pueden haber sido más importantes que otros. El conocimiento de la asimilación del carbono y de la utilización de la energía por las plantas (Jan Ingenhousz, 1730-1799; A. Martí Franquès, 1750-1832; J. Senebier, T. de Saussure), combinado con el estudio de la respiración, fue esencial para formular mucho más tarde, el concepto de producción, y también para reconocer la mutua dependencia entre plantas y animales, como elementos del mayor sistema recurrente o de regulación de la biosfera. Julius Sachs (1832-1897) enriqueció enormemente el campo de la fisiología vegetal en relación con la Ecología y Justus von Liebig (1803-1873) precisó las necesidades minerales, el ciclo de la materia y la ley que establece que cualquier proceso que depende de muchos factores está realmente controlado por aquel factor que influye sobre él y que se aproxima más a un valor para el cual el proceso se detiene.

Los estudios fisiológicos contribuyeron a descomponer conceptualmente el ambiente en factores de acción. Tanto este procedimiento analítico, como el desarrollo de instrumentos de medida, contribuyeron al desarrollo de la Ecología, principalmente por conducir a la formulación de reglas para relacionar la intensidad de ciertos factores con una respuesta fisiológica o ecológica de los organismos. No debe sorprender que uno de los factores cuya acción más se estudió fuera la temperatura (René A. F. de Réaumur, 1683-1757; Jean Baptiste J. D. Boussingault, 1802-1887); siguió la luz, cuyo estudio era más difícil, pero cuya importancia como fuente de energía para las plantas fue pronto reconocida, aunque el establecimiento de relaciones cuantitativas viniera mucho más tarde. De todas formas, el estudio de la periodicidad de las manifestaciones vitales en relación con los cambios de temperatura y luz constituyó otro punto de arranque importante de la Ecología general.

En los animales, al estudio propiamente fisiológico se unen pronto las investigaciones sobre reproducción y comportamiento. Un gran número de libros sobre «historia natural» o «costumbres de los animales» encierran mucha información ecológica (G. L. Buffon, 1707-1788; John J. Audubon, 1785-1851; Alfred E. Brehm, 1829-1884; Jean H. Fabre, 1823-1915). El estudio del comportamiento en un sentido más estricto (Jacques Loeb, 1859-1924; Herbert S. Jennings, 1868-1947; Tinbergen, Lorenz, etc.) tiene particular importancia, porque ni el comportamiento de una especie ni su evolución, se comprenden fuera del marco constituido por el ecosistema en que viven. Por otra parte, el comportamiento de especies que conviven aparece integrado de acuerdo con la naturaleza de las interacciones entre las especies en cuestión, sean depredador y presa, o sean especies que compiten por unos mismos recursos y que encuentran la forma de convivir, complementando de algún modo sus actividades. Esta integración es otro aspecto dinámico del ecosistema.

Demografía y ecología cuantitativa

Los cambios que acontecen en el ecosistema se pueden mirar como una circulación de materia y de energía; pero también evaluarlos en unidades discontinuas, reales, los individuos. La actividad del ecosistema aparece así expresable por una sucesión de nacimientos y muertes en cada una de las especies que lo constituyen y las variaciones más insignificantes en las respectivas tasas corresponden a cambios sustanciales en la composición de los sistemas enteros.

Es natural que este aspecto interesara primero en relación con la demografía humana. El hombre lleva registros de nacimientos y muertes desde hace muchos siglos y, por otra parte, la práctica de seguros de vida, considerablemente antiguos también, requería conocer algunos datos sobre las regularidades en la distribución de las probabilidades de muerte. Su expresión matemática era obvia, Leonhard Euler (1707-1783) se ocupó, y no fue el primero, de aspectos matemáticos de la demografía humana. La idea más importante consiste en caracterizar los distintos procesos demográficos —nacimientos, muertes— por medio de parámetros que son característicos de la población entera. Es una vía de abstracción esencialmente ecológica. De paso, el mismo concepto de población es esencial en el desarrollo de nuestra ciencia.

Thomas R. Malthus (1766-1834), y un siglo antes que él John Graunt, se preocupan por el aumento de la población humana. A este respecto, la noción más importante que se introduce es la imposibilidad de mantener constante cierta tasa de aumento durante largo tiempo, lo cual conduce a expresar la ocupación de un espacio por una población por medio de una curva asintótica (P. F. Verhulst, 1804-1849; Raymond Pearl, 1879-1940), es decir, que no rebasa cierta capacidad máxima del ambiente. Tales puntos de vista sirvieron de base para numerosas experiencias con poblaciones experimentales de levaduras, fanerógamas, ciliados, cladóceros e insectos, que permiten generalizar las nociones de tasa de multiplicación, mortalidad, tasa neta de aumento, resistencia del ambiente, etc. En fecha ya reciente, la introducción de cultivos continuos, que, después de cierto tiempo, alcanzan un estado estacionario, contribuye sensiblemente al estudio de la dinámica de las poblaciones.

Todos los estudios demográficos implican tener en cuenta los errores de muestreo y las dificultades de censo planteadas por distribuciones no uniformes de los individuos. La estadística aparece indisolublemente unida a esta rama de la biología, desde Lambert A. J. Quételet (1796-1874) hasta los clásicos de la aplicación de la estadística a la genética (Pearson, Fisher, etc.) y, con ella, a la ecología de poblaciones.

Alfred J. Lotka y Vito Volterra (1860-1940), casi simultáneamente, vieron la posibilidad de estudiar a la vez la dinámica de dos poblaciones que se influían recíprocamente, como depredador y presa, o compitiendo por un mismo recurso. Volterra llevó más allá el desarrollo matemático que representaba tal interacción. Puede decirse que, desde entonces (1926), no se ha progresado sustancialmente en este terreno. La generalización del problema a un gran número de especies, con sus contactos metodológicos con la mecánica estadística, o el considerar al problema dentro del campo de la cibernética, no superan el esquema formulado por Volterra.

La comprobación experimental de las predicciones de dicho modelo de Volterra ha preocupado a muchos ecólogos (Gause y otros) y ha planteado, a su vez, nuevos problemas, al tiempo que condujo a tratar de formular de manera más precisa la noción de «nicho ecológico», o función de una especie en un ecosistema, dándole un sentido más dinámico (Elton, Hutchinson) y apropiado a su ulterior desarrollo e incorporación a una teoría ecológica general.

El estudio de la dinámica de las poblaciones es esencialmente un problema de análisis; pero la estadística ha tenido mayor influencia en Ecología que el análisis, hasta el punto que cuando se habla y escribe de Ecología matemática, o Matemática ecológica, se hace principalmente referencia a aplicaciones de la Estadística. Fueron especialmente usados algunos métodos desarrollados fundamentalmente para evaluar los resultados de experimentación con fines agrícolas o ganaderos. Estos métodos son útiles en ecología experimental; pero para la interpretación de muestras de ecosistemas tropiezan con el inconveniente de que en ellos no existen partes o muestras que se puedan considerar como duplicados unas de otras. Por esta razón, aunque las aplicaciones de la estadística a la Ecología, concretamente en los problemas de muestreo, han sido muchas, no han tenido todavía el sentido positivo que han alcanzado, por ejemplo, en la Genética.

El formalismo estadístico, por otra parte, ha ayudado a abordar los problemas de clasificación y tipificación de comunidades. En este punto aparecen relaciones metodológicas con la llamada Taxonomía numérica.

En los últimos tiempos se manifiesta una fuerte tendencia hacia la formulación de modelos matemáticos (Birch, Nicholson, Fisher, Slobodkin, MacArthur, Levins, Watt, etc.). Es la única forma de manejar situaciones muy complicadas y de probar las hipótesis de base; pero todavía no se poseen modelos matemáticos enteramente satis-

factorios en relación con la situación actual de la Ecología.

Ecología acuática

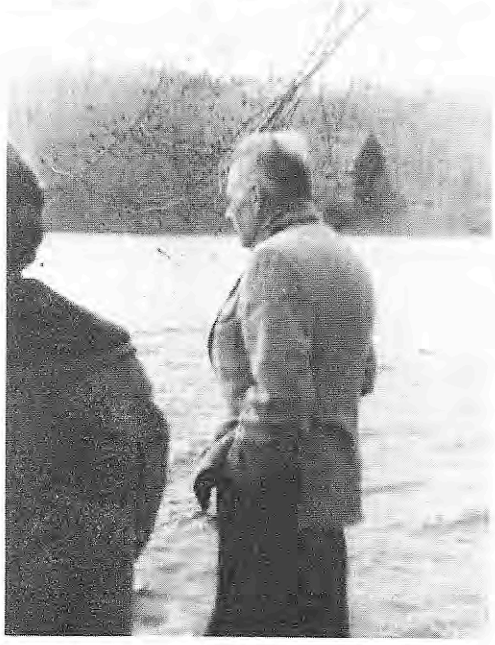
Los microscopistas, apasionados por el estudio de la organización de la naturaleza en una escala pequeña, registraron numerosas observaciones sobre la convivencia e interacción de los más diversos organismos acuáticos. El ingenioso Anton van Leeuwenhoek (1632-1723) y Lazzaro Spallanzani (1729-1799), éste con más interés por la fisiología, anteceden a los grandes descriptores del siglo XIX, como Christian G. Ehrenberg (1795-1876), Kützing y tantos otros que describen algas, protozoos y pequeños metazoos, principalmente de las aguas dulces, pero también de las marinas.

Las descripciones se hacen más precisas y se complementan con datos ecológicos con W. Lilljeborg, G. O. Sars, R. Lauterborn y otros autores, y especialmente con C. Wesenberg-Lund, ya más cerca de nosotros. Dentro de la primera mitad del siglo XIX se hacen las primeras pescas de plancton marino y Victor Hensen (1835-1924), en la segunda mitad del mismo siglo, se percata inmediatamente de que el plancton constituye la comunidad ideal para un estudio de la producción y del equilibrio de la vida de los mares. Se comprende este entusiasmo, porque el plancton parecía ser de características intermedias entre una solución química y la complicación a nuestra escala de los ecosistemas terrestres. Poco después (1872) K. Moebius propone la designación de biocenosis, con referencia al banco de ostras, y con introducción de algunas consideraciones de tipo trófico. Edward Forbes (1815-1854) y Alexander Agassiz (1835-1910) contribuyen considerablemente a la creación de la moderna biología marina, en su aspecto ecológico. F. A. Forel publica una extensa monografía sobre el lago Leman (1892-1904), con clara visión de síntesis ecológica. Se la considera como el punto inicial de la limnología moderna.

El mismo enfoque multidisciplinario aparece con ocasión de las expediciones oceanográficas. Consideraciones prácticas de vientos y corrientes condujeron a las primeras síntesis oceanográficas, en un principio puramente físicas (Matthew F. Maury, 1806-1873), pero de indudable interés para futuros estudios biológicos. Aunque la expedición del «Challenger» (1872-1876) no fue ciertamente la primera, fue de las más decisivas en el planteo de muchas cuestiones de ecología marina. John Murray (1841-1914) que había participado en dicha expedición, escribió en colaboración con J. Hjort uno de los clásicos de la ecología marina («The Depths of the Ocean», 1912 [26]). Los labora-

Figura 1-4 *Edificio donde estuvo instalada la antigua estación limnológica de Plön, en el Norte de Alemania.*

Figura 1-5 *G. E. Hutchinson, delante del Linsley Pond, Connecticut.*



torios costeros, como «buques de investigación anclados» favorecieron, lo mismo que las expediciones, el contacto entre cultivadores de distintas disciplinas. La estación zoológica de Nápoles creada en el año 1880 por Anton Dohrn (1840-1909) sirvió de modelo a muchas otras, algunas de las cuales, como la Scripps, en California (1903) y la de Woods Hole (1930) en la costa atlántica de Estados Unidos, se cuentan entre los promotores más importantes de la investigación de la ecología marina. Casi al mismo tiempo aparecen los primeros organismos internacionales, al calor del Congreso Hidrográfico Internacional de 1899. La ciencia del mar, en efecto, ha precisado siempre, por la misma naturaleza de su objeto de estudio, de mayor cooperación internacional que las otras ramas de la Ecología. El libro «The Oceans» [35], de Harald U. Sverdrup (1888-1957) y colaboradores, representa otro hito en la historia de la ecología marina.

El estudio de las aguas dulces, que suele ser conocido con el nombre de limnología, siguió un camino paralelo. Por su menor tamaño, los lagos eran más asequibles como unidad que los océanos, y la limnología se apoyó en pequeños laboratorios lacustres, cuyo prototipo fue el fundado por O. Zacharias en Plön, en el norte de Alemania. E. Naumann y A. Thienemann son los primeros en relacionar el ciclo de la vida en los lagos con las características fisiográficas de los mismos, creando la limnología regional [36], y August Thienemann (1882-1960) [37] va mucho más allá hasta dar un carácter rigurosamente ecológico a la limnología, desarrollando de paso la ecología general. Birge y Juday en Estados Unidos y Ruttner [29] en Austria contribuyen considerablemente a desarrollar la síntesis limnológica. Es precisamente dentro del ámbito de la limnología donde se formula por primera vez de manera clara la noción de flujo de energía, base de la ecología trófica (Lindeman), y dos figuras señeras de la Ecología moderna, Thienemann [36] y Hutchinson [19], han trabajado sustancialmente como limnólogos. Los intentos de mantener la calidad del agua han dado gran impulso, recientemente, a la limnología aplicada.

Ecología total o de síntesis

La ecología acuática fue la primera en tener un concepto dinámico del ecosistema, como un todo, por una serie de facilidades intrínsecas a la naturaleza de los ecosistemas acuáticos; pero estas ideas se aplicaron casi simultáneamente o poco después a ecosistemas terrestres, en los que, de todos modos, ya existía la experiencia agrícola con sus nociones de fertilización y rendimiento. A pesar de un evidente progreso, es todavía difícil coordinar las actividades de distintos especialistas en ecología terrestre, en la forma que oceanógrafos y limnólogos han conseguido. Se trata, en parte, de cuestión de escala: los árboles y los mamíferos son demasiado grandes. Pero los problemas de conservación y explotación de la naturaleza, en su conjunto, y las posibilidades de prospección desde el espacio o el aire han contribuido no poco en la labor de síntesis, manifiesta principalmente en empresas del tipo del Programa Biológico Internacional (1964-1974), una gran parte de cuyos objetivos son sustancialmente ecológicos. Dicho Programa ha editado una serie de manuales muy útiles como pauta para estudios ecológicos.

La generalización del concepto de ecosistema, con unas características propias de composición y dinamismo, expresables en forma de cambios de materia y energía y también como nacimientos y muertes en un conjunto de poblaciones asociadas y con interacción mutua, conduce a superar la distinción entre ecología vegetal y ecología animal. Excelentes libros de Ecología (Warming [40], Hesse [15]) del primer cuarto de siglo usan discretamente la voz ecología. En la década de los veinte ya se usa la palabra Ecología en el título, aunque de ordinario asociada a un calificativo de vegetal o animal (Elton [12], Pearse [28], Chapman [7], Macfadyen [21], Allee y colaboradores [1]). El empleo de la voz Ecología, sin calificativos, en la cabecera de los libros es cosa mucho más reciente (Odum [27], Clarke [8]). Limnólogos y oceanógrafos han publicado libros sin hacer constar concretamente la palabra ecología, que sería innecesaria, pues dichas ciencias se pueden considerar como divisiones de una ecología general.

La frecuencia de uso de la voz Ecología crece exponencialmente durante estos últimos años, pero en parte ello debe atribuirse a una moda, porque el aumento de los conocimientos ecológicos no guarda proporción con aquel crecimiento.

Otro indicio de la mayoría de edad de la Ecología como ciencia propia se manifiesta con la aparición de revistas con este nombre: El orden de aparición de algunas de ellas es el siguiente: *Journal of Ecology* (1913), *Ecology* (1920), *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* (1924), *Ecological Monographs* (1931), *Journal of Animal Ecology* (1932), *Oikos* (1949), *Japanese Journal of Ecology* (1950), *Vie et Milieu* (1950), *Ekologia Polska* (1953), *Oecologia* (1968), etcétera.

La adopción de estos nombres es síntoma de la tendencia de los tiempos y de la madurez de la ciencia ecológica; pero hay muchas otras revistas que bajo nombres diversos acogen excelentes trabajos de Ecología, especialmente las que se refieren

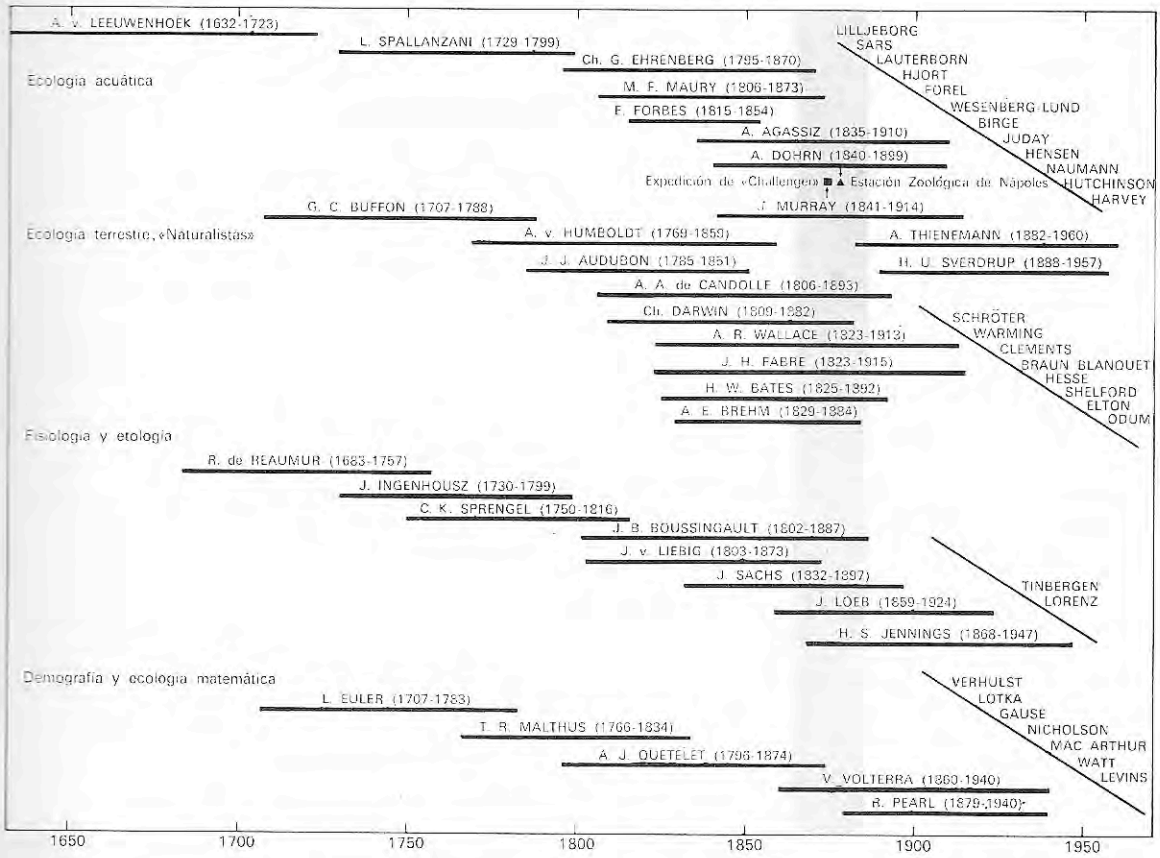


Figura 1-6 *Esquema cronológico del desarrollo de la Ecología. Como referencia se toman las vidas de cierto número de investigadores esclarecidos. A la derecha, nombres de autores más recientes o contemporáneos.*

a ecología acuática, como *Archiv für Hydrobiologie* (1903), *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* (1908), *Journal du Conseil pour l'Exploration Scientifique de la Mer* (1925), *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* (1900) y muchas otras. Es significativa en el proceso de síntesis la aparición en 1955 de *Limnology and Oceanography*. Por lo que se refiere a la ecología terrestre, la mayor parte de las revistas especializadas se refieren a la parte vegetal *(Vegetatio, Oecologia Plantarum)* es decir, perpetúan una división en otros campos ya superada.

El examen del índice del contenido de un volumen de cualquiera de las revistas modernas de Ecología podría preparar al lector acerca de las dificultades de formular un sistema de referencia común o único que permita situar e interpretar de manera armónica los resultados de investigaciones tan dispares. En el índice de uno de los últimos números de *Ecology* (51: 5, 1970) se encuentran, entre otros, los siguientes artículos, cuyos títulos se traducen libremente a continuación:

Dinámica y regulación de las poblaciones de la ardilla *Tamiasciurus hudsonicus*. Factores que afectan a la interacción y distribución de las plantas *Haplopappus divaricatus* y *Conyza canadensis* en campos abandonados de Carolina del Norte. Cambios sucesionales en bosques nórdicos según resulta de la predicción por simulación de nacimientos y muertes. Investigaciones microbiológicas y ecológicas sobre conos de cenizas volcánicas recientes de la Isla de la Decepción, en la Antártida. Origen, expansión y consolidación de una turbera flotante en Petersham, Massachusetts. Competencia interespecífica entre *Drosophila melanogaster* y *D. simulans*. Distribución de colonias de hormigas carpinteras en los bosques de abeto del NW de Ontario. Comportamiento de los adultos y estructura de las poblaciones de la mariposa *Erebia epipsodea*. Efecto de los depredadores sobre la densidad de población de algunos caracoles del desierto. Un psicrómetro de

alambre para medir la humedad entre la vegetación. Diapausa en las ninfas de plecópteros durante el invierno canadiense. Mortalidad de animales de esteros debida al frío, en las costas de Georgia.

La Ecología moderna se ha desarrollado no sólo en extensión, sino también en profundidad. Los problemas de conservación y explotación de la naturaleza son básicamente ecológicos y deben enfocarse más desde un punto de vista educativo que formulando leyes y reglamentos. Conscientes de ello son numerosas las reuniones y los organismos internacionales que han recomendado presentar de forma apropiada los principios fundamentales de Ecología a todos los niveles de la educación. En este sentido se está realizando actualmente un esfuerzo considerable en la mayoría de los países.

Bibliografía

1 Allee, W. C., Emerson, A. E., Park, O., Park, T. y Schmidt, K. P.: *Principles of Animal Ecology.* Saunders Co., Philadelphia and London, 1949.
2 Andrewartha, H. G. y Birch, L. C.: *The distribution and abundance of animals.* The Univ. of Chicago Press, 1954.
3 Balogh, J.: *Lebensgemeinschaften der Landtiere.* Akademiai Kiado, Budapest, 1958.
4 Bodenheimer, F. S.: *Précis d'Ecologie Animale.* Payot, Paris, 1955.
5 Braun-Blanquet, J.: *Pflanzensoziologie,* 2.ª ed. Springer, Wien, 1951.
6 Carpenter, J. R.: *An ecological Glossary.* Hafner Publ., New York, 1956.
7 Chapman, R. N.: *Animal Ecology.* Mac-Graw Hill, New York & London, 1931.
8 Clarke, G. L.: *Elementos de Ecología,* ed. española. Omega, Barcelona, 1958.
9 Clements, F. E. y Shelford, V. E.: *Bioecology.* Wiley, New York, 1939.
10 Dajoz, R.: *Précis d'Ecologie.* Dunod, Paris, 1970.
11 Dice, L. R.: *Natural Communities.* Univ. Michigan Press., 1952.
12 Elton, Ch.: *Animal Ecology.* Sidgwick y Jackson, London, 1927.
13 Greig-Smith, P.: *Quantitative Plant Ecology.* Butterworths Sc. Publ., London, 1957.
14 Guinochet, M.: *Logique et dynamique des peuplements végétaux.* Paris, 1955.
15 Hesse, R.: *Tiergeographie auf oekologischer Grunlage.* Fischer, Jena, 1924.
16 Hesse, R., Allee, W. C. y Schmidt, K. P.: *Ecological Animal Geography,* Wiley, New York, 1937.
17 Hesse, R. y Doflein, F.: *Tierbau und Tierleben,* 2.ª ed. Fischer, Jena, 1934/35.
18 Huguet del Villar E.: *Geobotánica.* Labor, Barcelona, 1929.
19 Hutchinson, G. E.: *A Treatise on Limnology.* J. Wiley & Sons, New York, London, Sydney, 1957/67.
20 Kühnelt, W.: *Grundiss der Ökologie.* Fischer, Jena, 1965.
21 Macfadyen, A.: *Animal Ecology,* 2.ª ed. Pitman & Sons, London, 1963.
22 MacGinitie, G. E. y MacGinitie, N.: *Natural History of Marine Animals.* MacGraw-Hill, New York, 1949.
23 Marcuzzi G.: *Ecologia Animale.* Feltrinelli, Milano, 1968.
24 Margalef, R.: *Comunidades Naturales.* Instituto de Biología Marina de la Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, 1962.
25 Margalef, R.: *Perspectives in ecological theory.* Univ. Chicago Press, 1968.
26 Murray, J. y Hjort J.: *The Depths of the Ocean.* MacMillan and Co., London, 1912.
27 Odum, E. P. con la colab. de Odum, H. T.: *Fundamentals of Ecology,* 2.ª ed. Saunders Co., Philadelphia and London, 1959.
28 Pearse, A. S.: *Animal Ecology.* MacGraw-Hill, New York, 1939.
29 Ruttner, F.: *Grundriss der Limnologie,* 3.ª ed. Walter de Gryter & Co., Berlin, 1962.
30 Schimper, A. F. W.: *Pflanzengeographie auf physiologischer Grunlage,* 2.ª ed. Jena, 1898.
31 Schröter, C.: *Das Pflanzenleben der Alpen.* Zürich, 1923/26.
32 Shelford, V. E.: *Laboratory and field Ecology.* Williams and Wilkins, Baltimore, 1929.
33 Shelford, V. E.: *The Ecology of North America.* Univ. Illinois Press. Urbana, 1963.
34 Southwood, T. R. E.: *Ecological Methods.* Methuen & Co., London, 1966.
35 Sverdrup, H. U., Johnson, M. W. y Fleming, R. H.: *The Oceans.* Prentice Hall, Englewood Cliffs, 1942.
36 Thienemann, A.: *Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer,* 1: 1-225, 1925.
37 Thienemann, A.: *Arch. Hydrobiol.,* 35: 267-285, 1939.
38 Tischler, W.: *Sinökologie der Landtiere.* Fischer, Stuttgart, 1955.
39 Walter, H.: *Die Vegetation der Erde,* 2.ª ed., Fischer, Jena, 1964/68.
40 Warming, J. E. B.: *Plantesamfund. Grunrak af den okologiska Plantengeografi.* Kobenhavn, 1895.
41 Watt, K. E. F.: *Ecology and resource management.* MacGraw-Hill Co., New York, 1968.