

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA

ANTONIO NARRO

MONOGRAFIA TECNICO-CIENTIFICA

VOLUMEN 2

NUMERO 10

ARQUITECTURA ECOSISTEMICA  
FUNDAMENTOS Y GENESIS

ROBERTO NAVA C.  
JUAN GASTO C.  
ROBERTO ARMIJO T.



DICIEMBRE, 1976  
SALTILLO, COAHUILA, MEXICO

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA  
ANTONIO NARRO

---

MONOGRAFIA TECNICO-CIENTIFICA

VOLUMEN 2 NUMERO 10

---

ARQUITECTURA ECOSISTEMICA  
FUNDAMENTOS Y GENESIS

ROBERTO NAVA C.  
JUAN GASTO C.  
ROBERTO ARMIJO T.

DICIEMBRE, 1976  
SALTILLO, COAHUILA, MEXICO

*Las teorías son redes que lanzamos  
para apresar aquello que llamamos "el mundo";  
para racionalizarlo, explicarlo y dominarlo.  
Y tratamos de que la malla sea cada vez más  
fina.*

Karl R. Popper. (1973)

El presente estudio fué realizado dentro del Proyecto Especial "Mar del Plata". Desarrollo de Zonas Aridas y Semiáridas del Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico de la OEA.

## INDICE

### ARQUITECTURA ECOSISTEMICA. FUNDAMENTOS Y GENESIS

|  | Página     |
|--|------------|
| INTRODUCCION .....   | 738        |
| CONCEPTO .....   | 741        |
| ORGANIZACION DEL COMPLEJO .....  | 748        |
| Nicho y Territorio.....  | 751        |
| Diversidad .....   | 764        |
| Capacidad Sustentadora .....   | 771        |
| GENESIS DE LA ARQUITECTURA .....   | 772        |
| PLANTEAMIENTO DEL CAMBIO DE ARQUITECTURA .....                                 | 782        |
| Crecimiento individual. Cambio de $n_2$ .....                                  | 783        |
| Cosecha parcial de individuos .....  | 736        |
| Crecimiento individual como funcion de la densidad poblacional .....           | 738        |
| Crecimiento y equilibrio poblacional. Cambio de cosecha parcial de $n_2$ ..... | 806        |
| INTEGRACION DE LA ARQUITECTURA .....   | <b>832</b> |
| RESUMEN Y CONCLUSIONES .....   | 846        |
| SUMMARY AND CONCLUSIONS .....  | 848        |
| BIBLIOGRAFIA .....   | 850        |

ARQUITECTURA ECOSISTEMICA  
FUNDAMENTOS Y GENESIS°

ROBERTO NAVA C.       \*  
JUAN GASTO C.       \*\*  
ROBERTO ARMIJO T. \*\*\*

I N T R O D U C C I O N

*La solución de un problema con frecuencia parece primero una paradoja y luego una perogrullada.*

*Schopenhauer*

El ecosistema representa la unidad básica de trabajo de la ciencia Silvoagropecuaria y consta de dos atributos fundamentales que definen su estado. Uno de ellos es el aspecto anatómico morfológico o apariencia física; es decir representa los aspectos tangibles o de forma y se denomina arquitectura. El otro aspecto corresponde a la fisiología ecosistémica y que se denomina funcionamiento (Gasto y Cañas, 1975).

El funcionamiento del ecosistema es lo que directamente interesa a la ciencia silvoagropecuaria puesto que de ello depende su productividad y estabilidad. La arquitectura, sin embargo, es el elemento donde se centra los procesos de funcionamiento. Es por ello que en la práctica el mejoramiento del funcionamiento se logra, principalmente, a través del mejoramiento de la arquitectura del sistema.

- ° Proyecto de investigación del Campo Experimental Noria de Guadalupe, Zacatecas, de la UAAAN.
- \* Ing. Agrónomo, Profesor de Climatología e Investigador en Ecología y Pastizales. Div. Ciencia Animal. UAAAN.
- \*\* Ing. Agrónomo, M.S., Ph.D. Profesor de Ecología y de Manejo de Pastizales. Div. Ciencia Animal. UAAAN.
- \*\*\* Físico-Matemático, M.S. en Ciencias. Profesor de Física y Matemáticas, Div. Ingeniería. UAAAN.

La entificación de los elementos pertinentes de la arquitectura, permite diseñar modelos y estudiar la relación entre la forma y el funcionamiento de los mismos. El diseño arquitectónico de los ecosistemas no deben ser el producto de la imaginación y emotividad del momento, sino que deben obedecer a normas generales que relacionan la arquitectura con el funcionamiento esperado. El problema de diseñar y construir arquitecturas de ecosistemas es de naturaleza tan compleja como el de cualquier otra rama de la ingeniería de sistemas, diferenciándose solo en la naturaleza del problema.

La transformación de la arquitectura tiene dos fases, la primera es la parte del diseño, la cual no difiere conceptualmente del diseño de otros sistemas. La segunda corresponde a la fase de implementación y ejecución, donde la naturaleza física de las variables es diferente. Por ejemplo el diseño de una arquitectura de maíz es, conceptualmente tan compleja con el de un servomecanismo digital. Aunque en el primer caso se trabaja con elementos del recurso natural sometidos a cierto tipo de transformación e integración y en el otro se trabaja con los mismos elementos pero sometidos a otro tipo de modificaciones y niveles de integración.

Dada la importancia de la arquitectura y su posibilidad de determinar y elegir una que sea proxima al óptimo, es necesario plantear formalmente las rutas a seguir para alcanzar el estado seleccionado. El proceso de cambio de arquitectura en el tiempo se denomina génesis y está regido por principios generales.

No basta con seleccionar la arquitectura y la ruta a seguir en el proceso de génesis, sino que es necesario también que una vez que se alcance el estado elegido que suuestamente corresponde al óptimo sea posible mantenérsele.

El funcionamiento y la atención de la arquitectura de los ecosistemas silvopagropecuarios, no es resultante del azar sino que está regido por mecanismos propios de control.

La ciencia que estudia estos mecanismos es la Ciberné-

tica. Es posible aplicar los principios generales de la Cibernética al estudio de los procesos de control de los ecosistemas, en cuyo caso corresponde a la Ecocibernética.

## CONCEPTO DE ARQUITECTURA

Arquitectura es el arreglo topológico de los componentes del ecosistema. Se entiende por componente de un ecosistema a las categorías de ordenamiento de materia, energía en cierto nivel de información o entropía.

Un ecosistema está compuesto por diversas unidades que pueden ser agrupadas en categorías homogéneas de arreglos topológicos, tales como: tejidos, horizontes, especies, sinusias, ecotipos, etc. El conjunto topológico de todas estas unidades que pueden ser descritas físicamente, constituye la arquitectura del ecosistema.

El comportamiento  $\beta$  del ecosistema se ha definido como la función que representa la reacción de un estímulo  $\epsilon_j$  a través de una ruta  $\gamma_j$  al interactuar con el arreglo topológico  $\sigma(\eta)$  del ecosistema. Debe hacerse resaltar, la naturaleza abstracta del comportamiento, lo cual corresponde a un homomorfismo del proceso real. Por lo anterior, en la resolución de problemas ecosistémicos, la dependencia temporal de la etapa de simulación, radica solo en las funciones de arquitectura (Figura 1).

La arquitectura, a diferencia del comportamiento, representa lo físicamente ponderable. Esto significa que cada componente de la arquitectura tiene dimensiones de tiempo  $t$ , espacio  $x$ , masa  $m$  y carga  $q$ . En oposición a esto, se tiene que el comportamiento puede ser cuantificado en forma de función, pero sin dimensiones.

La categorización de los elementos constitutivos de la arquitectura implica la existencia de arreglos topológicos similares. A este arreglo topológico intracomponente, se le ha representado simbólicamente por  $\sigma$ , lo cual representa su nivel de entropía.

Es posible distinguir entre las diversas clases de elementos constitutivos, donde  $\sigma$  corresponde a una descripción

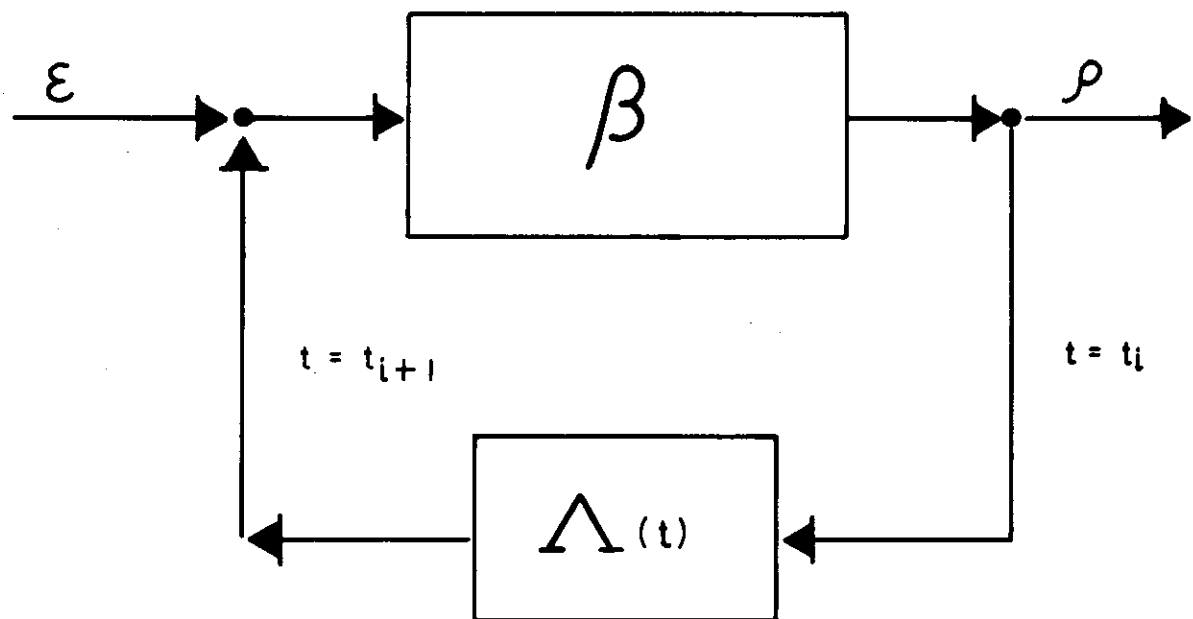


Figura 1. Esquema conceptual de cambio de arquitectura, en el cual la función temporal se centra en las funciones de arquitectura.

cuantitativa del componente, tal como: lechuguilla, guayule, hojase, cristal, granito, suelo, bordo, etc., los cuales representan arreglos topológicos diferentes, aún cuando la materia y la energía que les constituyen pudieran ser cuantitativa y cualitativamente iguales. Siendo la diferencia fundamental, el arreglo topológico o información.

La categorización de arreglos topológicos definidos implica tamaño de cada categoría. El tamaño está representado simbólicamente por el vector  $n$  cuyas componentes son  $n_1$  y  $n_2$  que corresponden al número y la dimensión de los elementos topológicos. Por lo tanto, cada componente topológico dentro del sistema, está representado por  $\sigma(n)$ . La única forma de modificar un arreglo topológico dado es alterando los componentes del vector topológico; es decir, su número, dimensión o el espacio temporal. La integración de todos los componentes que constituyen la arquitectura del sistema corresponde, simbólicamente a:

$$A = A (\{\sigma_1(n_1), \sigma_2(n_2), \dots, \sigma_n(n_n)\})$$

El conjunto integrado de los componentes en el ecosistema se comporta de manera diferente a la simple suma puesto que aparecen atributos emergentes propios de la topología general del sistema. Estas propiedades emergentes son el resultado del cambio en las condiciones de restricción de las conexiones entre los componentes topológicos. Lo anterior modifica las funciones, en cuanto a sus reglas de asignación, de estos componentes. En otras palabras, el cambio de arreglo topológico intercomponentes se logra de las siguientes formas:

- Cambio de número y tamaño  $n_i$  de algún componente  $\sigma_i(n_i)$
- Cambio de ordenamiento espacial de los componentes
- Cambio de las relaciones de intercambio de materia, energía e información de los componentes.

Estas alternativas no son mutuamente excluyentes ni exhaustivas.

El comportamiento general del ecosistema es la resultante del conjunto de comportamientos  $\beta_i$  definidos para cada nodo. Simbólicamente:

$$\beta = \psi(\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n); \beta_i \equiv \beta(\sigma_i(\eta_i)).$$

Cada una de las funciones  $\{\beta_i\}$  de comportamiento nodal está relacionada con cierto subconjunto definido de componentes topológicos o variables de estado. Los componentes topológicos directamente relacionados con  $\beta_i$  podrían denominarse componentes pertinentes del comportamiento de ese nodo, y los restantes, componentes impertinentes.

Lo anterior se puede interpretar como la partición del conjunto de componentes topológicos  $\{\sigma_k(\eta_k)\}$ , que intervienen en una función determinada  $\beta_k$ , en dos conjuntos  $\{\sigma_i(\eta_i)\}$  y  $\{\sigma_j(\eta_j)\}$  mutuamente excluyentes. Esta partición se efectúa bajo el criterio de separación arbitraria de los componentes arquitectónicos de mayor incidencia en el comportamiento  $\beta_k$ , versus los de mínima incidencia que se incluyen en el otro conjunto.

Simbólicamente tenemos:

$\phi\{\sigma_1(\eta_1), \sigma_2(\eta_2), \dots, \sigma_k(\eta_k)\} \in \beta_n$ , este conjunto se puede particionar en dos subconjuntos tales que:

$$\{\sigma_1(\eta_1), \dots, \sigma_j(\eta_j)\} \cap \{\sigma_{j+1}(\eta_{j+1}), \dots, \sigma_k(\eta_k)\} = \phi$$

Con el primer (o segundo) conjunto como el pertinente, denominando de base reducida, y el otro el impertinente.

Las estrategias de mejoramiento de la respuesta del sistema pueden clasificarse, en dos grandes grupos:

- estrategias de cambio de estímulo ( $\epsilon_i$ )
- estrategias de cambios de comportamientos ( $\beta$ ).

La adición de tasas superiores de estímulos, tanto en lo que respecta a su cantidad como a su calidad, resulta normalmente

la estrategia más frecuente. Durante los últimos años, especialmente, se ha logrado a través de esta estrategia y en particular en el uso de agua de riego y fertilizantes nitrogenados, incrementar la  $p$  en forma de granos y otros productos alimenticios. La utilización de esta estrategia, hace posible el incremento de la respuesta de prácticamente cualquier ecosistema. Sin embargo es preciso hacer notar que el esfuerzo de producción de éstos y otros estímulos viene acompañado de un costo considerable de energía en cualquiera de sus formas. La limitación de los estímulos que cada día se hace más acentuada, dejando ver la necesidad de ser aplicada en aquellos ecosistemas donde la relación estímulo respuesta sea más favorable.

En general se puede afirmar que lo anterior corresponde a los ambientes más favorables, es decir, a los mejores suelos, climas y biocenosis, siendo inconveniente su aplicación en ambientes más desfavorables.

Es posible, a manera de resumen, decir que en general el cambio de la respuesta de un ecosistema a través de la adición de mayor tasas de estímulo no resulta conveniente cuando:

la disponibilidad global de estímulo es limitada  
la ineficiencia del sistema de acuerdo con la disponibilidad de estímulo, es alta. Otra alternativa de modificación de la respuesta consiste en la modificación del comportamiento  $\beta$  del sistema. Esta modificación debe ser vía un cambio en la arquitectura del sistema. Esta estrategia puede resultar la más adecuada en ambientes limitantes, tales como ocurre a menudo en el desierto Chihuahuense (Figura 2).

Una tercera alternativa de transformación de ecosistemas es la modificación simultánea de estímulos y arquitecturas hasta su nivel óptimo integral.

Un último caso correspondería a aquellos ecosistemas que no satisfagan ninguna de las condiciones anteriores y que, por lo tanto, no deben ser modificadas.

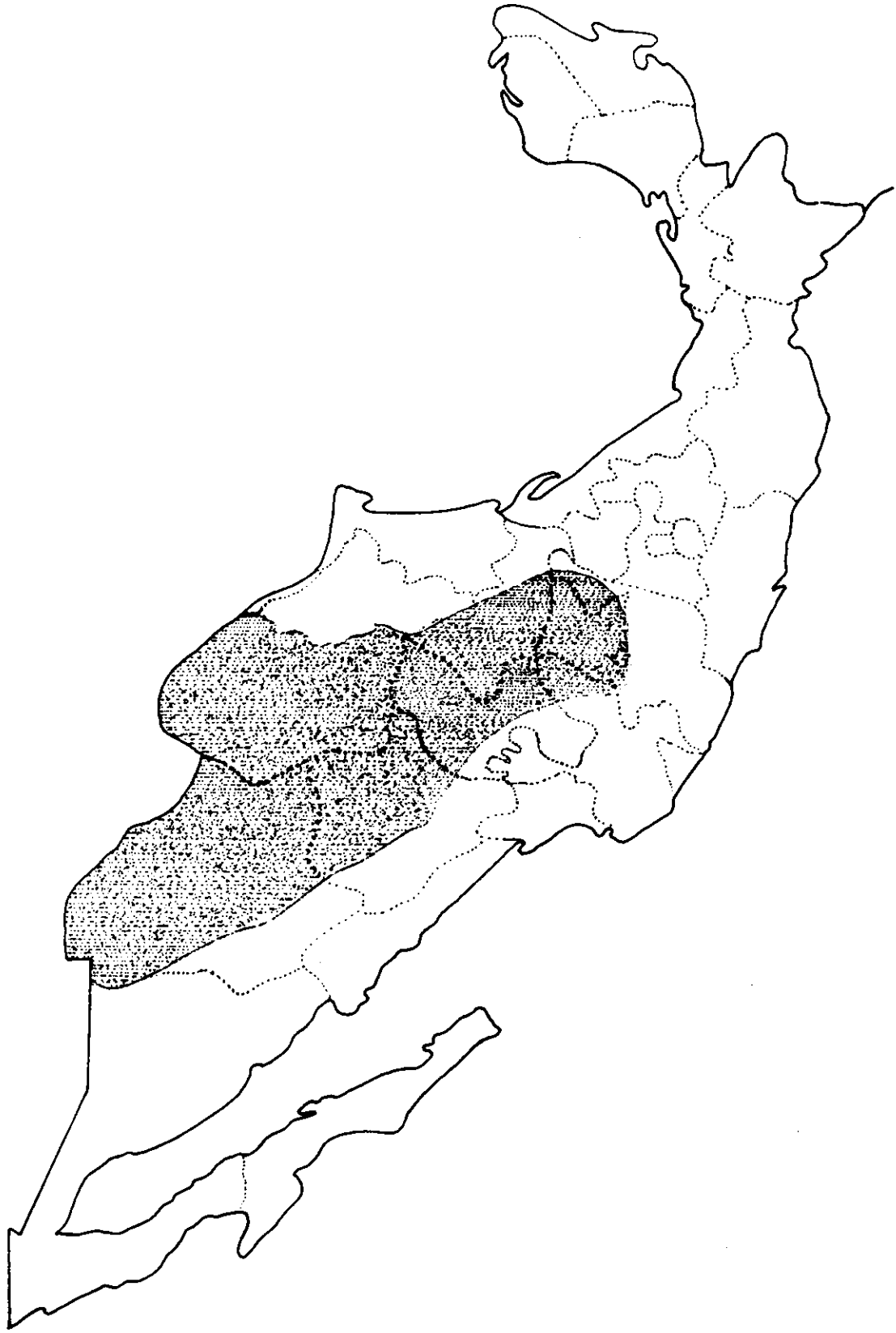
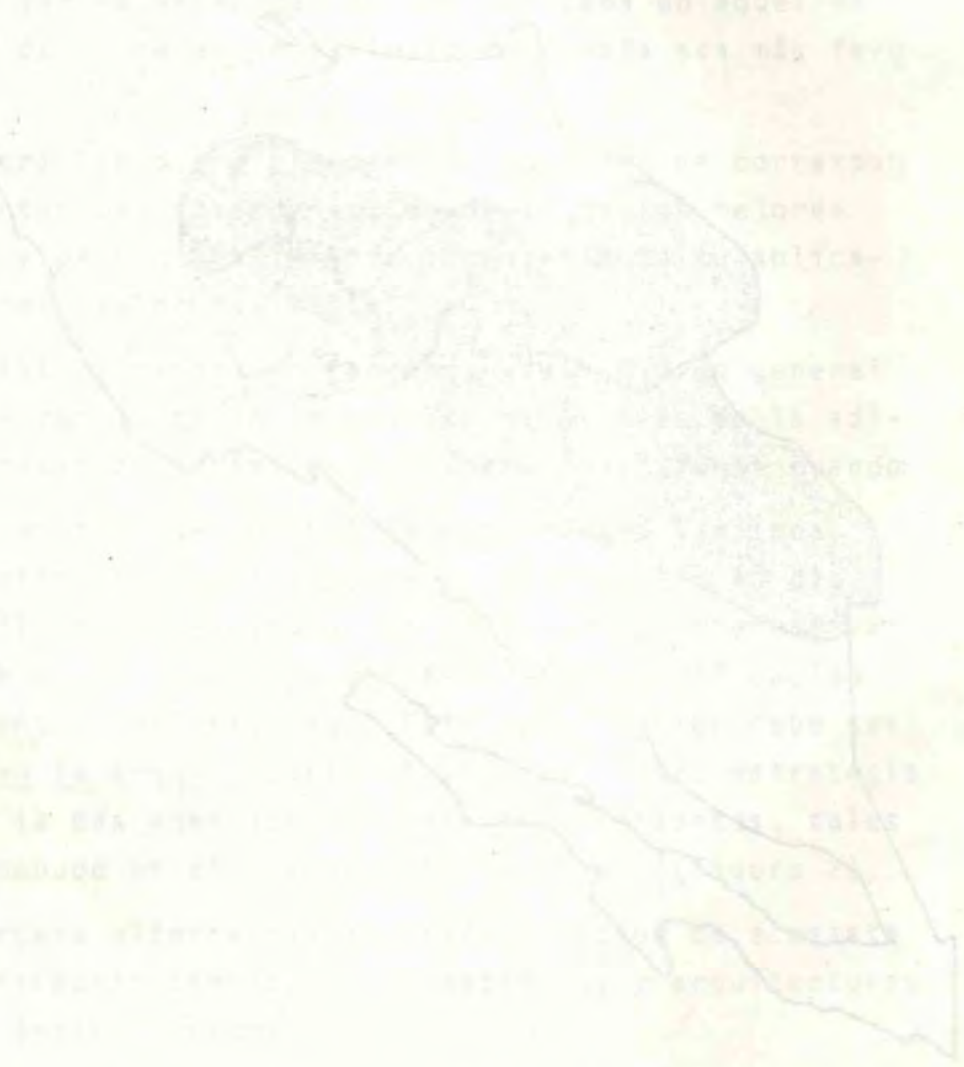


Figura 2. Desierto Chihuahuense

La elección de la dilucidación de la elección de alternativas pertinentes debe ser la resultante de un estudio metodológico del ecosistema a través de la aplicación de los fundamentos clínicos (Maynes, Armijo y Gastó, 1975).

Luego de considerarse los antecedentes disponibles, se ha llegado a la conclusión de la necesidad de llevar a cabo estudios sistemáticos de modificación del comportamiento de las principales ecosistemas del desierto Chihuahuense al ser sometidos a un cambio de arquitectura.

Figura 5. Desierto Chihuahuense



## ORGANIZACION DEL COMPLEJO

La arquitectura original de los ecosistemas del globo terrestre, corresponde a la de modelos incompletos en los cuales solo el componente abiotico está presente. Esto no indica necesariamente la existencia de una desorganización en su grado máximo, si no que sólo considera la ausencia total de la vida como elemento organizativo.

La materia en sí, en esta etapa, se puede encontrar en diversos estados de organización. El atomo, por ejemplo, representa un estado complejo donde intervienen los electrones, protones, neutrones y otras partículas elementales comportándose en forma compleja, representando el conjunto un alto grado de organización (Frank - Kamenetski, 1970).

Un segundo nivel de organización de la materia, está dado a nivel molecular. En este nivel se agrupan las moléculas dando lugar a estructuras más complejas, sin alcanzar a manifestar una organización propia de la materia en los seres vivos.

Un tercer nivel de organización es el que corresponde al agrupamiento molecular en formas cristalinas de gran simetría o en formas amorfas pseudocristalinas. Todas estas estructuras corresponden, normalmente, a unidades homogéneas de integración.

Un cuarto nivel de integración de la materia corresponde al de las rocas, en el cual se combina en arreglos topológicos definidos con los elementos de los niveles topológicos inferiores.

La organización de partículas rocosas, en su estado natural o transformada por procesos de intemperización u otro, conduce el nivel siguiente de organización que correspon-

de al edáfico. Esta organización, además de los atributos propios de la roca, cristal, molécula, etc., manifiesta atributos emergentes propios característicos de este nivel topológico de integración. Entre las características que definen la organización edáfica, destacan los horizontes o estratas definidas de grupos de partículas rocosas, y la estructura edáfica u organización de micro partículas en macro partículas con características diferentes a las de sus componentes.

Un último nivel de integración del componente abiótico, lo constituye la geotopología, donde se integran los niveles anteriores de organización de la materia en geofomas que se caracterizan por presentar atributos físicos propios, diferentes a los presentados por sus componentes de organización topológica inferior (Figura 3). Como ejemplo de lo anterior se puede citar los componentes del paisaje tales como: valles, llanos, laderas, montañas, etc., cuya integración en una unidad de paisaje, que a menudo corresponde a la cuenca y conjunto de cuencas, todo lo cual constituye una unidad de paisaje con atributos diferentes a la sumatoria de sus componentes.

Todos los niveles anteriores integrados en un sistema y comportándose como una unidad, constituyen el componente abiótico del ecosistema. Mas sin embargo, no constituye el ecotopo, pues éste último necesita estar asociado a la vida organizada dentro del ecosistema.

En los cristales y en los cromosomas de los núcleos celulares el orden no está supeditado al desorden térmico, mientras que el orden macroscópico y la regularidad en la naturaleza están basadas en las leyes estadísticas de la termodinámica, sobre el desorden microscópico (Weyl, 1969). El problema del orden u organización tanto de la materia inanimada como de los seres vivos debe ser analizado, en primer término desde un punto de vista físico.

No resulta conveniente en esta etapa planear el problema de organización de la vida con un enfoque holístico,

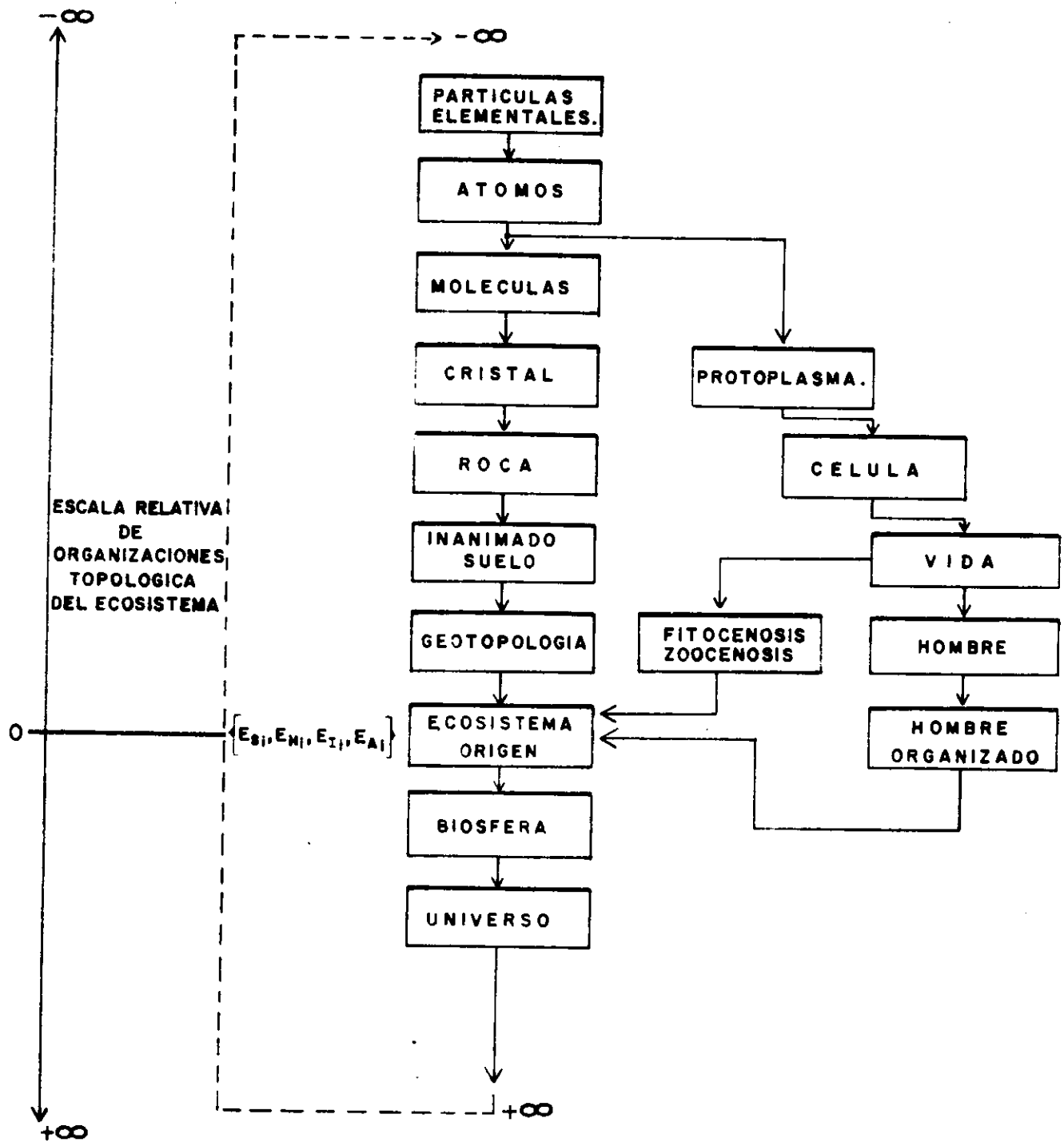


Figura 3. Esquema de niveles de organización en el ecosistema.

lo cual le atribuye propiedades diferentes al de la materia inanimada. Conviene hacer resaltar la diferencia que existe entre la acepción holística del término, de acuerdo con lo escrito en los párrafos anteriores, con las propiedades emergentes resultantes de la integración entrópica de la materia en niveles topológicos superiores y que se conoce como principio holocenósico (Maynes, Armijo y Gastó, 1975).

### Nicho y Territorio.

El origen y la evolución del significado del término nicho no está claro y diversos autores difieren en su interpretación. Según Whittaker, Levin y Root (1973) el término nicho se utiliza con tres acepciones diferentes: como la función de la especie en una comunidad, la distribución de la especie en un rango de ambientes o nicho-habitat o nicho-lugar, y en una tercera acepción que corresponde a la amalgama de ambas donde se conjugan factores intra e intercomunidades. El éxito de una especie en un lugar no se debe solamente a la existencia de alimentos sino que a la existencia simultánea de varias condiciones; siendo esencial la presencia de lugares de cruzamiento para la sobrevivencia de la especie en un lugar, como así mismo de protección para los organismos jóvenes y los recién nacidos. Es necesaria también la existencia de lugares de refugio temporal durante las épocas desfavorables del año y el suministro de alimento para su desarrollo y éxito en el habitat. Su interpretación del nicho corresponde aparentemente al habitat, a lo que se le ha llamado nicho-habitat, pudiendo interpretársele como nicho-asociacional, en el cual intervienen varias circunstancias de diversa naturaleza tales como dependencia de la cubierta, adaptación al medio y comportamiento del organismo.

Según Savage (1958) en los primeros estudios se confundió el significado que le daban diversos autores al término. La tendencia general de los botánicos y zoólogos fué la de

referirse al nicho con una acepción de habitat y biotopo. En este sentido, ha sido utilizado por Allee y Schmidt (1951) y Allee et al (1949), en tanto que Clements y Shelford (1939) consideran al nicho como la elección del habitat del organismo. Allee (1932) enfatiza que el nicho-habitat es el lugar donde el animal se ha especializado en vivir. Con posterioridad a medida que la ecología fué desarrollándose hasta transformarse en una disciplina científica, se le fué dando otra acepción. El significado del nicho que le ha dado Elton (1927), Andrewartha y Birch (1954) y Odum (1953) no implica connotación de lugar o condiciones ambientales. Es una interpretación funcional en la cual se incluye la suma total de las actividades del organismo (Savage, 1958), dándose especial importancia a las relaciones energéticas o de alimentación. Baushbaum (1937), aunque define al nicho como el lugar del organismo en el ambiente, se refiere a su función, especialmente al alimento. Elton (1933) por ejemplo, excluye aspectos tales como las áreas de refugio y de cruzamiento y se basa primordialmente en la alimentación. El nicho de un organismo puede ser consumir la lámina de las hojas, el de otros consumir los tallos, en otros su nicho es succionar la savia, o ingerir la corteza o parte de las raíces (Clarke, 1954). Ello se podría definir como el nicho-alimentación, aún cuando también se considera algunos factores externos que actúan sobre el animal, tales como las relaciones químicas, físicas y bióticas.

Si se ponderan todas las relaciones del organismo en su medio y se interpretan en relación al rol que desempeña el organismo, el concepto del nicho es funcional. La definición de Gause (1934) incluye tanto al habitat como a los recursos y al modo de vida del organismo. Clarke (1954) se refiere al nicho-funcional en el cual además del aspecto mismo de la alimentación del organismo considera su modo de adquirir el alimento. A manera de ejemplo se cita dos aves insectívoras que

aparentemente tienen el mismo nicho y se alimentan de los mismos insectos que viven en ciertos árboles.

Una de estas especies busca su alimento desde la base hasta la parte superior del árbol y la otra lo hace a la inversa. Según Ross (1958) para evitar la interpretación confusa del concepto, sugiere agregarle algún adjetivo calificativo que explícitamente le delimite, tales como: nicho-alimentación, nicho-hibernación, nicho-anidación, nicho-descanso, o nicho-protección.

El concepto de nicho es en realidad más amplio de lo que frecuentemente se le ha definido o interpretado. Según Savage (1958) es cualquier actividad de un organismo que modifique el substrato de su ambiente al extraer, adicionar, modificar o bien que afecta a otros organismos a través de factores simbióticos o antibióticos, es el nicho-ecológico. El concepto funcional del nicho-ecológico es, según el mismo autor, la idea más importante para comprender la ecología moderna de comunidades, adicionándole dimensión al concepto de adaptación.

La función o actividad de un organismo en su habitat y territorio puede ser de la más variada naturaleza; tales como la de construir una fuentes de alimento o de energía para otros organismos, o bien, a la inversa, un consumidor de la energía contenida en otros organismos. La función del organismo puede ser transformar energía luminosa de una cierta longitud e intensidad en energía química vegetal; puede ser también modificar al habitat y los recursos creando condiciones microambientales para que otras especies se desarrollen; o bien, afectar a algunas especies a través de la predación, parasitismo o enfermedades. En general, cualquier función que desarrolle un organismo o parte de él constituye su nicho o parte de él, al contrario del habitat que es sólo el medio donde el organismo vive. El término nicho debe aplicarse solamente a las funciones intracomunidad de la población (Whittaker, Levin y Root, 1973).

Una misma especie puede ocupar varios nichos en etapas diferentes de la vida; como ocurre con muchas especies de zancudos que tienen un nicho de herbívoro en su estado larvario y otro diferente en su etapa adulta, cuando se alimentan de sangre de vertebrados. Así mismo, una especie puede realizar funciones o tener nichos diferentes en diversas etapas serales, lugares y habitats. Cualquier nueva introducción de especies, debe considerar el habitat donde se le desea introducir, el nicho que le corresponde ocupar, además del lugar geográfico donde se le va a introducir. Además de ello, debe considerarse si la especie introducida comparte el mismo territorio, habitat y nicho con otras o si son excluyentes.

Los ecólogos vegetales utilizan el concepto de sinusia con un significado que puede ser fácilmente mal interpretado y hacerlo sinónimo de nicho, en la forma tradicionalmente utilizada por los ecólogos animales. Son en verdad dos conceptos diferentes pues sinusia es la comunidad que agrupa a los organismos que tienen la misma forma vital, independientemente de si ocupan o no el mismo nicho, habitat, lugar y territorio. El término sinusia puede utilizarse tanto en referencia a aspectos relacionados con animales como con vegetales, acepción que se le da en el presente trabajo.

La representación de las variables que definen cada una de las funciones del organismo en un ecosistema constituye lo que Hutchinson (1957) denomina el hipervolúmen n-dimensional. Cada dimensión representa alguno de los aspectos en que se relaciona funcionalmente con el resto de la biocenosis. El hipervolúmen n-dimensional correspondiente al nicho de cada especie está definido por sus requerimientos y rol que le corresponde en la biocenosis, para que pueda existir en forma permanente. Cada especie y población tiene su hipervolúmen o nicho-fundamental.

El nicho corresponde a las funciones vectoriales, del hipervolúmen n-dimensional, necesarias para la operación del ecosistema, en otras palabras, significa que existen tantos

nichos como vectores de funcionamiento. Por tratarse de modelos homomorfos construidos con diversos grados de simplificación, los atributos y magnitud del nicho varían de acuerdo con el tipo de modelo que se construya. Es difícil establecer nichos absolutos de validez general para cualquier ecosistema. En la práctica, debe definirse específicamente los nichos correspondientes al modelo y de acuerdo con el grado de simplificación dado.

Luego de definido el modelo, es necesario calcular la incidencia de cada una de las variables de estado en los vectores de funcionamiento respectivos, y en el funcionamiento total del sistema.

Es posible definir conceptualmente al nicho de cada variable como actividad ó rol que le corresponde dentro de la función de comportamiento  $\beta_{\eta}$  definida para cada nodo del modelo homomorfo del ecosistema. En otras palabras la incidencia de cada variable en el nicho puede ser definido simbólicamente en la siguiente forma:

$$N_{\eta i} = \frac{\partial \beta_{\eta}}{\partial \sigma_i} (\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_j)$$

Lo anterior significa que cada variable de estado o conjunto de variables modifica al comportamiento en diversos grados. Las variables impertinentes son aquellas que modifican al comportamiento en magnitudes insignificantes, es decir que no cumplen con ningún nicho dentro del sistema. Las variables pertinentes, en cambio, son aquellas de mayor incidencia en el funcionamiento del ecosistema, por lo cual desempeñan un nicho definido y consecuentemente su alteración modifica la respuesta total del sistema.

El valor de importancia de cada especie, expresado a través de la productividad puede interpretarse conociéndose la distribución de la fracción del habitat y nicho que le corresponda a cada población. Whittaker (1970) lo interpreta a través de las varias hipótesis presentadas en la literatura ecológica: la de MacArthur (1965), que sostiene que las fronteras del nicho son al azar en el hiperespacio; la hipótesis del prevaciado del

nicho y la de la distribución normal de las especies sustentada por Preston (1948).

Los escritos de Gause (1934) han sido interpretados como conteniendo implícitamente una hipótesis que con posterioridad se le ha denominado la ley de la competencia excluyente o ley Gause. Establece esta ley que en la naturaleza no pueden coexistir competidores completos (Hardin, 1960; Odum, 1963) Dos poblaciones que ocupen el mismo nicho ecológico, el mismo territorio y que no se intercrucen, que sean simpátricas, terminan porque una de ellas desplace a la otra. La explicación del principio la da Hardin (1960), tomando como ejemplo a dos cuentas bancarias en la cual una de ellas produce un interés mayor. Si las dos cuentas se inician con la misma cantidad de dinero y con un límite máximo total de depósito, la cuenta que produzca el mayor interés termina por desplazar a la otra. En términos ecológicos, significa que si dos poblaciones se desarrollan en un ambiente limitado y una de ellas presenta una ta sa de crecimiento poblacional mayor que la otra, la de menor crecimiento va gradualmente siendo eliminada a medida, que la de mayor crecimiento ocupa la fracción del nicho desocupada por la mas exitosa. Este principio según Hardin, sólo puede ser establecido en teoría pero no se le puede demostrar en la práctica. Para que dos poblaciones que ocupen el mismo nicho puedan coexistir es necesario que se origine diferenciación específica.

Las especies pueden coexistir sólo cuando no emerjan por hibridación en una nueva población y que se crucen entre sí. El origen de las poblaciones que coexisten puede trazarse en una especiación simpátrica, o al evolucionar en aislamiento geográfica su origen es de especiación alopátrica. La coexistencia puede haberse iniciado luego de un período evolutivo alopátrico (Harper, 1961). La alta proporción de géneros representados por sólo una especie encontrada por Elton (1946) en comunidades animales y vegetales es probablemente indicativo de la aplicabilidad de la ley de Gause.

Según Udvardy (1959) el principio de la competencia excluyente fue originalmente establecido por Grinnell (1928) como el principio del desplazamiento competitivo. Dos especies que habiten en el mismo lugar no pueden ocupar el mismo nicho por un período muy largo de tiempo. Con anterioridad, en 1904, el mismo autor había establecido el mismo principio al indicar que dos poblaciones que ocupen el mismo nicho no permanecen en balance por períodos muy largos, sino que una de ellas termina por desplazar a la otra.

La frecuencia en que se presentan coexistiendo algunas especies íntimamente relacionadas depende de: su modo de reproducción, la efectividad de las barreras de cruzamiento; las probabilidades de migración en el pasado y la heterogeneidad de los habitats disponibles (Harper, 1961).

En la literatura ecológica se han citado algunos ejemplos en los cuales la ley de Gause no se aplicaría. Ross (1957) estudió a seis especies de langostas (Erythroneura) que viven en los mismos habitats, se alimentan de la misma vegetación, producen el mismo modelo de consumo del tejido foliar, alteran el ambiente en la misma forma y tienen idéntico desarrollo y comportamiento estacional; todas ellas, además de ocupar el mismo nicho tienen los mismos predadores. La contradicción de la ley de Gause se puede explicar en base al siguiente principio: en un sistema existe un caleidoscopio de ambientes, nichos y habitats que varían en torno a una media, pero las especies difieren levemente en su comportamiento fisiológico, por lo cual tienen óptimos ecológicos levemente diferentes. Como resultado de ello, un mismo nicho puede ser ocupado simultáneamente por más de una especie. Si no existe competencia interespecífica no existe límite en el número de especies que pueden ocupar el mismo nicho. En caso contrario, la población puede sobrevivir siempre que su óptimo desarrolle valores más altos que el de los competidores. La persistencia continuada de poblaciones genéticamente aisladas depende de la

divergencia de las propiedades biológicas de la especie que les permita ocupar nichos complementarios en lugar de mutuamente excluyentes (Harper, 1961). El éxito de una población se mide por su abundancia relativa, distribución y por su capacidad de sobrevivir con el tiempo (Pimentel, 1968). La homeostasis de las relaciones planta-herbívoro, predator-presa, parasito-hospital y otras relaciones trae como consecuencia el mejoramiento de la capacidad de sobrevivencia del sistema comunitario. El balance entre la oferta y la demanda de recursos le significa una economía para la comunidad que al mismo tiempo le capacita para hacer un mejor uso de los recursos.

La ley de la competencia excluyente o ley de Gause establece que un mismo nicho no puede ser ocupado simultáneamente y en forma permanente por dos o más especies que desempeñen la misma función en el ecosistema. En cualquier proceso de ajuste biocénosico los organismos utilizan diversas estrategias que les permiten adaptarse mejor al medio. Esta adaptación puede ser del individuo o de la población; aunque la adaptación individual tiene finalmente una incidencia en la evolución de la población.

La especialización de grupos de organismos que desempeñan nichos determinados es una de las consecuencias de la ley de Gause. En una biocenosis desarrollada, el ajuste de los nichos desempeñados por las diversas poblaciones es cada vez mayor, pero el rango de los nichos que pueden desempeñar es relativamente restringido, lo cual significam que cada especie o población sólo puede desempeñar una parte de todos los nichos disponibles. En cada biocenosis y ecosistema, la tendencia a ocupar los nichos y habitats desocupados se logra a través de la evolución de las poblaciones. Esta evolución puede terminar desarrollando nuevas especies o ecotipos mejor adaptados, proceso general que se denomina especiación.

La zigota es la resultante de la fecundación del ovulo por el gameto masculino, lo cual constituye el nexo entre el desarrollo evolutivo de las generaciones ancestrales del

organismo en su medio y la etapa inicial del desarrollo individual. El desarrollo individual es la resultante de la estructura genética de la cigota que delimita el rango de los caracteres del individuo con el ambiente donde el nuevo organismo se desarrolla y crece y que le induce una expresión individual diferente de acuerdo al medio donde una misma cigota evolucione.

La cigota es en sí una estructura altamente diferenciada, conteniendo en el núcleo los genes aportados por los padres, además del citoplasma proveniente de la madre. La cigota se desarrolla progresivamente pasando primeramente por la etapa embrionaria, luego la del organismo inmaduro, el que posteriormente alcanza su madurez o pleno desarrollo, para finalmente alcanzar la senilidad y la muerte. Todas estas etapas están básicamente controladas por su estructura genética pero son susceptibles de modificarse dentro de márgenes variables bajo la acción de ambientes diferentes. Las características morfológicas y fisiológicas del organismo son la resultante de la estructura genética del organismo o genotipo bajo la acción de las condiciones ambientales donde el organismo se desarrolla (Grant, 1963), siendo la apariencia externa su fenotipo.

Un mismo genotipo, sometido a la acción de la gama de fenotipos, que el genotipo está en condiciones de generar, presenta un rango de variación; esta capacidad de variación del genotipo recibe el nombre de plasticidad. La plasticidad es la expresión de la adaptación individual a un ambiente diferente, lo cual está regulado genéticamente ya que diversos genotipos expresan plasticidades diferentes, siendo los fenotipos mejor adaptados al ambiente los que tienen mayores probabilidades de sobrevivir.

El rango de plasticidad es muy variable para diversos grupos de organismos. En general, la mayor plasticidad se observa entre las plantas herbáceas que logran modificar el tamaño y la proliferación de sus diversos tipos de tejidos. El crecimiento de los vegetales se origina en meristemas o puntos

de crecimiento sometidos a las influencias ambientales en el instante mismo que el ambiente actúa. El crecimiento vegetal es la manifestación de su reacción en el ambiente, lo cual de termina su tamaño.

Los animales, en cambio, crecen y se desarrollan de una manera diferente de las plantas. El exoesqueleto quitinoso de los insectos se forma en una etapa preadulto mientras el organismo continúa desarrollándose. El rango de variabilidad en tamaño de los mamíferos es también muy reducido.

La biomasa y la productividad de una área corresponde al producto del peso individual por el número de individuos o densidad. En el caso de los animales, si el tamaño individual aumenta o disminuye al cambiar las condiciones ambientales, el ajuste con el medio se logra principalmente aumentando o disminuyendo la densidad, ya que el ajuste por plasticidad es insignificante. Las variaciones del tiempo afectan a los vegetales de manera diferente; las especies anuales modifican considerablemente su tamaño y forma, ya que su capacidad plástica se lo permite, y en grado menor, modifican su densidad. Las plantas leñosas por el contrario, modifican su tamaño, aumentando o disminuyendo el crecimiento anual de acuerdo a si el ambiente mejora o empeora. El aumento o disminución de la tasa de cambio de la población  $r$ , que ocurre cada año, no es un mecanismo de plasticidad que le permite adaptarse rápidamente a condiciones del tiempo fluctuantes, sino que es un mecanismo de ajuste ambiental sobre plazos más largos. La densidad de los ejemplares adultos, en la práctica, no varía considerablemente de acuerdo a las condiciones del tiempo; las hojas, flores, frutos y tallos que deben desarrollarse cuando el ambiente les es más o menos favorable alteran su anatomía y morfología de acuerdo al ambiente donde se desarrollan.

En la naturaleza, ningún ambiente es estable; todos varían dentro de ciertos límites, y los organismos se adaptan a esa variabilidad por dos mecanismos diferentes y opuestos. Uno

es el de plasticidad que les hace variar a medida que el ambiente cambia logrando así un buen ajuste ambiental y el otro es la homostasis interna que hace que no varíe, a pesar de las variaciones externas del medio. A medida que la homostasis interna aumenta, la plasticidad disminuye, y por lo tanto la cantidad de fenotipos diferentes es mínima.

El alto grado de homostasis se logra a través de una alta plasticidad fisiológica, lo cual significa que al modificarse el medio donde el organismo vive, en lugar de cambiar su forma altera su funcionamiento o actividad fisiológica. Los vegetales presentan en general, alta plasticidad; en cambio los animales superiores se caracterizan por presentar baja plasticidad, alta homostasis y variaciones en densidad muy pronunciadas. Cualquier población que no sea capaz de ajustarse al medio tiende a desaparecer; los cambios genéticos de los vegetales demoran varias generaciones. Inicialmente, una alta proporción de los organismos se destruyen y sólo los más resistentes logran sobrevivir, que son además los que tienen los alelos o combinación de ellos que les da la resistencia. Bajo condiciones naturales el proceso evolutivo es el resultado de la recombinación y concentración de los alelos previamente existentes pero en frecuencias muy bajas; las mutaciones raramente intervienen en esta parte del proceso evolutivo. La adaptación genética al medio es generalmente poligénica y su adaptación, por lo tanto, aumenta lentamente a medida que los genes se recombinan y concentran (Pimentel, 1968).

En sistemas antropogénicos, la variabilidad ambiental originada en el ecotopo, especialmente en el clima, afecta en grado mayor a la zoocenosis que a la fitocenosis. En los años desfavorables, la regulación debe hacerse antropogénicamente, ajustándose la carga zoocenótica a la capacidad sustentadora del nicho del sistema. La fitocenosis, en cambio, se ajusta intrínsecamente a través de su plasticidad y homostasis interna.

El ambiente, además de su variación en el tiempo va-

ría también en el espacio, una población de organismos de una misma especie se ajusta a los microhabitats y nichos que existen en su territorio heterogéneo, modificando levemente su fenotipo y genotipo. Esta heterogeneidad espacial es en parte la responsable de la permanencia de polimorfos en la población.

El cambio en la frecuencia de alelos que tiene lugar en la población es la base de la evolución; considerándose que la población está estabilizada cuando la frecuencia de alelos permanece constante generación tras generación. La frecuencia de alelos sólo cambia bajo la acción de fuerzas evolutivas (Grant, 1963); es irreal, por lo tanto, pensar en el proceso evolutivo en un contexto extraño al del ecosistema, ya sea que se trate de uno natural o antropogénico, incluyendo los cultivos y la ganadería (Lewis, 1969).

La población constituye el nexo de continuidad, en el espacio y el tiempo, de los grupos de organismos de la misma especie y cuando no existen fuerzas evolutivas que alteren la frecuencia de los alelos, las poblaciones, generación tras generación continúan siendo similares. A pesar de estar constituida por organismos de una misma especie, las poblaciones se caracterizan por ser variables o polimórficas. Las poblaciones de mayor tamaño pueden almacenar mayor variabilidad, por lo cual se encuentran en condiciones preadaptativas a habitats y nichos más diversos.

La ley de Hardy-Weinberg establece que, en una población grande y de cruzamientos al azar, la frecuencia de alelos permanece constante de generación en generación y que la frecuencia de los genotipos está determinada por la frecuencia relativa de cada alelo. Esta situación se cumple siempre que no ocurran mutaciones, que no existan migraciones y que los genotipos, producto de los cruzamientos tengan igual sobrevivencia e iguales posibilidades de reproducirse. El requerimiento de tamaño de la población es necesario para evitar el efecto de probabilidad o desvío al azar.

La población bajo la acción de fuerzas evolutivas, cambia su frecuencia de alelos. Si una población no ha alcanzado su equilibrio genético con el medio donde se desarrolla, sólo a través del proceso evolutivo puede finalmente lograrlo. Para que exista, evolución debe existir producción de variabilidad conjuntamente con selección. Migración y mutación producen variabilidad, en cambio probabilidad de genes, selección, genes letales y la superioridad heterocigótica seleccionan esta variabilidad.

El fenotipo no es heredable pero interviene en el proceso evolutivo; pues aquellos fenotipos mejor adaptados tienen mayores probabilidades de sobrevivir y multiplicarse que el resto. Como el fenotipo es una resultante del genotipo y del ambiente, la selección opera incrementando los genotipos que producen fenotipos mejor adaptados, actuando por lo tanto de una manera indirecta.

El proceso de selección por el cual una población de fenotipos no bien adaptados al medio logran adaptarse a través de la evolución, luego que la plasticidad individual les ha permitido sobrevivir en ambientes no perfectamente ajustados a sus requerimientos, se le conoce como el efecto de Baldwin, quien en 1896 lo describió.

Los fenotipos de mayor calidad y productividad son los que el hombre selecciona para la reproducción de cultivos y ganadería. El fenotipo de un organismo no es heredable, aunque la reacción fenotípica al ambiente es adaptativa en el sentido que le permite al organismo adaptarse a ambientes variables en el tiempo y en el espacio. La capacidad genotípica de producir fenotipos mejor adaptados a un ambiente es una de las características heredadas por el organismo (Grant, 1963). En los cultivos y ganadería, la población que se reproduce proviene de castas que se mantienen en campos experimentales u otros lugares controlados, pero distintos de los campos de cultivos o ganaderos. Tanto los cruzamientos como la selección se hace bajo control antropogénico.

Las alteraciones del habitat, nichos y tamaño del territorio ocasionadas por el hombre son cada día un factor de mayor envergadura que afectan al proceso evolutivo en varias formas incluyendo el desarrollo de organismos que se les considera como malezas. También es válido lo opuesto, al originar la extinción de algunas especies, o poblaciones restringiendo los recursos genéticos disponibles para las generaciones siguientes (Lewis, 1969).

El grado de transformación del ecosistema y sus modalidades de manejo están reguladas antropogénicamente. Cualquier modificación que se le haga al cultivo o sistema en general, induce a corto o a largo plazo procesos evolutivos en cada una de las poblaciones que complementan la biocenosis; la evolución del cultivo se logra en cambio por un mecanismo diferente que no es necesariamente de adaptación y ajuste al medio. Se logra por procesos antropogénicos cuyo objetivo principal es aumentar la productividad y calidad de la cosecha, y sólo secundariamente se persigue lograr una mejor adaptación al medio.

#### Diversidad.

La información ha sido definida en ecología como una función del cociente de las probabilidades. El método de la información se utiliza para evaluar la organización o desorden del sistema constituido por elementos discontinuos en el espacio y en el tiempo. La información y la diversidad de una biocenosis, al menos desde un punto de vista práctico deben ser consideradas iguales (Margalef, 1958).

La información es según Brillouin (1956) el producto de una constante K por el logaritmo del número de posibles casos donde se puede seleccionar.

$$I = K \log N$$

Desde el momento en que se acepta que la estricta ho-

homogeneidad en un sentido estadístico probablemente no se encuentra en ninguna comunidad natural, la diversidad de una comunidad debe ser calculada en relación a límites definidos de heterogeneidad, en lugar de circunscribirse dentro de una homogeneidad putativa (McIntosh, 1967).

La noción de diversidad, en ecología, tiene sus raíces en la riqueza de especies y variedades de la biocenosis y depende de la capacidad de discriminar entre individuos, especies, genotipos, clases de DNA y otras (Margalef, 1969). La diversidad de una comunidad es proporcional a la biomasa dividido por la productividad (Watt, 1973); lo cual significa, según el autor, que la eficiencia del sistema aumenta a medida que la complejidad organizada aumenta. Para que las mediciones puedan tener valor y sean de significación deben ser dirigidas hacia los parámetros adecuados; incluso en las ciencias, encontrar estos parámetros es un logro mayor, pues entificación es más importante que cuantificación (Gerard, 1965).

Tres clases de diversidad pueden ser reconocidas (Whittaker, 1960 y McIntosh, 1967). El índice de diversidad alfa se refiere a la que existe dentro de un stand. La diversidad beta se refiere al cambio que ocurre en una gradiente de stands o comunidades. Gama es la diversidad de las muestras tomadas dentro de comunidades, en un rango de ambientes. Las mediciones de algunas propiedades de la comunidad tales como diversidad, productividad y estabilidad son aclaratorias cuando la entidad sobre las que se hacen tienen algún significado (McIntosh, 1967).

Las causas de la distribución desuniforme de las especies son, según Margalef (1958), las siguientes: estructura de la comunidad, reproducción diferencial y efectos de la evolución. La primera se refiere principalmente a los niveles tróficos, mientras que la segunda se refiere al valor de la tasa de cambio de la población o  $r$  de cada especie, es decir a la diferencia entre la tasa de natalidad y mortalidad. La

última causa de la distribución desuniforme se refiere a los efectos de la evolución en las especies sobrevivientes, lo cual debe ser interpretado, según el autor citado, en que pocas especies son euricóricas, es decir están representadas por muchos individuos, al contrario de muchas especies que sólo están representadas por unos pocos individuos o son estenocóricas.

Las comunidades naturales presentan una marcada tendencia hacia la heterogeneidad de especies y estratas. La frecuencia de la heterogeneidad en las comunidades y la rareza con que se encuentran biocenosis homogéneas hacen necesario un estudio de las causas que originan el fenómeno. La heterogeneidad de especies que integran una biocenosis obedece según Hutchinson (1953) a cinco grupos de causas: desuniformidad de los ambientes donde los organismos se desarrollan, distribución contagiosa, factores sociales, competencia interespecífica y el azar.

Aún cuando el macroambiente original tenga cierto grado de homogeneidad, la incorporación de organismos lo diversifica creando variedad de microhabitats y nichos. La acción de los organismos sobre el medio es una de las causas principales de la generación de heterogeneidad, lo cual crea nuevos habitats y nichos que pueden ser ocupados por organismos adaptados a ellos. La especialización de variedades y especies para ocupar habitats restringidos dentro de ciertos límites y a desempeñar funciones determinadas trae como consecuencia una diversificación de la comunidad. El equilibrio biocénosico es posible debido a la división especializada del trabajo que permite que los organismos de diversas especies que ocupen nichos y habitats diferentes no compitan entre sí (Elton, 1946).

La diversidad de organismos en una biocenosis tiene también, en parte, su origen en algunos factores de resistencia. Las espinas de algunas plantas previenen la utilización de la especie por algunos herbívoros de ramoneo y es uno de los mecanismos más frecuentes; las toxinas e inhibidores del crecimiento producidos por algunas especies afectan en mayor grado a unas poblaciones que a otras. La época de crecimiento

del vegetal y su desarrollo fenológico en relación a la época de utilización, como así mismo los otros factores de resistencia, no son otra cosa que diferenciación de nichos y habitats.

El desarrollo de espinas en una especie, hace que un nicho que en otra forma pudiera ser ocupado por un herbívoro mayor no pueda serlo debido al daño mecánico que ésta estructura anatómica le originaría. El nicho, o una parte de él, debe entonces ser ocupado por otra y otras especies que le toleren, en este caso insectos u otros invertebrados de menor tamaño, que no sean susceptibles a esta limitante anatómica.

La producción de exudados por algunos vegetales, en concentraciones superiores a los límites de tolerancia de otras especies capaces de ocupar el nicho y habitat crea a menudo condiciones de inadaptación; esos nichos deben quedar desocupados o ser desempeñados por otros organismos tolerantes. A medida que la diferenciación bioquímica de una biocenosis progresa algunas poblaciones son total o parcialmente desplazadas. La diferenciación, simultáneamente diversifica los habitats por lo cual se logra que la presión evolutiva del sistema conduzca hacia una mayor diversificación. No existen, por lo tanto, ambientes uniformes ya que derivan de un mosaico de microhabitats y nichos (Elton, 1946).

La diferenciación histológica y morfológica de los organismos es en sí una de las fuentes principales generadoras de diversidad de habitats y nichos; la forma y tamaño de los diversos órganos crea modificaciones microambientales. Las hojas, flores, frutos, tallos y troncos de las plantas son de distintos tamaños, con textura, estatura, posición espacial, color, se desarrollan en distintas estaciones y tienen propiedades de capacidad de conducción y almacenamiento térmico e hídrico diferentes, siendo diferentes las biomásas producidas y las características nutritivas de cada tejido. Luego ofrecen habitats y nichos diferentes que son ocupados por una diversidad de organismos, los que a su vez ge-

neran mayor diversidad de ambientes y funciones. La variación en densidad poblacional de los organismos de una especie es también una de las fuentes de origen de nichos y habitats diferentes. De esta diferenciación de ambientes deriva a su vez una diversificación de requerimientos de los organismos que se adaptan a ellos (Elton, 1946).

La capacidad sustentadora de un ecosistema está regulada por las disponibilidades de recursos y por la capacidad de la biocenosis de utilizarlos. Si los recursos no se utilizan, es indicativo que los organismos existentes no toleran los niveles de intensidad de los factores ambientales donde el organismo debe desempeñar su nicho o bien que no existe la población capaz de utilizarlos, estando el nicho desocupado o incompleto.

La diversidad de especies animales está relacionada con el número de predadores y su eficiencia en prevenir que una sola especie monopolice algunos requisitos limitantes (Paine, 1966). Un ejemplo de ellos es lo que ocurre en la zona rocosa intermareas donde el factor limitante es el espacio. Cuando los predadores capaces de prevenir el monopolio de una especie son eliminados o faltan, el sistema se hace menos diverso (Paine, 1966).

La regulación de la densidad poblacional y el mantenimiento de su equilibrio se hace a través de un mecanismo centrado en la tasa de natalidad, mortalidad, migración. No son las disponibilidades de recursos lo que regula a una población y establece su nivel de equilibrio, sino que la densidad en la cual la tasa de cambio  $r$  se hace igual a cero. La proporción del nicho que logra finalmente ocupar cada población en la comunidad es la resultante de un proceso intrínseco de ajuste interpoblacional. En las primeras etapas de este ajuste, que corresponden a las etapas sucesionales iniciales, algunos ambientes quedan desocupados, pero el proceso de evolución del ecosistema converge hacia la utilización de todos los nichos.

La selección natural o el mecanismo de selección de orden desde el orden opera aumentando la cantidad de información hasta alcanzar un límite, por ejemplo en el climax (Wilson, 1968). La evolución en la diferenciación de nichos y habitats permite que muchas especies cohabiten en biocenosis como competidoras parciales de habitats y nichos, con distribuciones que parcialmente se superponen en gradientes (Whittaker, 1965).

Los sistemas incoherentemente organizados o inestables se modifican o destruyen fácilmente; solo perduran los sistemas coherentemente organizados o estables. La selección en favor de una organización coherente aporta información al sistema al nivel de desarrollo mas bien que genético (Wilson, 1968). En la naturaleza, los sistemas mas diversos son a menudo más estables (Margalef, 1969).

La selección natural aporta información al pool de genes de la especie, lo cual conduce hacia una mayor complejidad, mejor ajuste de la población en sus nichos y aumento de la densidad y variabilidad genética (Wilson, 1968). El aumento de información ordenada no sólo está relacionado con la entropía sino que es entropía; es la misma propiedad del sistema bajo otro nombre. El aumento de información en el sistema es, por lo tanto, un decremento de entropía. Si se acepta que la información es lo mismo que entropía, se acepta también que los mecanismos que aumentan la información disminuyen la entropía. Los mecanismos de selección del sistema, tales como la selección natural y el principio de orden desde orden aumenta la información y la mantienen dentro de un sistema coherente (Wilson, 1968). La reunión de componentes diversos en un sistema puede tener variados significados, pues puede tratarse de comunidades bien organizadas, capaces de autoperpetuarse en un biotopo o una simple unión casual de organismos (Margalef, 1969).

El orden alcanzado por un sistema tiende a extenderse y a través de la selección natural se prolonga a un sistema

mas simple. Ello representa según Wilson (1968) lo que se de nomina el principio de orden desde el orden. Aunque la diversidad se presenta como una propiedad instantánea es la resultante del funcionamiento del ecosistema (Margalef, 1969).

En sistemas silvoagropecuarios, donde el origen último o mediato de la regulación es antropogénico se persigue a menudo alcanzar un grado mínimo de diversificación. Se llega a menudo a establecer biocenosis monoestratificadas y monoespecíficas que supuestamente logran la mayor productividad de biomasa canalizable para la utilización antropogénica.

Cuando una flora y fauna es pobre en especies, la constancia de dominantes es un hecho común en cada sinusia de la biocenosis, ya que no están constantemente sometidas a la presión competitivas de sus equivalentes ecológicos. Además, el balance se hace tan delicado que cualquier cambio en algún factor ambiental, por muy pequeño que sea, altera el equilibrio cambiando la dominante en una o mas de las sinusias (Cain y Castro, 1959).

La ley de Elton indica que la complejidad produce estabilidad y así lo ha demostrado Pimentel (1961). A medida que las alternativas de cauces en el flujo energético se incrementan la estabilidad del sistema también se mejora (MacArthur, 1955). El aumento de la diversidad biocenósica está íntimamente relacionado con la homeostasis del sistema (Pimentel, 1968).

En resumen, puede afirmarse que la diversidad tiene 2 orígenes:

La estabilidad de las categorías y niveles del espectro de integración de la matriz ( $\Lambda$ ) del complejo en diversos componentes  $\sigma_i(\eta)$ .

La reagrupación y selección de las variables que inciden en mayor grado en el comportamiento del ecosistema. Simbólicamente se tiene que

$$\frac{\partial \beta}{\partial \sigma_i} > \frac{\partial \beta}{\partial \sigma_j} ; i \neq j$$

variable que generan indirectamente otros nichos, los cuales a su vez son descritos por otras variables.

Lo anterior se puede expresar simbólicamente como:

$$\{ \sigma_j(n) \} \Rightarrow A \Rightarrow D \Rightarrow \beta$$

### Capacidad Sustentadora.

Capacidad Sustentadora de un ecosistema en un nodo es la respuesta potencial óptima de éste, expresado en forma de

$$\frac{\Delta p}{\Delta t} .$$

La respuesta potencial del ecosistema es la resultante de conjunto de variables de estado. Cada una de estas variables es responsable de una fracción de la respuesta que puede fluctuar desde el 100% hasta fracciones muy pequeñas. En realidad la capacidad sustentadora total esta particionada entre los nichos del sistema, cada uno de los cuales, a su vez esta participando entre las diversas variables de estado que comparten el nicho. A esta particionalidad de variables dentro de un mismo nicho se le denomina competencia.

En el diseño de arquitecturas de ecosistemas, es necesario definir las variables pertinentes a cada nicho y elegir en cada caso a la de mayor incidencia, de manera de evitar una situación de competencia entre variables, lo cual debe de conducir de acuerdo a la ley de Gause a la exclusión de un subconjunto. Este subconjunto constituye inicialmente el complemento del nicho total.

## GENESIS DE LA ARQUITECTURA

La arquitectura de un ecosistema en un momento dado es la resultante de un proceso de evolución que se inicia en el pasado, se observa en el presente y se continúa en el futuro. El estado observado de la arquitectura en un instante dado, no es más que un punto en el tiempo y como tal esta orientado y tiene una tasa de cambio.

El estado de la arquitectura en un instante dado puede ser óptimo o diferente del óptimo. La facultad de la arquitectura de cambiar ante estímulos endogenos o exogenos, permite alterar su tendencia de manera de alejarse o aproximarse a un óptimo arbitrario establecido para un instante dado.

Génesis de la arquitectura puede ser definido como el proceso de cambio de las variables de estado del ecosistema, en el tiempo. El objetivo básico de estos estudios, es descubrir las funciones generales de cambio de cada una de las variables de estado en el tiempo. Debido a la complejidad del problema resulta mas adecuado estudiar independientemente a cada una de las variables de estado dentro de los límites de dominio en el tiempo que arbitrariamente se seleccione.

En la práctica la función de cada variable se calcula empíricamente a través de mediciones de la magnitud de la variable en instantes conocidos, de tal forma que se pueda inferir a partir de un número que puede ser reducido de puntos, la función general de la variable para esas circunstancias (Figura 4).

Las variables de estado fluctuan en magnitud a través del tiempo generando una función que puede ser calculada, pudiendo predecir en esta forma sus posibles valores futuros. El grado de certeza de la magnitud de la variable de estado esta relacionado con:

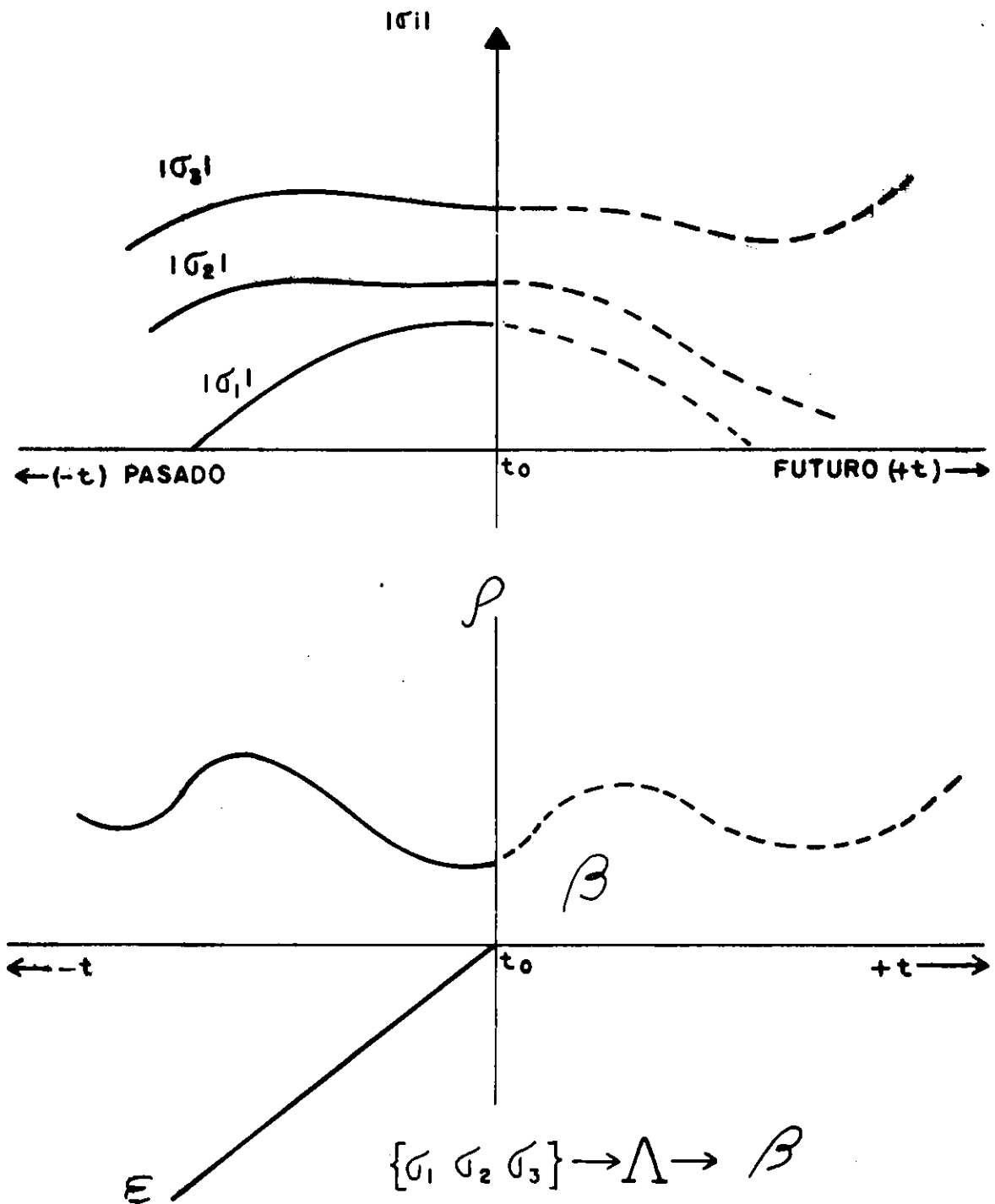


Figura 4. Magnitud de las variables de estado como funciones en el tiempo (gráfico superior) y superficie de respuesta-comportamiento, generado por la arquitectura  $\{\sigma_1, \sigma_2, \sigma_3\}$  (gráfico inferior).

el tipo de variable  
la naturaleza de la arquitectura y  
el tiempo

La naturaleza mas general de estas variables representan procesos estocásticos, y en particular series de tiempo probabilísticas.

Un conjunto definido de componentes topológicos, tal como  $\{\sigma_1, \sigma_2, \sigma_3\}$  genera una función de arquitectura  $\Lambda$ , la cual a su vez esta relacionada con una función  $\beta$  de comportamiento. Físicamente es posible determinar la función  $\beta$  aunque la cuantificación de esta función se haga via homomorfica de la función de arquitectura. La función de arquitectura existe pero es de una naturaleza tan compleja que no es posible ni adecuado su determinación.

En la práctica la forma de operar es establecer la relación entre sus componentes topológicos via sus variables de estado y el comportamiento  $\beta$  de este conjunto.

Una vez establecida la relación entre las variables de estado y el comportamiento, el cambio de la arquitectura debe ser analizado en una serie de tiempo. Simultáneamente debe establecerse la relación entre cada una de las variables del conjunto y el tiempo dentro del dominio establecido.

Estos dos análisis permiten generar una superficie de respuesta del comportamiento  $\beta(t)$  tal como aparecen en la figura 4.

La respuesta del ecosistema puede ser retirado o bien acumulado dentro de la arquitectura original. En este último caso, transcurre un tiempo  $\Delta t$  empleado en generar un  $\Delta\Lambda$  positivo.

Simultáneamente en este  $\Delta t$ , se produce una reducción de la arquitectura original equivalente a  $\Delta\Lambda'$ . La diferencia entre  $\Delta\Lambda$  y  $\Delta\Lambda'$  (Figura 5), es

$$\delta\Delta = \Delta\Lambda - \Delta\Lambda'$$

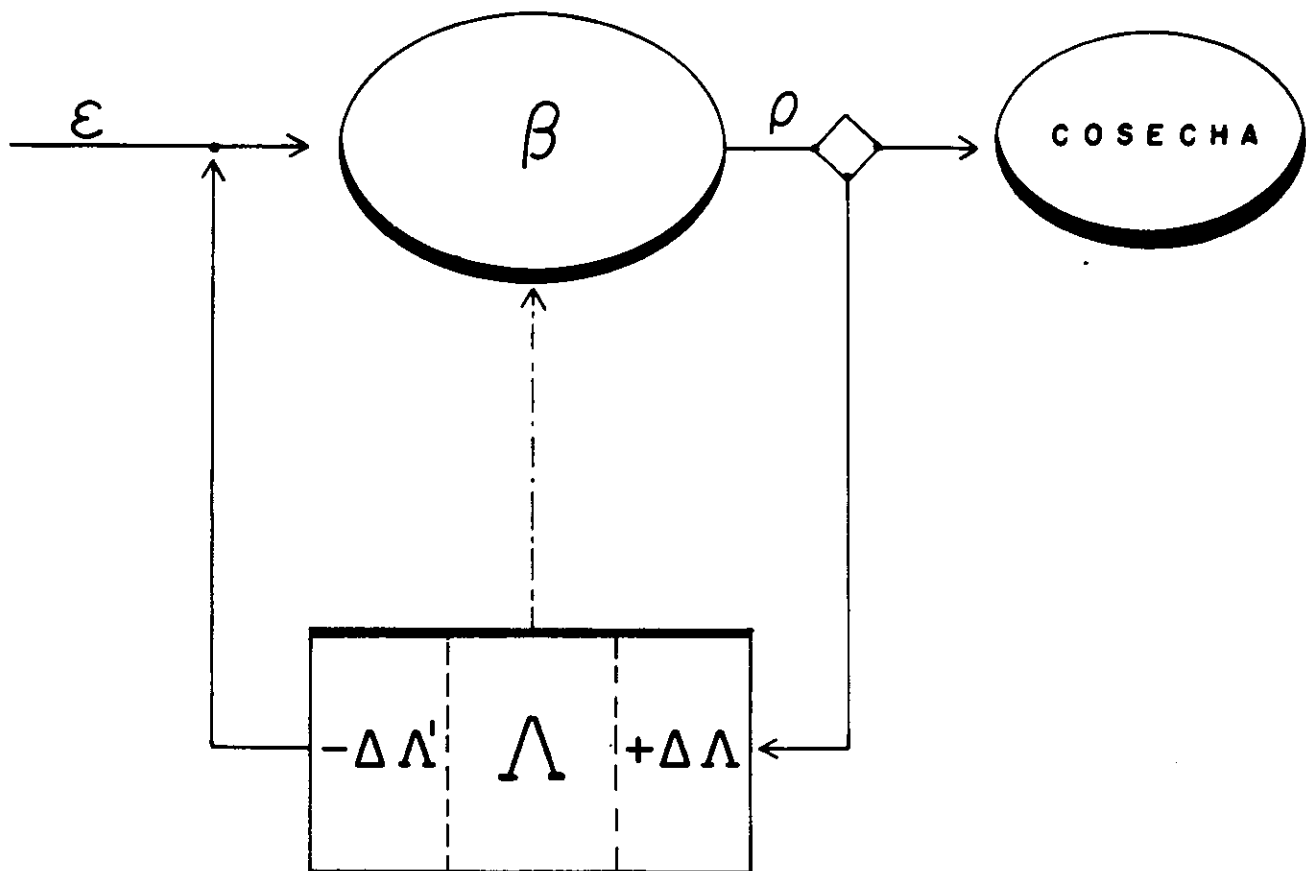


Figura 5. Esquema conceptual del proceso de cambio de estado del ecosistema  $+\Delta\Lambda$  representa la adición en la arquitectura original y  $-\Delta\Lambda'$  la sustracción. En general  $+\Delta\Lambda \neq -\Delta\Lambda'$ .

La adición del valor  $\delta\Lambda$  luego de transcurrido un tiempo a la arquitectura original  $\Lambda$  genera una nueva arquitectura  $\Lambda(t+\Delta t)$  la cual es responsable del nuevo comportamiento  $\beta(t+\Delta t)$  del sistema.

La arquitectura del ecosistema puede concebirse como una matriz dinámica, que consta de cuatro columnas y  $\eta$  filas. Las columnas corresponden a las categorías de componentes topológicos a saber:

ecotopo  
 habitat  
 autotrofocenos  
 heterotrofocenos

y las filas corresponden a los diversos niveles de complejidad o integración dentro de un espectro que va desde las partículas subatómicas elementales hasta las organizaciones más complejas, correspondientes a las respectivas columnas (figura 6).

En forma simbólica matricial la arquitectura puede ser representada en la siguiente forma:

$$\Lambda(t) = \begin{pmatrix} \sigma_{A,1}(t) & \sigma_{H,1}(t) & \sigma_{B,1}(t) & \sigma_{E,1}(t) \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ \sigma_{A,\eta}(t) & \sigma_{H,\eta}(t) & \sigma_{B,\eta}(t) & \sigma_{E,\eta}(t) \end{pmatrix}$$

La conexión o relación entre los elementos del ecosistema, consiste en el intercambio de materia y energía entre las filas y columnas de la matriz, con lo cual se genera otra matriz con un distinto contenido de información o arreglo topológico.

Las adiciones de materia energía e información al ecosistema, en forma de  $\delta\Lambda$ , puede ocurrir en cualquiera de las posiciones de la matriz. Esta adición provoca un desequilibrio en el complejo ecosistémico, generándose así un intercambio de materia y energía entre cualquier otra posición. Al cabo de un tiempo  $\Delta t$  se tiene por lo tanto una nueva matriz

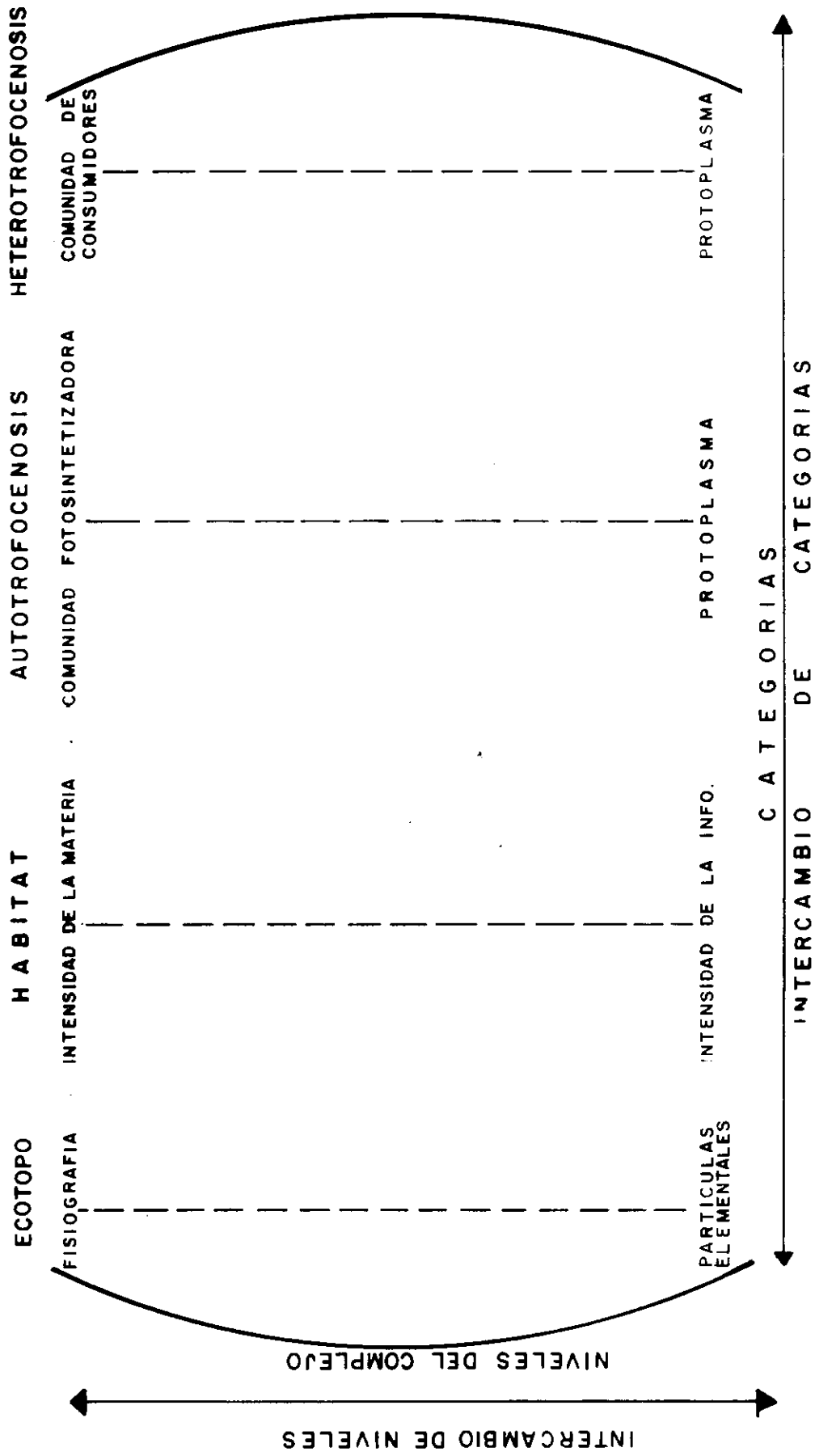


Figura 6. Matriz dinámica de arquitectura A.

o equivalente una nueva arquitectura.

Las leyes físicas de conservación de la materia y energía se aplican a la transformación de la arquitectura del ecosistema. El cambio de arquitectura  $\partial A$  representa ingresos y egresos de materia y energía que puede ocurrir en cualquier nivel de integración o arreglo topológico tales como: luz solar, agua, partículas sedimentarias, semillas, heno, vacunos, estiércol, fertilizante minerales, etc. Estos elementos sufren in'ernamente cambios de posición en la matriz del completo (Figura 7).

El ecosistema tiende a un estado de equilibrio en el cual se equiparan las fuerzas de integración de las categorías y niveles con las de degradación. Este mecanismo representa el aspecto de control del ecosistema, el cual debe ser estudiado en base a los fundamentos cibernéticos.

Los mecanismos de control, de la arquitectura es decir del cambio de la matriz, están contenidos en el ecosistema origen. El estado de este ecosistema es consecuencia de los componentes arquitectónicos definidos en la matriz (Figura 8). El funcionamiento del ecosistema pone de manifiesto los procesos generales de control de la transformación de los niveles y categorías del complejo en forma de procesos de integración y degradación. Este proceso al operar en el tiempo va generando en forma continua una nueva arquitectura y comportamiento.

De la dilucidación de la génesis de la arquitectura es factible plantear los siguientes problemas:

- 1<sup>o</sup> Determinación de la arquitectura que produzca el comportamiento deseado para un estímulo dado.
- 2<sup>o</sup> Provocar una génesis de la arquitectura que permita alcanzarse el estado requerido para producir el comportamiento.

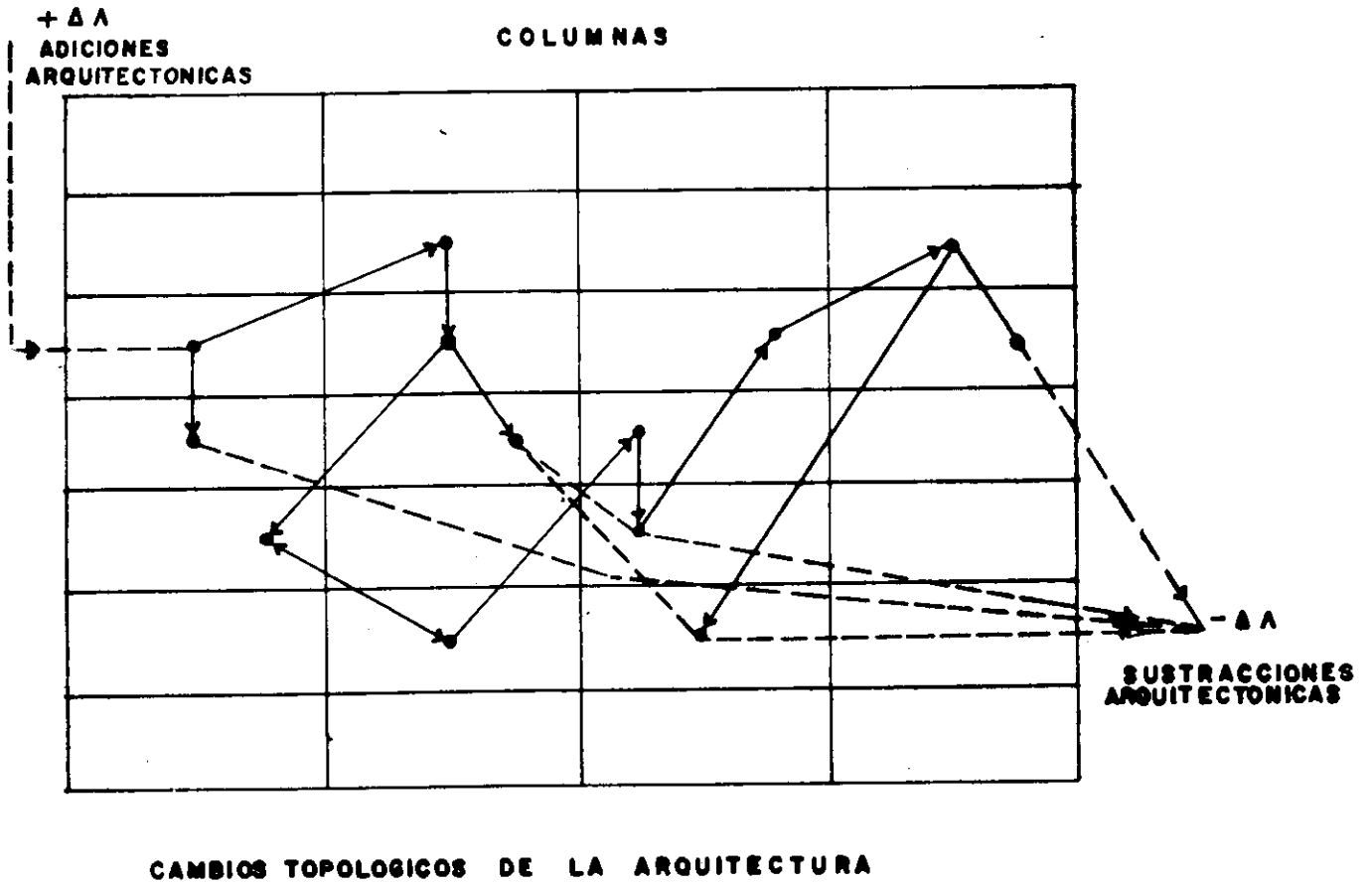


Figura 7. Esquema de los cambios de arquitectura provocados por  $\delta A$  dentro de la matriz.

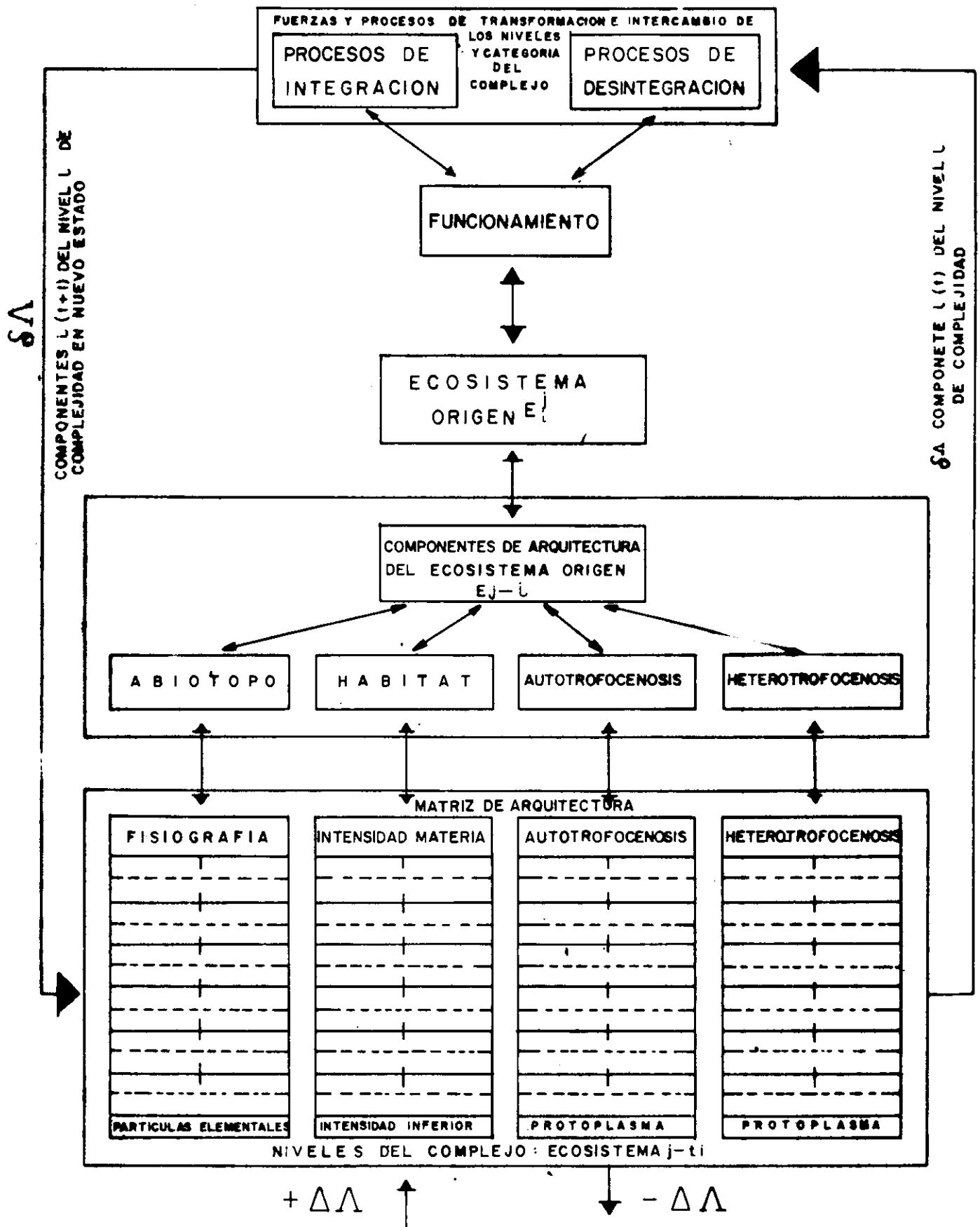


Figura 8. Esquema general del proceso de transformación o génesis de la arquitectura.

Lo anterior significa que no basta con determinarse el estado óptimo o meta de la arquitectura, sino que es necesario establecer la génesis de transformación de la misma. Esta transformación debe permitir, a través de la aplicación de un operador funcional, el cambio del estado inicial y conducirlo en un tiempo dado al estado final probable, luego de aplicarse un trabajo  $\omega$ . La ruta que se siga en esta transformación, es decir, los operadores funcionales que se apliquen, generan el algoritmo de cambios de estado. Todo este conjunto representa la genesis del ecosistema.

## PLANTEAMIENTO DEL CAMBIO DE ARQUITECTURA

El proceso de transformación de la arquitectura del ecosistema puede tener un origen biótico. Ello significa que el operador de transformación corresponde a algún arreglo topológico de alguna de las categorías del espectro biosenósico.

En la práctica los operadores que se aplican a los eco sistemas son complejos de categorías y componentes del espectro, de manera que resulta muy difícil estudiar empíricamente el efecto de cada uno de ellos. En teoría, en cambio, es posible resolver problemas de transformación en forma sintética centrado en el individuo. En este caso se le considera como la resultante de todos los vectores y variables que actúan en el ecosistema.

El crecimiento del organismo puede ser analizado en formas muy diversas. En la primera parte de este capítulo se discute el crecimiento individual siguiéndose el planteamiento de Monsi y Murata (1972), de cuyo trabajo se ha adaptado al planteamiento general de los capítulos anteriores.

La productividad neta del individuo se acumula en nuevo tejido o en órganos especiales de acumulación. Cuando la productividad neta excede la capacidad de almacenamiento individual de la carga, o por otras razones, el número de individuos que almacenan esta carga pueden variar. Este aspecto corresponde ser estudiado en base a los fundamentos de la ecología de poblaciones.

Un tercer aspecto de este problema, es de las relaciones interpoblaciones que debe plantearse en base al estudio de consortismos o relaciones interpoblacionales. Este problema tiene su origen en la competencia territorial entre poblaciones que comparten un mismo nicho y habitat. Es por lo tanto un problema de particionalidad de la capacidad sustentadora del ecosistema entre las diversas poblaciones que lo integran.

La productividad neta  $\delta\Lambda$  de un ecosistema para un intervalo de tiempo  $\Delta t$ , es igual a la diferencia matricial de las arquitecturas entre el tiempo inicial y final; en otras palabras:

$$\Lambda(t+\Delta t) - \Lambda(t) = \delta\Lambda$$

En la práctica no todas las posiciones de la matriz son de igual importancia o interés por lo cual solo alguna de ellas se cuantifican. Además en la resolución de problemas de sistemas homomorficos, no es necesario cuantificar a cada una de las variables de estado, sino que aquellas mas pertinentes.

Algunas variables de estado contienen información correlacionada con los valores de otras a menudo de difícil medición o enumeración. Es por ello que en la práctica solo basta considerar a un subconjunto total de variables.

#### Crecimiento individual. Cambio de $n_2$ .

En el caso particular del crecimiento de los individuos vegetales, la productividad neta (PN), puede ser particionada en cuatro componentes (Monsi y Murata, 1972): masa de hojas, masa de tallos, masa de raíces y masa de asimilados almacenados en diversos órganos.

Simbólicamente se tiene que:

$$P_N = \frac{\Delta\Lambda}{\Delta t} = \frac{\Delta\sigma_L}{\Delta t} + \frac{\Delta\sigma_T}{\Delta t} + \frac{\Delta\sigma_R}{\Delta t} + \frac{\Delta\sigma_M}{\Delta t}$$

donde ( $\sigma_L$ ) representa la masa de las hojas

( $\sigma_T$ ) representa la masa de los tallos

( $\sigma_R$ ) representa la masa de las raíces

( $\sigma_M$ ) representa la masa de los asimilados almacenados,

y posicionados en la 3<sup>era</sup> columna de la matriz de arquitectura ( $\Lambda$ ). La productividad bruta ( $\Delta\Lambda$ ), esta dada por

$$P_B = \frac{\Delta\Lambda}{\Delta t} = \left(\frac{\Delta\sigma_L}{\Delta t}\right) \sigma_L$$

de donde:  $\frac{\Delta \Lambda}{\Delta t}$  cambio de la arquitectura, en unidades de masa, por unidad de tiempo.

$\sigma_L$  masa foliar en pie  
 $(\frac{\Delta \sigma_L}{\Delta t})$  tasa de fotosíntesis por unidad de masa foliar.

La cantidad de asimilados exportables en la unidad topológica  $\sigma_L$  es igual a:

$$P_{M_L} = P_{B_L} - R_L, \text{ o equivalentemente}$$

$$P_{M_L} = \frac{\Delta \sigma_{ML}}{\Delta t} = \frac{\Delta \Lambda_L}{\Delta t} - \frac{\Delta \sigma'_L}{\Delta t} \sigma_L$$

$$P_{M_L} = \frac{\Delta \sigma_{ML}}{\Delta t} = \left( \frac{\Delta \sigma_L}{\Delta t} - \frac{\Delta \sigma'_L}{\Delta t} \right) \sigma_L$$

con  $R_L = \frac{\Delta \sigma'_L}{\Delta t}$  tasa de respiración de las hojas

Los asimilados exportables ( $P_{M_L}$ ), son enviados hacia otros órganos de la planta donde una parte de ellos son utilizados en la respiración, en tanto que el remanente puede ser utilizado en la producción de nuevo tejido. De donde  $P_{ex}$  es la cantidad de asimilados exportables y esta dado por:

$$P_{ex} = P_{M_L} - \left\{ \left( \frac{\Delta \sigma_T}{\Delta t} \right) \sigma_T + \left( \frac{\Delta \sigma_R}{\Delta t} \right) \sigma_R \right\}, \text{ o}$$

$$P_{ex} = \frac{\Delta \sigma_{ML}}{\Delta t} - \left\{ \left( \frac{\Delta \sigma_T}{\Delta t} \right) \sigma_T + \left( \frac{\Delta \sigma_R}{\Delta t} \right) \sigma_R \right\}$$

Una parte de los excedentes utilizables en la producción de nuevos tejidos ( $P_{ex}$ ), se destina a la elaboración de nuevas hojas ( $\sigma_{\eta L}$ ) y corresponde a los asimilados que se emplean en esto ( $\sigma_{exL}$ ), menos lo que se utiliza en la respiración por unidades de nueva hoja ( $\frac{\Delta \sigma_{\eta L}}{\Delta t}$ )

Símbolicamente:

$$\frac{\Delta \sigma_{\eta L}}{\Delta t} = \frac{\Delta \sigma_{exL}}{\Delta t} - \left\{ \left( \frac{\Delta \sigma_{\eta L}}{\Delta t} \right) \sigma_{\eta L} \right\}$$

Similarmente se puede calcular la producción de nuevos tallos, raíces y productos almacenados:

$$\frac{\Delta \sigma_{\eta T}}{\Delta t} = \frac{\Delta \sigma_{exT}}{\Delta t} - \left\{ \left( \frac{\Delta \sigma_{\eta T}}{\Delta t} \right) \sigma_{\eta T} \right\}$$

$$\frac{\Delta \sigma_{\eta R}}{\Delta t} = \frac{\Delta \sigma_{exR}}{\Delta t} - \left\{ \left( \frac{\Delta \sigma_{\eta R}}{\Delta t} \right) \sigma_{\eta R} \right\}$$

$$\frac{\Delta \sigma_{\eta M}}{\Delta t} = \frac{\Delta \sigma_{exM}}{\Delta t}$$

La productividad neta del organismo es la suma de los nuevos tejidos producidos mas los productos almacenados.

$$P_N = \frac{\Delta\sigma_n L}{\Delta t} + \frac{\Delta\sigma_n T}{\Delta t} + \frac{\Delta\sigma_n R}{\Delta t} + \frac{\Delta\sigma_n M}{\Delta t}$$

En otras palabras, la productividad neta de la planta es igual a la productividad bruta menos las pérdidas originadas en la respiración del tejido ya formado y en la respiración del nuevo tejido.

El cálculo de la productividad neta de la planta puede hacerse partiéndose de la distribución de la nueva biomasa producida y su proporción entre las hojas tallos, raíces y productos almacenados en la siguiente forma:

$$\sigma_{nL} : \sigma_{nT} : \sigma_{nR} : \sigma_{nM}$$

Los factores de distribución de los asimilados se pueden definir de la siguiente manera:

$$d\sigma_L : d\sigma_T : d\sigma_R : d\sigma_M, \text{ de donde}$$

$$d\sigma_L = \sigma_{nL}/P_N \text{ - - - - - y así sucesivamente.}$$

El factor de transformación K corresponde a la proporción entre la productividad neta y los asimilados utilizables en la producción de nuevos tejidos:

$$K = \frac{P_N}{P_{EX}}$$

El valor de K puede calcularse para todo el organismo, pero además es posible determinarse para cada órgano y asimilado; denominándoseles  $K_L$ ,  $K_T$ ,  $K_R$ ,  $K_M$  respectivamente.

Los asimilados producidos se distribuyen entre los distintos órganos de la siguiente manera:

$$P_{EX} = \sigma_{EXL} + \sigma_{EXT} + \sigma_{EXR} + \sigma_{EXM}$$

de manera que forman la siguiente proporción:

$$\sigma_{EXL} : \sigma_{EXT} : \sigma_{EXR} : \sigma_{EXM}$$

La cantidad de los nuevos elementos se puede calcular de la

siguiente forma:

$$\dot{n}_L = P_N \cdot d\sigma_L$$

$$\dot{n}_T = P_N \cdot d\sigma_T$$

$$\dot{n}_R = P_N \cdot d\sigma_R$$

$$\dot{n}_M = P_N \cdot d\sigma_M$$

o lo que es igual:

$$\dot{\sigma}_{nL} = \left( \frac{\Delta\sigma_L}{\Delta t} - \frac{\Delta\sigma'_L}{\Delta t} \right) \sigma_L - \left( \frac{\Delta\sigma_T}{\Delta t} \sigma_T + \frac{\Delta\sigma_R}{\Delta t} \sigma_R \right) K_L - \sigma_{EXL}$$

y así similarmente para los tallos, raíces y asimilados (Figura 9).

Los valores de  $K_L$ ,  $K_T$  y  $K_R$  son variables, de acuerdo con la especie y etapa de desarrollo pero fluctúan corrientemente entre 0.5 y 0.8 en tanto que  $K_M$  se aproxima a 1.0 ya que el costo de translocación y almacenamiento es muy bajo.

Conceptualmente el procedimiento planteado en los párrafos anteriores, para estudiar el crecimiento neto de los organismos fotosintetizadores, es aplicable para cualquier tipo de organismo heterotrófico. En este último caso sin embargo la particionalidad de los componentes del crecimiento y respiración es diferente.

#### Cosecha parcial de individuos.

El proceso inverso al crecimiento individual o cambio de  $n_2$  es el de cosecha. Este proceso representa un cambio negativo de biomasa o del arreglo topológico de los componentes. En otras palabras cosecha corresponde a una reducción de la carga contenida en el individuo, de manera que (Armijo, Nava, Gastó 1976).

$$Q(t+\Delta t) - Q(t) < 0$$

La cosecha de individuos se hace por dos mecanismos diferentes.

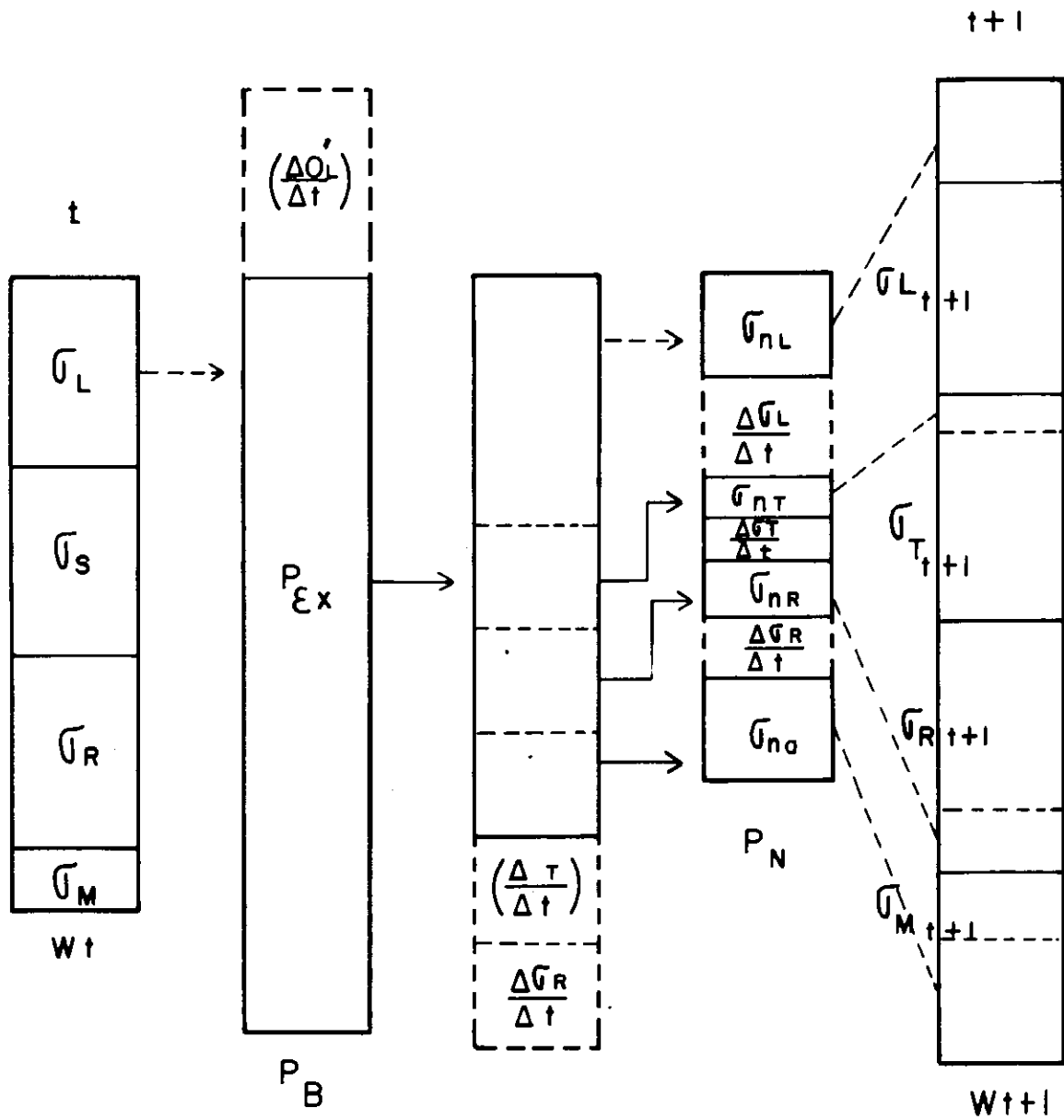


Figura 9. Representación de una etapa de producción y distribución de biomasa.  $\sigma_L$ ,  $\sigma_S$ ,  $\sigma_R$ ,  $\sigma_M$  representan hojas, tallos, raíces y productos almacenados, respectivamente;  $\frac{\Delta \sigma'_L}{\Delta t}$ ,  $\frac{\Delta \sigma_L}{\Delta t}$  representan las tasas de respiración para mantenimiento y construcción respectivamente. Se tiene representado por  $\sigma_{nL}$ ,  $\sigma_{nT}$ ,  $\sigma_{nR}$  y  $\sigma_{nM}$  a las producciones de nuevas hojas, nuevos tallos, nuevas raíces y nuevos productos almacenados. Adaptados de Monsi y Murata, 1972.

Uno de ellos corresponde a la reducción de la carga debido al proceso de la respiración en el cual se combustionan una porción de la biomasa, o siguiéndose los mecanismos fisiológicos propios. El otro es el proceso mecánico de retirar una parte de la biomasa por medio del corte, succionamiento, o cualquier otro. En este segundo caso la proporción de tejidos y órganos que se cosechan es variable dependiendo de las características del organismo cosechado y del cosechador.

El resultado final de la cosecha es la presencia de una nueva arquitectura individual que corresponde a su vez al estado inicial del cual debe partir nuevamente el crecimiento individual.

#### Crecimiento individual como función de la densidad poblacional.

El crecimiento de los individuos que constituyen una población, depende de las disponibilidades per capita de energía, materia e información, o equivalentemente de su disponibilidad de espacio o territorio que domina.

Densidad poblacional puede ser definido como la proporción entre el número de organismos y la superficie o volumen que ocupa. Simbólicamente se tiene que la densidad  $n_1$  es igual a:

$$n_1 = \frac{N}{V_{o1}}$$

Cuando  $n_1$  es fijo los organismos que ocupan el territorio disponen de una facultad que se denomina plasticidad, que les permite ajustarse a territorios variables en tamaño o intensidad. Para un territorio de tamaño y capacidad sustentadora fija, la variación de la densidad  $n_1$ , genera la función de plasticidad característica de cada conjunto de organismos que se desarrollan en un ambiente dado. La función de plasticidad  $f_p$  puede definirse conceptualmente para un conjunto dado de dominios de las variables de estado y para cierto nivel y

tipo de estmulos, se tiene que:

$$n_2 = f_p(n_1) \text{ para } \Lambda_j, \epsilon_j \text{ dados}$$

La función general de plasticidad  $f_p$  para vegetales se puede representar esquemáticamente en la forma que aparece en la (Figura 10).

En la parte superior se presenta la relación que existe entre densidad y productividad individual y en la inferior se presenta la función que relaciona  $n_1$  y el producto de la densidad por el tamaño individual ( $n_1 n_2$ ). En esta forma se tiene que:

$$P_a = f(n_1, n_2) = n_1, n_2$$

en la figura 10, se hace resaltar que existen dos tipos de mortalidad: fisiológica y ecológica. La mortalidad fisiológica ocurre bajo situaciones extremas donde el ambiente individual ya no es adecuado para el funcionamiento normal del organismo, lo cual sólo se presenta bajo condiciones extremas cuando el medio es demasiado adverso para los requerimientos del organismo, sobrepasando sus límites de tolerancia. La mortalidad ecológica, en cambio, ocurre cuando el medio no le proporciona a los organismos los requerimientos para su mantenimiento y desarrollo, lo cual corresponde a ambientes donde la tasa de cambio de la población en la biocenosis tiene valores negativos. Esto significa que el ambiente corresponde a los límites de tolerancia fisiológica del organismo pero su tasa de natalidad, mortalidad y migración es desfavorable, por lo cual la resultante, o tasa de cambio de la población es negativa, haciendo que finalmente la población desaparezca del territorio.

La capacidad ambiental o capacidad sustentadora de un ecosistema puede ser cambiada por medio de modificaciones antropogénicas, tales como la adición de estmulos, pero estas modificaciones mejoran el medio para algunas poblaciones y lo deterioran para otras. El manejo antropogénico implica hacer

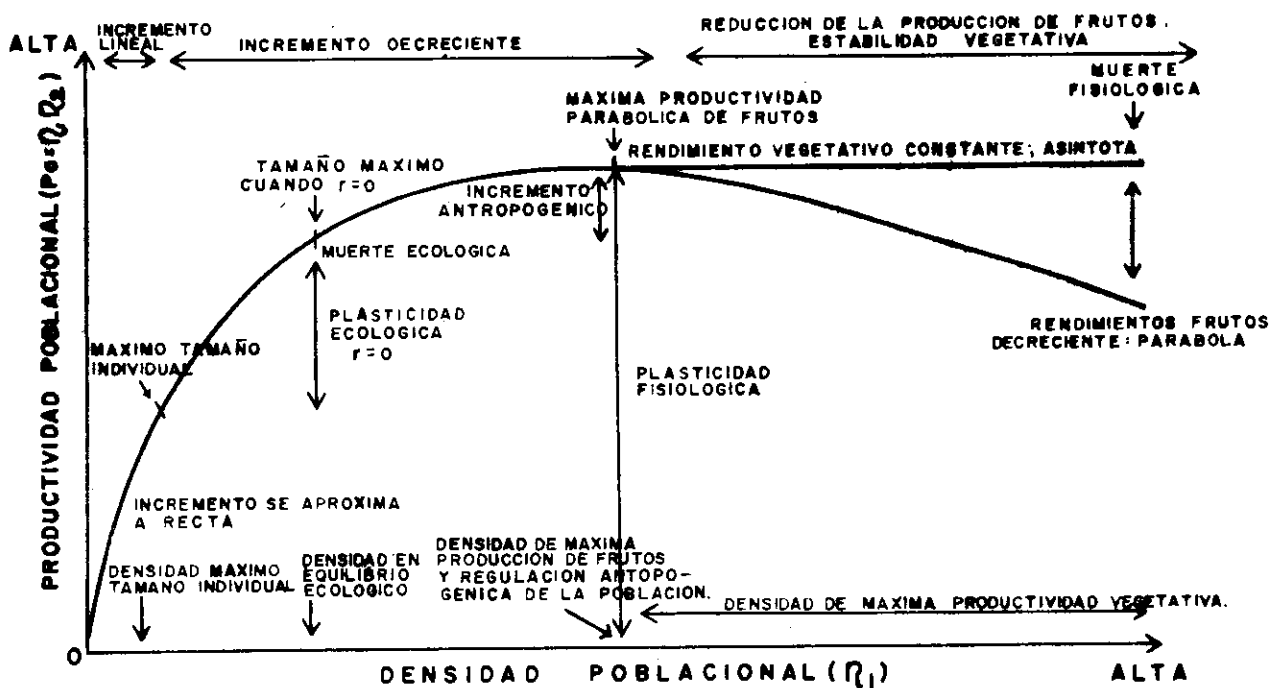
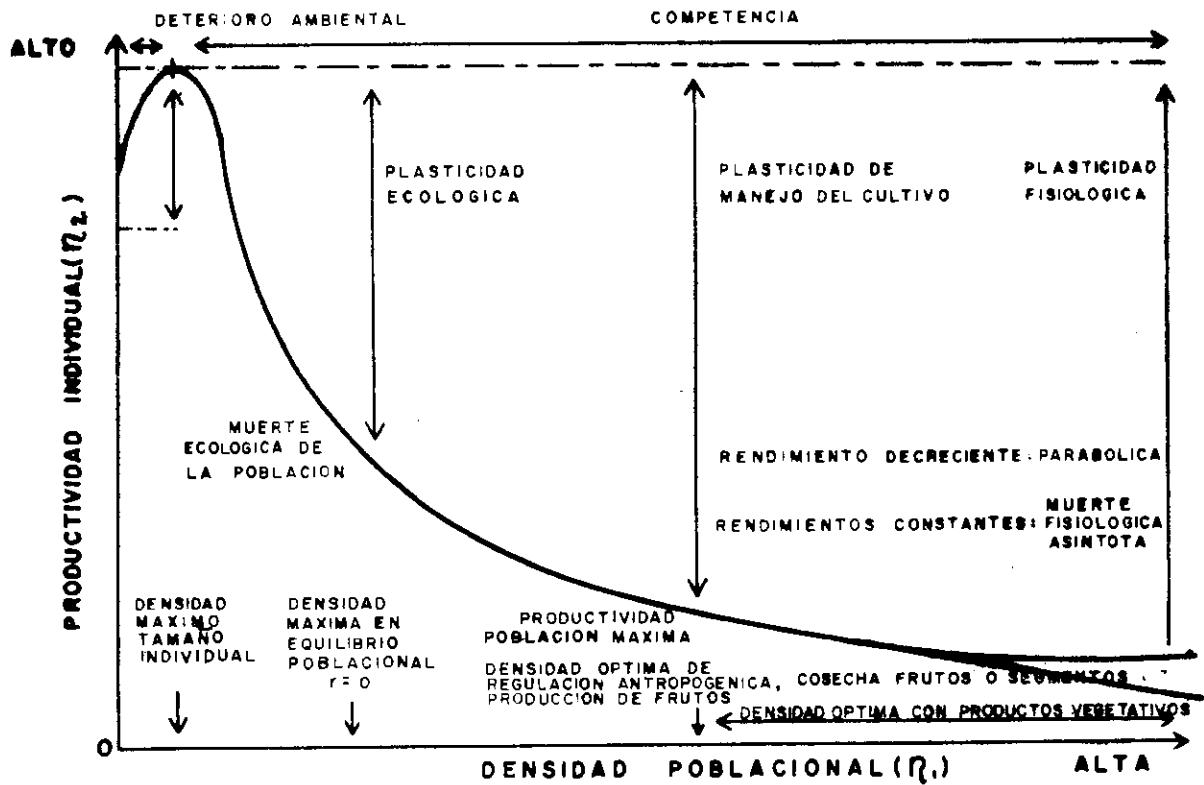


Figura 10. Relación general entre la densidad poblacional y la productividad por individuo (gráfico superior); y la relación poblacional por unidad de superficie en vegetales (gráfico inferior).

transformaciones que permitan alterar las tasas de mortalidad y natalidad de cada una de las poblaciones, en algunos casos mejorándoles sus posibilidades de sobrevivencia y en otras de deteriorándolas, según se trate de organismos útiles o de pes-tes.

En la figura 10, se presenta gráficamente el efecto de la densidad ( $n_1$ ) en la plasticidad del organismo haciéndose distinción entre tipos de plasticidad: una originada en el deterioro del ambiente, otra la plasticidad ecológica cuando la tasa de cambio de la población se hace igual a cero y en tercer lugar se tiene la plasticidad fisiológica, que representa el rango de plasticidad del organismo desde su ambiente óptimo cuando alcanza su máximo desarrollo hasta el ambiente peor cuando alcanza el mínimo tamaño, al ser la densidad poblacional excesivamente elevada y las disponibilidades de recursos per capita, insuficientes, todo lo cual afecta su comportamiento fisiológico normal y concluye en ocasionarle la muerte.

Se indica además que dentro de la gama tan amplia de alternativas de mantener la densidad entre rangos muy variados se puede definir a algunas de ellas. La densidad donde se obtiene el máximo desarrollo individual, es ineficiente desde el punto de vista de la productividad poblacional, pero permite maximizar el desarrollo individual y en muchos casos la calidad de la cosecha, además del tamaño y vigor de los organismos. En agricultura raramente se trabaja a este nivel, sólo cuando se pretende obtener productos de exposición o de calidad sobresaliente se sacrifica la productividad por unidad de superficie en beneficio de la productividad individual.

En poblaciones que deben tener autoregeneración, la densidad no debe de sobrepasar aquella en que la tasa de cambio de la población se haga negativa. En cultivos, ésto no es corrientemente el caso y se trabaja a densidades mucho mayores, ya que no interesa la natalidad natural. En praderas, en cambio, interesa frecuentemente su regeneración natural, por lo cual la densidad no debe pasar al límite donde se produce la muerte ecológica.

En cultivos de granos o frutos se pretende mantener densidades cercanas a las que se logra la máxima productividad poblacional. Esta densidad corresponde al máximo de la parábola ya que la curva de producción de granos sigue una forma parabólica, que en densidades mayores reducen su productividad. No ocurre así con los cultivos productores de tejido vegetativo donde la curva se hace asintótica.

No existen diferencias fundamentales entre las respuestas de los vegetales y de los animales, excepto que el grado de plasticidad individual es menor en los animales que en las plantas. Es por ello que en el caso de los animales, la adaptación al medio ocurre a menudo a través de una regulación natural o intrínseca de la densidad, la cual, frecuentemente está circunscrita dentro de rangos de variación mucho menores que en las plantas, ya que su tamaño individual sólo varía dentro de límites muy estrechos.

Los resultados de Mott (1960), Paladines et al., (1971) Cubillos (1969), Cañas (1967) pueden ser generalizados empleando las relaciones generales presentadas en la 'figura 11'. Al igual que en el caso anterior, con las plantas, se ha separado en productividad individual y poblacional, de acuerdo al esquema presentado por Carter, 1966).

La literatura de ciencia animal presenta dos hipótesis generales de interpretación de la relación individual y poblacional al variar la densidad o carga animal, permaneciendo constante la capacidad sustentadora del ecosistema. Una de ellas es la de Mott (1960), en la cual se presentan dos curvas análogas en general, a las ya citadas por Carter (Figura 12). Otra interpretación de esta relación sería sin embargo, la presentada por Jones y Sandland (1974), donde la productividad por unidad de superficie sigue una relación parabólica simétrica, y la relación de productividad individual es rectilínea. Si esta hipótesis fuera válida, sería de mucho valor en la interpretación de estudios de carga animal, pues bastaría con sólo comprar dos cargas animales; pues con estos dos puntos es posible.

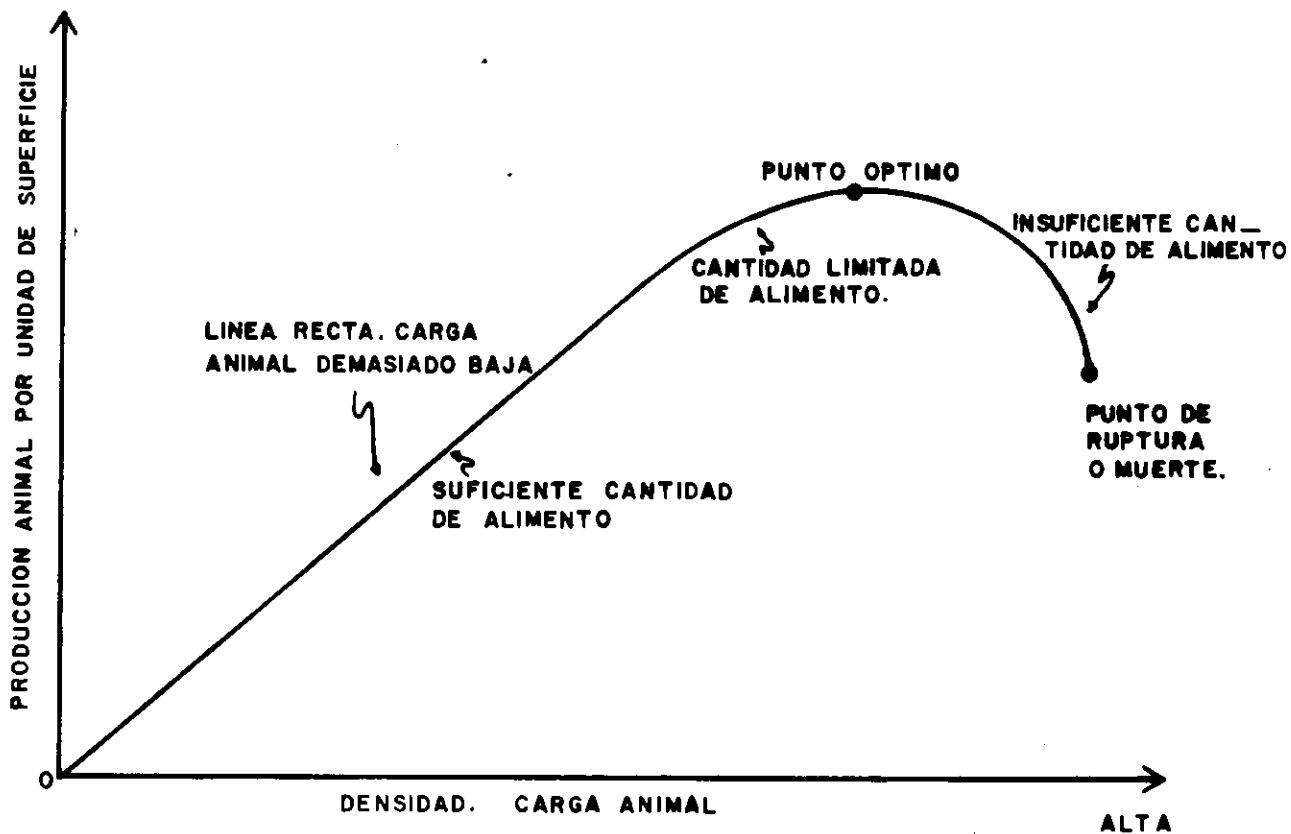
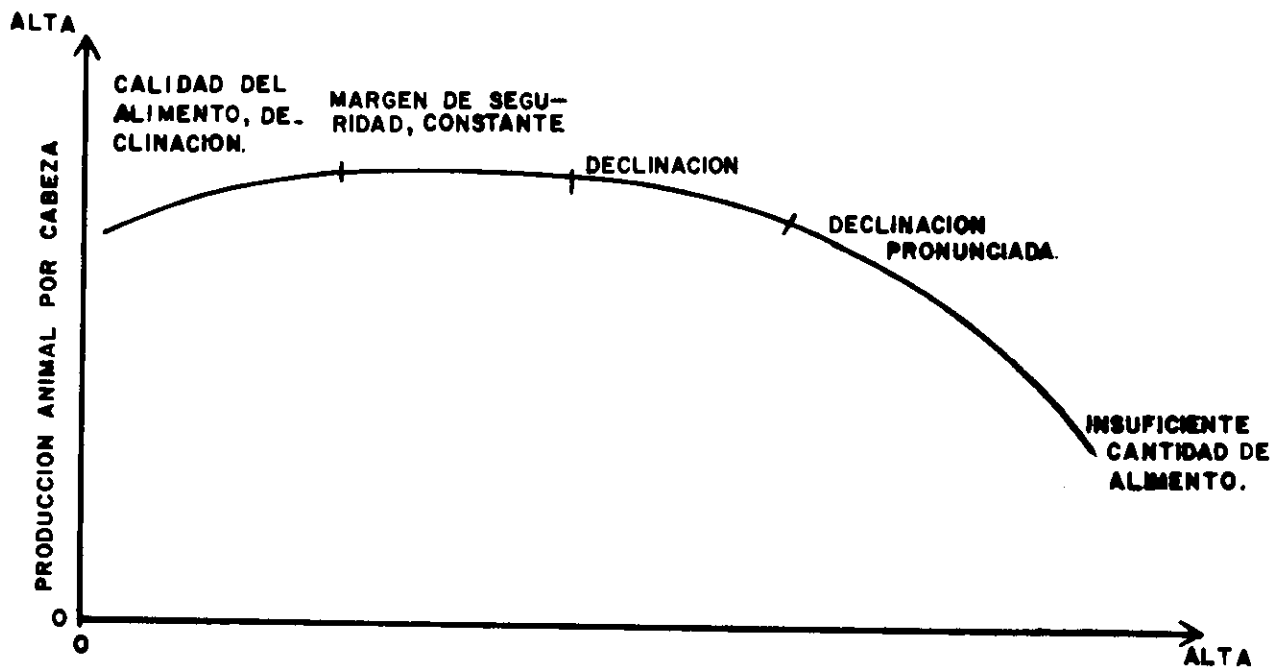


Figura 11. Relación entre densidad y productividad animal expresada tanto en base individual (gráfico superior) como poblacional (gráfico inferior), según Carter (1966).

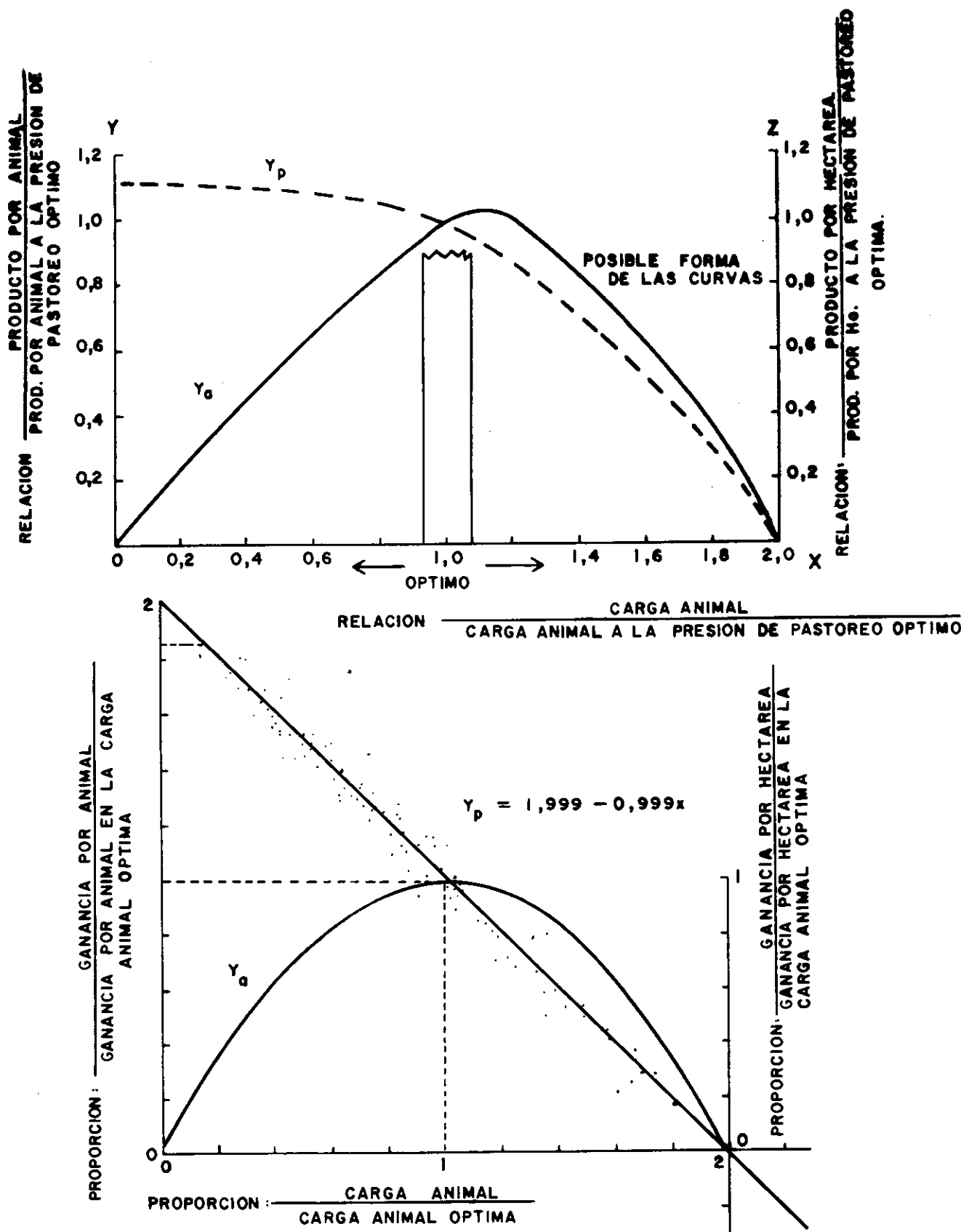


Figura 12. Relación entre la carga animal, la ganancia por animal ( $Y_a$ ) y la carga por unidad de superficie ( $Y_p$ ) según Cubillos y Mott (1969) y Jones y Sandland (1974).

Calcular la ecuación de la recta que relaciona la carga con la ganancia individual de peso, que es del tipo:

$$y_p = a - bN$$

La ganancia por unidad de superficie ( $y_a$ ) se calcula multiplicando la ganancia individual por la densidad animal (N), lo cual según Jones y Sandland (1974) corresponde a:

$$y_a = aN - bN^2$$

Esta ecuación es análoga a la propuesta por Harper (1961) para calcular el número de plantas producidas. La aplicación de esta ecuación, permitiría que en estudios como el de Laporte y Coccimano (1970) donde sólo se comparan dos cargas animales calcular la curva completa de respuesta, en términos de productividad por unidad de superficie.

Conceptualmente resulta difícil aceptar esta última hipótesis, porque significaría aceptar que el tamaño individual continúa aumentando en una proporción constante, al aumentar las disponibilidades de alimentos per capita, cuando la carga animal es inferior a la capacidad sustentadora. Los animales de tamaño determinado no pueden sobrepasar ciertos límites de crecimiento, aunque las disponibilidades sean ilimitadas.

El cociente de plasticidad de cualquier atributo de un organismo, tal como número de tallos por individuo, peso seco individual, peso medio de los frutos, número de flores por planta y muchos otros puede calcularse de la siguiente forma:

$$\text{Cociente relativo de plasticidad Individual} = \frac{\text{tamaño mínimo del atributo del organismo en el peor ambiente}}{\text{tamaño máximo del atributo del organismo en el mejor ambiente}}$$

El valor máximo, cuando el individuo o el atributo no tiene ninguna plasticidad es 1, y al contrario, si la reducción en tamaño es muy elevada el valor es muy bajo, lo cual indica alta plasticidad. Si el tamaño del atributo aumenta, al aumentar la densidad la plasticidad es positiva y sí disminuye, la

plasticidad es negativa. La comparación de estos índices permite conocer las estrategias empleadas por cada especie para adaptar los organismos a ambientes limitados. Algunas especies tienen tendencia a modificar algunos órganos, en tanto que otras modifican en mayor proporción otros tejidos. Resulta muy difícil, sin embargo, comparar el tamaño de los órganos en el ambiente óptimo, con el tamaño en el peor ambiente, al encontrarse próximo a la densidad donde ocurre la mortalidad fisiológica. En forma práctica pueden hacerse comparaciones de las variaciones en plasticidad de cada órgano, comparando los valores calculados dentro de los rangos de densidad analizados para cada estudio. Ello permite hacer comparaciones generales de las estrategias plásticas de los diversos grupos de organismos: (Cuadro 1).

El tamaño ambiental expresa el potencial del medio para producir, capacidad que puede estar limitada por las disponibilidades de recursos: nutrientes, agua y energía. La limitante puede ser también el habitat mismo, lo cual puede evitar la utilización integral de los recursos. La eliminación de las limitantes ambientales significa automáticamente un aumento de la capacidad sustentadora del medio; en conjunto con una reducción de la competencia interespecífica, pues se aumenta la capacidad sin alterar la densidad.

La mayor atención en investigaciones silvoagropecuarias se ha orientado hacia el aumento de la capacidad sustentadora, a través de la adición de recursos abióticos a los cultivos, ganado, frutales, bosques y otras biocenosis cuyo producto final sea de interés antropogénico. Algunas prácticas tales como fertilización, riego, control de malezas, alimentación suplementaria y varias otras son sólo ejemplos de algunas de las estrategias, a menudo, empleadas para lograr tal mejoramiento.

La productividad poblacional de un pez (Lebistes reticulatus) aumenta al incrementarse su dieta, lo cual es en este caso, equivalente a un aumento del tamaño ambiental o capacidad sustentadora.

Cuadro 1. Valores de plasticidad calculados para diversos atributos de un arbusto (Atriplex repanda) según resultados de Gastó y Caviedes (1973) y de haba (Vicia faba) según Hogdson y Blackman (1965).

| Atriplex repanda                 |             | Vicia faba                       |             |
|----------------------------------|-------------|----------------------------------|-------------|
| Atributo                         | Plasticidad | Atributo                         | Plasticidad |
| Peso seco tallos                 | - 0,2263    | Producción semillas              | - 0,2137    |
| Peso seco hojas                  | - 0,1553    | Número de tallos                 | - 0,5319    |
| Peso seco frutos                 | - 0,0842    | Número de vainas por tallo       | - 0,4318    |
| Peso seco por planta             | - 0,1622    | Número de semillas por vaina     | - 0,8531    |
| Porcentaje materia seca          | - 0,8953    | Peso medio semilla               | + 1,0000    |
| Peso medio frutos                | - 0,5517    | Número de flores por planta      | - 0,1865    |
|                                  |             | Número de flores por tallo       | - 0,3721    |
|                                  |             | Número de vainas inmaduras       | - 0,4463    |
| Plasticidad del peso poblacional | + 0,0003    | Plasticidad del peso poblacional | + 0,8197    |

A pesar del hecho de ser organismos que pertenecen a reinos y ambientes tan diferentes, ambos demuestran un tipo análogo de curva parabólica (Figura 13). La productividad poblacional aumenta al adicionar cantidades extras de nutrientes animales o vegetales. El valor máximo de cada curva, corresponde a densidades o dominancias mayores, cuando se incrementa la capacidad sustentadora o tamaño ambiental.

La relación entre la densidad de organismos y el crecimiento poblacional está en último término, regulada por el factor limitante de la capacidad sustentadora disponible para la población, que puede ser: nutrientes, agua o energía, o bien, por el habitat. La competencia con poblaciones de otras especies por los limitados recursos disponibles, hace que utilice sólo una fracción de la capacidad sustentadora total del sistema y puede en esta forma controlar a la población a niveles de equilibrio inferiores a los de su capacidad ambiental total.

Cada población presenta una relación definida entre las ganancias por individuo y las ganancias por superficie; el conocimiento de estas relaciones permite una mejor comprensión del comportamiento poblacional y una capacidad de ajustar más eficientemente su densidad o dominancia para producir rendimientos maximizados del producto o de algún componente de la productividad. La interpretación de esta curva permite conocer el tamaño óptimo del individuo para maximizar la productividad poblacional.

Varias expresiones matemáticas han sido propuestas para determinar la función de densidad animal o vegetal. Holliday (1960 b) ha indicado que previamente a la determinación de la densidad óptima debe conocerse el tipo de curva al cual la población se ajusta. Según el autor referido, existen dos tipos fundamentales de curvas que relacionan la productividad con la densidad. Una de ellas es aproximadamente parabólica,

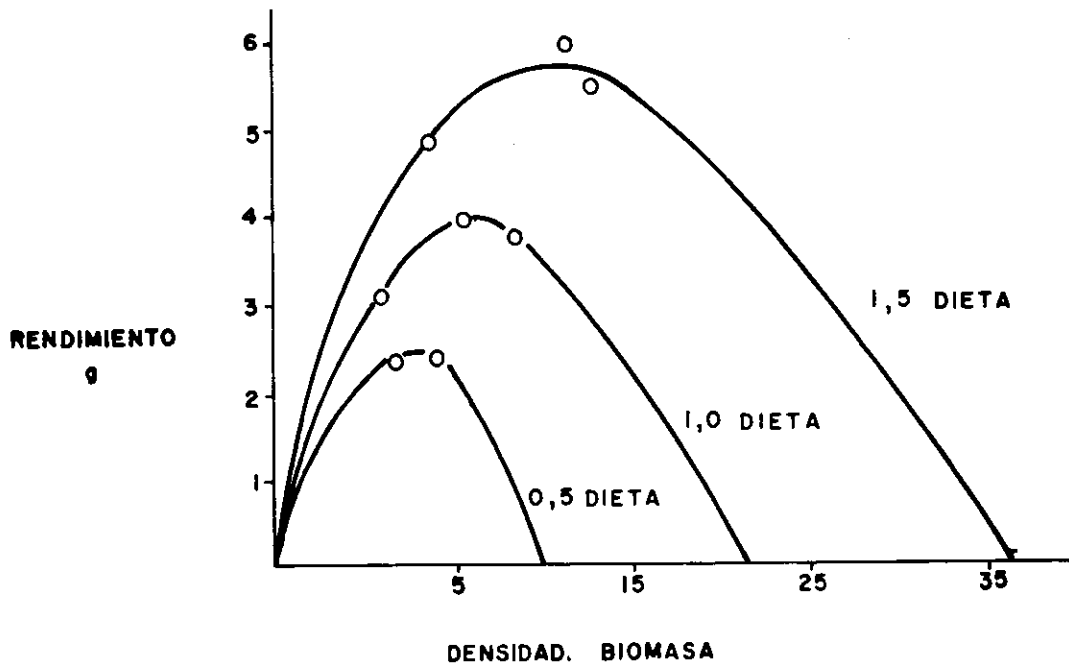
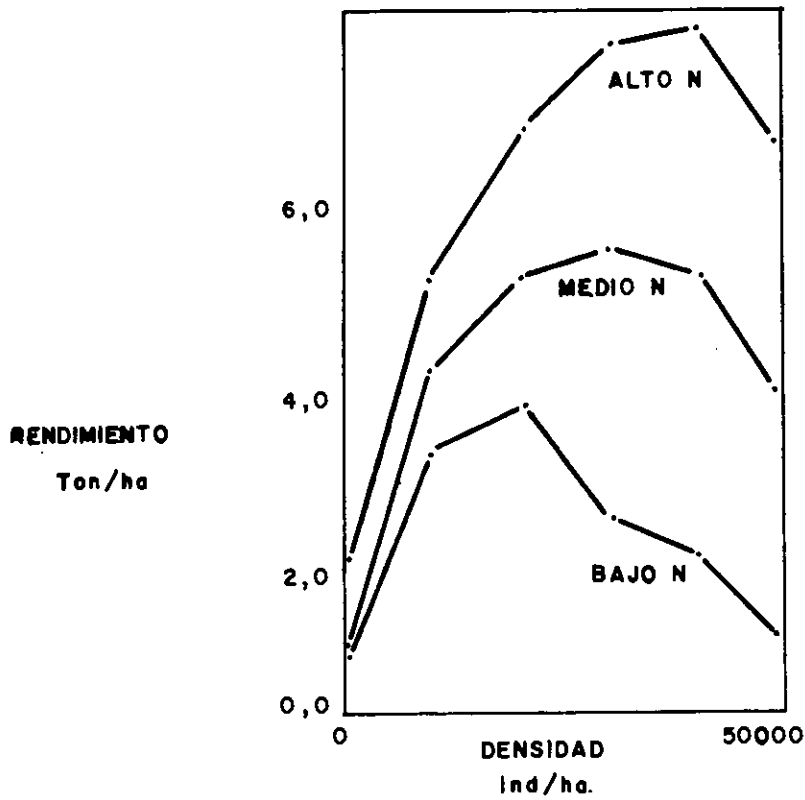


Figura 13. Dosis de nitrógeno y rendimiento poblacional del maíz según Lang Pendleton y Dungan (1956), gráfico superior; y biomasa en pie y productividad poblacional de un pez (*Lebistes reticulatus*) mantenido en condiciones de laboratorio a tres niveles de alimentación y varios niveles de explotación (Silliman, 1969), gráfico inferior.

por lo cual produce la productividad máxima a densidades intermedias, disminuyendo su eficiencia en densidades muy altas o muy bajas. Según este autor, los resultados experimentales indican que los rendimientos del trigo, cebada, avena, frijoles, chícharos, tomate y algodón se ajustan a esta curva, pues su producto final son frutos, semillas o inflorescencias. El otro tipo de relación es asintótico, pues el rendimiento aumenta con la densidad, pero al alcanzar un cierto nivel la productividad no aumenta ni disminuye más allá de ese máximo. La productividad total de materia seca sigue esta curva y entre los cultivos que le caracterizan se encuentra la remolacha, col forrajera, lechuga, té y madera, pues el producto cosechado es vegetativo.

Las ecuaciones matemáticas que definen las relaciones entre densidad y productividad han sido analizadas por Willey y Heath (1969), quienes llegaron a la conclusión que pueden agruparse en cinco tipos fundamentales de ecuaciones, las que a continuación se indican siguiendo básicamente su esquema:

Ecuaciones polinominales: Se incluye en esta categoría a la de Hudson (1941), descrita por Eddowes (1969) que se ajusta a la curva de la parábola

$$P_a = a + b n_1 + c n_1^2$$

otros autores han aplicado otro tipo de ecuación polinomial, debido a las dificultades encontradas con la anterior de ajustársele a los resultados experimentales no simétricos.

En la realidad, ninguna de este tipo de ecuaciones presenta relaciones generalizadas a situaciones experimentales.

Ecuaciones exponenciales: El segundo tipo de ecuaciones descrito por Willey y Heath (1969) corresponde a ecuaciones exponenciales, entre las que se cita a la de Duncan (1958):

$$p_p = a 10^{b n_1}$$

$$\log p_p = b n_1 + \log a$$

donde  $b$  es la constante de la pendiente negativa de la curva y  $a$  es una constante, o intercepto de log de la productividad por individuo ( $p_a$ ) cuando la densidad  $n_1$  es igual a cero. La productividad por unidad de superficie es también del tipo parabólico:

$$P_a = a n_1 10^{b n_1}$$

Esta ecuación, a pesar de ser de alta flexibilidad no puede ser ajustada a resultados que corresponden a una relación asintótica. Por tratarse de una ecuación que describe una relación rectilínea la ecuación puede ser calculada conociendo sólo dos valores de la curva, aunque por razones de seguridad es preferible disponer de una mayor cantidad de puntos, especialmente cercanos a las densidades que se suponen óptimas. Iwata y Okubo (1970) encontraron también una relación rectilínea entre el logaritmo del peso individual  $P_p$  y la densidad de plantas de maíz ( $N$ ).

Si  $n_1$  y  $n_1'$  representan dos densidades poblacionales y  $P_{p1}$  y  $P_{p2}$  los rendimientos por planta correspondientes a la densidad, el rendimiento máximo se obtiene en la siguiente densidad ( $n_{1op}$ ):

$$n_{1op} = \frac{n_1 - n_1'}{2,303 \log \frac{P_{p1}}{P_{p2}'}}$$

El rendimiento máximo por unidad de superficie ( $P_{a_{max}}$ ) se puede calcular utilizando sólo los valores calculados en dos puntos de la recta:

$$P_{a_{max}} = \frac{0.6 P_p (n_1 - n_1')}{10 \left\{ \left( \frac{n_1}{n_1 - n_1'} \right) \left( \log \frac{P_p}{P_p'} \right) \right\} \log \frac{P_{p1}}{P_{p1}'}}$$

Una de las principales objeciones que se le hace a este tipo de curvas es su cálculo basado en resultados empíricos y no en relaciones ecológicas naturales.

Ecuación exponencial asintótica de Mitcherlich.

Corresponde a lo siguiente:

$$p_a = p_{a_{\max}} (1 - e^{-cs})$$

donde  $c$  es una constante de la pendiente de la curva y  $s$  es el nivel de suministro del factor, que en este caso corresponde al espacio ocupado por cada individuo. Esta ecuación describe curvas asintóticas, por lo cual no se adapta a situaciones donde el producto final sean los frutos. El valor de  $c$  debe ser constante al variar la densidad, pero sin embargo, según el análisis de Kira et al., (1954) no lo es, por lo cual se presume que la ecuación no se ajusta a lo que ocurre en la realidad (Willey y Heath, 1969).

La variación del valor de  $c$  al cambiar la densidad indicaría que la capacidad sustentadora del territorio donde la población se mantiene, se modifica al cambiar la densidad. Si este fuera el caso, en sentido estricto esta ecuación no se aplicaría y sólo tendría una validez aproximada.

Ecuaciones geométricas: Este tipo de ecuaciones suponen una relación rectilínea entre el logaritmo de la productividad poblacional y el logaritmo de la densidad. Según Willey y Heath (1969) la ecuación propuesta por Kira, Oqwa y Shinozaki (1953) corresponde a la siguiente relación:

$$p_p = a S^b \quad \text{o lo que es lo mismo:}$$

$$\log p_p = \log a + b \log S$$

Donde  $a$  y  $d$  son constante y  $S$  es el espacio disponible por individuo. Esta ecuación sólo es válida en el segmento de la curva

donde la productividad continúa aumentando al aumentar la densidad.

La capacidad sustentadora ( $C$ ) del medio es igual al producto del peso medio de los individuos ( $P_p$ ) por su densidad ( $\eta_1$ ) elevado a  $3/2$  (Harper y White, 1971).

$$C = P_p \eta_1^{3/2} \quad \text{lo cual significa que:}$$

si se eleva el número de individuos por unidad de área, disminuye consecuentemente el tamaño o peso individual. El peso individual es igual a:

$$P_p = \frac{C}{N^{3/4}}$$

La capacidad sustentadora total de un ecosistema puede variarse por medio de modificaciones arquitectónicas y de funcionamiento. Un ejemplo de ello aparece en los resultados de Iwata y Okubo (1970) quienes demostraron que al aumentar la fertilidad del suelo, la densidad poblacional necesaria para maximizar la productividad de granos y de materia seca, es también mayor. Las mayores productividades de materia seca y de granos se logran con los niveles más altos de fertilidad que corresponden, por lo tanto, a capacidades sustentadoras más elevadas, por lo cual, la densidad poblacional debe variarse simultáneamente con la capacidad del sistema.

El éxito que presenta la literatura de los últimos años en relación al aumento de la productividad de la mayoría de los cultivos, al aumentar la densidad se debe a que originalmente las densidades empleadas eran inferiores a la capacidad sustentadora del medio. Bajo tales circunstancias, el aumento de la densidad significa a la vez un aumento de la productividad de la población. Una vez se logra ese aumento de la densidad más allá del máximo inicial, no significa aumentar la productividad poblacional ( $P_a$ ) sino que sólo disminuir el valor

de  $p_p$  o productividad individual de los organismos que componen la población. La disminución del peso individual es, en ese caso, proporcional al aumento de la densidad, de acuerdo a las ecuaciones propuestas por los diversos autores citados.

Ecuaciones recíprocas: Las ecuaciones recíprocas propuestas por Shinozaki y Kira (1956) y Holliday (1969b) indican que el valor recíproco del peso total del organismo es igual a:

$$\frac{1}{p_p} = a + b n_1$$

donde a y b son constantes y  $n_1$  es la densidad.

La validez de la ecuación puede ser demostrada si el logaritmo de  $1/p_p$  y el de la densidad  $n_1$  demuestran tener una relación rectilínea al graficárselas, lo cual ha sido calculado por Eddowes (1969), con maíz, lo que demuestra que la productividad forrajera de este cultivo, sigue una curva asintótica. Resultados similares han sido calculados en el cultivo de la papa.

Otras ecuaciones recíprocas han sido propuestas por Bleasdale y Nelder (1960), quienes llegaron a la conclusión que la ecuación que mejor describe los rendimientos de los cultivos en relación a sus componentes reproductivos o vegetativos es:

$$\frac{1}{p_p^\theta} = a + b N^\theta, \text{ cuando } 0 < \theta \leq 1$$

El valor de  $\theta$ , es generalmente menor de la unidad, y puede ser calculado siguiéndose el procedimiento propuesto por Bleasdale (1967) que corresponde a la relación que existe entre el logaritmo del peso total de la planta y del peso de un fragmento definido de ésta. Según Bleasdale y Nelder (1960), si se hace que el exponente de N sea superior al de  $p_p$ , se logra una ecuación donde  $P_a$  máxima se encuentra en una densidad finita.

La ecuación queda entonces:

$$\frac{1}{p_p^\theta} = a + b \eta_1^\phi$$

Debido a las dificultades que se encuentran de calcular el valor de los exponentes  $\theta$  y  $\phi$  se ha sugerido hacer  $\phi = 1$  con lo cual esta última ecuación queda análoga a la Shinozaki y Kira:

$$\frac{1}{p_p^\theta} = a + b \eta_1$$

Farazdaghi y Harris (1968) indican que la siguiente ecuación expresa la relación entre la densidad de plantas y la productividad individual:

$$\frac{1}{p_p} = a - b N \quad \text{donde}$$

$$a = \frac{e^{-T}}{p_{po}} \quad ; \quad \text{y}$$

$$b = \frac{1 - e^{-T}}{p_a}$$

Según estos autores esta ecuación tuvo su origen en la combinación que hiciera Shinozaki y Kira (1956) de dos ecuaciones: la ecuación logística del crecimiento poblacional:

$$\frac{1}{p_p} \frac{dp_p}{dt} = \lambda (t) \left( 1 - \frac{p_p}{p_{pmax}} \right)$$

donde  $p_p$  es la asíntota o peso máximo que puede alcanzar un individuo, y  $\lambda$  es el coeficiente de crecimiento, el cual es independiente de la densidad.

La otra ecuación es la ley de la productividad final constante, donde:  $P_a = P_p \cdot N$

$$p_p = \frac{P_p}{1 + k} e^{-T}, \quad T = \int \lambda (t) dt$$

Farazdaghi y Harris (1968) han propuesto una modificación a la ley de la productividad final constante la cual puede ser escrita como:

$$\log P_p = \log A - \alpha \log \frac{N}{C}, \text{ o bien}$$

$$P_p = A \left( \frac{N}{C} \right)^{-\alpha}$$

donde A es igual al peso por planta cuando  $N \leq C$  y C es la densidad de plantas en la cual comienza la competencia. En densidades menores, el valor de  $P_p$  es independiente de N.

Cuando  $\alpha$  es igual a 1, la ley de la cosecha final constante corresponde a:

$$P_p \cdot N = P_a = \text{constante}$$

La ecuación final propuesta por estos autores es igual

a:

$$\frac{1}{P_p} = a + b N^\alpha.$$

donde:

$$a = \frac{e^{-T}}{P_{p0}}; \text{ y}$$

$$b = \frac{1 - e^{-T}}{A C^\alpha}$$

pues bien, si  $P_a = P_p \cdot N$

se tiene  $P_a = \frac{N}{a + b^\alpha}$

lo cual es válido sólo cuando existe competencia, es decir, cuando  $N \geq C$ . Cuando  $\alpha = 1$ , esta ecuación es igual a la original de Shinozaki y Kira (1956) ya citada.

#### Crecimiento y equilibrio poblacional. Cambio de n

En la literatura ecológica, existe suficiente información para defender la hipótesis que las tasas de natalidad y de mortalidad son dependientes de la densidad. También se ha

demostrado que la capacidad sustentadora del ecosistema varía constantemente, en ciclos diarios, estacionales y anuales, al variar el clima o al modificarse el ecotopo.

Cualquier alteración en la capacidad sustentadora, significa que automáticamente se altera la densidad en estado de equilibrio poblacional, aún en el caso que el número de organismos de cada población no se alterara de inmediato. El ambiente natural, donde la población se desarrolla, está constantemente cambiando, por lo cual la natalidad y mortalidad se modifican hasta ajustarse al nuevo ambiente.

Las variaciones ambientales recurrentes, tales como las que ocurren entre el día y la noche, o aquellas que ocurren entre las estaciones del año promueven en el organismo ciertos tipos de adaptaciones a los ciclos diarios y estacionales de variación del sistema ecológico. Las variaciones irregulares o accidentales promueven cambios rápidos en la población, especialmente si corresponden a catástrofes donde la capacidad sustentadora se reduce abruptamente, tal como ocurre en el caso de la sequía, o bien cuando la magnitud biológica de los factores que definen el habitat se modifica más allá de los límites de tolerancia de los organismos o de la población.

Las sucesiones ecológicas modifican direccionalmente al sistema donde la población vive. A medida que el ambiente cambia, se torna más o menos favorable para cada población en particular, con lo cual su densidad al momento del equilibrio concluye por alterarse.

Uno de los objetivos principales del manejo de ecosistemas silvoagropecuarios es precisamente afectar a cada una de las poblaciones que integran al ecosistema de una manera diferente, alterando así la proporcionalidad del usufructo de la capacidad sustentadora, dándole una mayor proporción a las especies benéficas que a las nocivas.

Las relaciones de causa - efecto en la naturaleza, no

son instantáneas, el tiempo que transcurre entre la acción y reacción es muy variable, pudiendo ser de algunos minutos, días, años o incluso siglos. Siempre que se analice el comportamiento de una población en un sistema cualquiera, debe considerarse en su evaluación a este retardo, histéresis, o tiempo de relajamiento.

Las modificaciones antropogénicas sobre el medio natural, persiguen frecuentemente objetivos específicos tales como el mejoramiento del ambiente para una especie particular, que puede ser un cultivo, ganado, pastizal o bosque. En otros casos, se trata de un efecto indirecto, consecuencia del uso de la tierra con otros fines y su posterior abandono; tal es el caso en algunas explotaciones forestales, en la aradura, o en el cultivo de algún cereal, dejando posteriormente el suelo abandonado, lo cual crea el ambiente adecuado para muchas especies de plantas y animales que concluyen por ocupar los nichos y territorios desocupados.

#### Mecanismos de ajuste poblacional.

La adaptación poblacional de los individuos al medio es la resultante de un mecanismo centrado en el ajuste de la tasa de natalidad, mortalidad y migración a las condiciones del ambiente que le rodea. La tasa de cambio poblacional ( $r$ ) es igual a:

$$r = n - d + m$$

donde  $n$  es la tasa de natalidad,  $d$  es la tasa de mortalidad y  $m$  es la tasa de migración que puede ser positiva en el caso que se trate de inmigración ( $m_i$ ) y negativa cuando se trata de emigración ( $m_e$ ). Cualquier modificación ambiental que afecte a la capacidad sustentadora del sistema, ya sea que se trate de cambios alógenos o autógenos, origina alteraciones en el valor de la tasa de cambio poblacional y si el resultado final es positivo significa que la población aumenta, y si es negativo significa que la población disminuye.

Las poblaciones que se encuentran en equilibrio tienen

un valor de  $r$  igual a cero. En tal caso:

$$n + m_i = d + m_e$$

lo cual significa que la tasa de natalidad más la de inmigración son iguales a la tasa de mortalidad más la de emigración.

Desde el punto de vista del manejo antropogénico de poblaciones hay dos clases de organismos: aquellos cuya cosecha es la totalidad del organismo y aquellos en que sólo se cosecha una fracción de ellos, mientras el resto permanece vivo sobre el terreno. Muchos de los efectos negativos del manejo de ecosistemas, derivan precisamente del desconocimiento de ambos grupos de organismos.

El rango de los productos de este último grupo, cosechados por el hombre, puede ser muy variado, pero todos ellos tienen en común algunos atributos; sólo una parte de la productividad se cosecha, pero la proporción y forma de hacerlo afecta en cierta medida al organismo productor. El funcionamiento interno o su fisiología se modifica en grados variables, pero el organismo no muere a consecuencia del proceso de cosecha.

La acción antropogénica sobre la población productora, que puede ser de variada intensidad y calidad, afecta a los organismos en grados muy variables. La cosecha óptima del producto se logra con poblaciones que tienen una cierta densidad: el número de árboles por hectárea o de vacunos por unidad de superficie puede ser el factor que maximice la productividad y optimice la calidad.

El primer grupo de organismos es aquel cuyo producto o cosecha son los organismos mismos, los cuales se retiran del sistema y se destruyen para ser destinados a los fines antropogénicos que se les asigne. En este grupo de poblaciones se tiene a los bovinos y ovinos de carne, maíz de ensilaje, pollos broiler, madera y leña de troncos de árboles, savia azucarada o miel de palma (Jubea chilensis), que se obtiene luego de cortada la planta, producción de carne a través de la caza de venados o aves silvestres, producción de trigo, remo-

lacha y otros cultivos cuyo producto final es la parte vegetativa de la planta, o bien, que ésta muere al producir el fruto.

La productividad óptima de la población y de la biocecosis es dependiente de la densidad por lo cual, un aumento o disminución excesiva de la población significa aumentar o deteriorar la productividad del sistema. Existe, por ello, para cada población una densidad que puede ser considerada óptima, con la cual la productividad se maximiza.

La mantención de una densidad poblacional constante, aunque ésta sea o no la óptima, debe corresponder a aquella en que el valor de la tasa de cambio de la población  $r$  es igual a cero. Si la tasa de migración se aproxima a cero, se tiene que:

$$n = d$$

Incluso, aunque el producto final no considere la muerte del organismo, la tasa de natalidad y de mortalidad es siempre importante pues es la única forma de alterar la densidad poblacional.

La cosecha de organismos completos es en sí una nueva fuente de mortalidad. Si la tasa de natalidad de la población es diferente de la suma de la tasa de mortalidad natural ( $d_n$ ) más la tasa de mortalidad artificial ( $d_a$ ) no existe equilibrio poblacional.

$$n \neq d_n + d_a$$

Ahora bien, si la natalidad es mayor que la suma total de las diversas mortalidades se tiene que existe un aumento de la densidad.

$$n > d_n + d_a$$

En caso contrario, si la natalidad es menor que la mortalidad, se produce una disminución de la densidad, situación que si se prolonga por un período excesivo de tiempo puede terminar por extinguir a la población.

$$n < d_n + d_a$$

El aumento excesivo de la mortalidad de la población, al generarse una nueva fuente de mortalidad artificial no reduce necesariamente la densidad poblacional, e incluso puede llegar a estimular indirectamente un aumento de ésta a través de la natalidad. El aumento de la natalidad puede lograrse al aplicar prácticas usuales de manejo, aplicadas en la intensidad necesaria para mantener eventualmente el equilibrio poblacional en la densidad adecuada.

La reducción moderada de la densidad, a través del aumento de la mortalidad artificial estimula, a menudo, la natalidad poblacional. Los territorios y nichos desocupados, tienen en esta forma, a ser reocupados con los nuevos organismos producidos.

La capacidad innata de aumento de una población ( $r_m$ ) se debe calcular bajo una estructura por edades que sea estable y de una distribución compatible con la población, ecosistema y objetivo del manejo. El valor de  $r_m$  se calcula también bajo condiciones climáticas óptimas, como así mismo de sus disponibilidades de nutrientes, agua, densidad adecuada y ausencia de enfermedades. Es la tasa máxima posible de aumento, cuya curva de crecimiento de la población sigue la ecuación de aumento logarítmico.

En ambientes ilimitados el crecimiento poblacional corresponde a:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N, \text{ o lo que es igual}$$

$$N(t) = N_0 e^{\gamma t}$$

Ello significa que el cambio de número (dN) por cambio de tiempo (dt) es igual a la capacidad innata de aumento por el número de organismos; siendo  $N(t)$  la densidad o número de organismos al tiempo t,  $N_0$  la densidad al tiempo inicial cero, e la base del logaritmo natural, y  $\gamma$  el valor de r en la ecuación. Las causas que provocan las diferencias entre la capa-

cidad innata de aumento de la población ( $r_m$ ) y la tasa natural de aumento ( $r$ ) corresponde ser estudiadas por el ecólogo o quien maneje el sistema silvoagropecuario con el objeto de determinar los factores reguladores de la diferencia entre  $r_m$  y  $r$ . En las poblaciones naturales, bajo condiciones restringidas del ambiente,  $r$  reemplaza a  $r_m$  en las ecuaciones. En ambientes ilimitados, el valor de  $\gamma$  se calcula de la siguiente manera:

$$\text{para } N = N_0 e^{\gamma t}; \text{ si } t = 1 \text{ se tiene}$$

$$N_1 = N_0 e^{\gamma 1}$$

por definición de tasa de cambio de la población

$$\frac{N_t - N_{t-1}}{N_{t-1}} = r \text{ válida para todos los valores de } t \geq 1.$$

$$\text{si } t = 1 \quad \frac{N_1 - N_0}{N_0} = r$$

$$\frac{N_0 e^{\gamma} - N_0}{N_0} = \frac{N_0 (e^{\gamma} - 1)}{N_0} = r$$

$$e^{\gamma} = r + 1$$

$$\gamma \ln e = \ln (r + 1)$$

$$\gamma = \ln (r + 1)$$

La ecuación de crecimiento en ambiente ilimitado es igual a la fórmula del interés compuesto

$$N_t = N_0 \left\{ 1 + \frac{r}{i} \right\}^{it}$$

donde:  $N_t$  es el número al momento  $t$   
 $N_0$  es el número al momento 0  
 $i$  es el número de veces por temporada  
 $r$  es la tasa de cambio de la temporada, y  
 $t$  es tiempo

En ambientes limitados, sin embargo, la población no puede continuar creciendo ilimitadamente, pues al aumentar su densidad, la presión de la población sobre el medio y de éste

sobre la población, también aumenta, lográndose finalmente un equilibrio entre ambos. La ecuación logística de Ver Hulst propuesta en 1848 es un modelo teórico que se ajusta a la curva de crecimiento de las poblaciones en ambientes limitados, donde la tasa de incremento disminuye al aumentar el tamaño de la población. La ecuación es la siguiente:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K - N}{K} \right), \text{ o lo que es lo mismo}$$

$$N_t = \frac{K}{1 + Co e^{-yt}}; Co = \frac{K - N_0}{N_0}$$

donde K es la densidad poblacional cuando la población alcanza su equilibrio, N es la densidad en un momento determinado, que puede ser al momento inicial  $N_0$  y al momento  $N_t$  (Figura 14).

Cuando la densidad poblacional es muy baja, cercana a cero, la presión ambiental limitativa al crecimiento de la población es mínima, por lo cual el valor de:

$$\frac{K - N}{K} = 1$$

lo cual significa que en densidades muy bajas el crecimiento de la población se aproxima a la curva:

$$N_t = N_0 e^{yt}$$

igual que en una población en ambientes ilimitado. A medida que el valor de N aumenta,  $dN/dt$  disminuye hasta un punto en el cual  $N = K$ . Se tiene entonces que:

$$\frac{K - N}{K} = 0, \quad \text{por lo cual}$$

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K - N}{K} \right) = 0$$

lo cual significa que se ha alcanzado el equilibrio poblacional. El tamaño de la población al momento del equilibrio o densidad K es variable para cada población, de acuerdo a la capacidad sustentadora ambiental donde ésta se desarrolla (Cua-

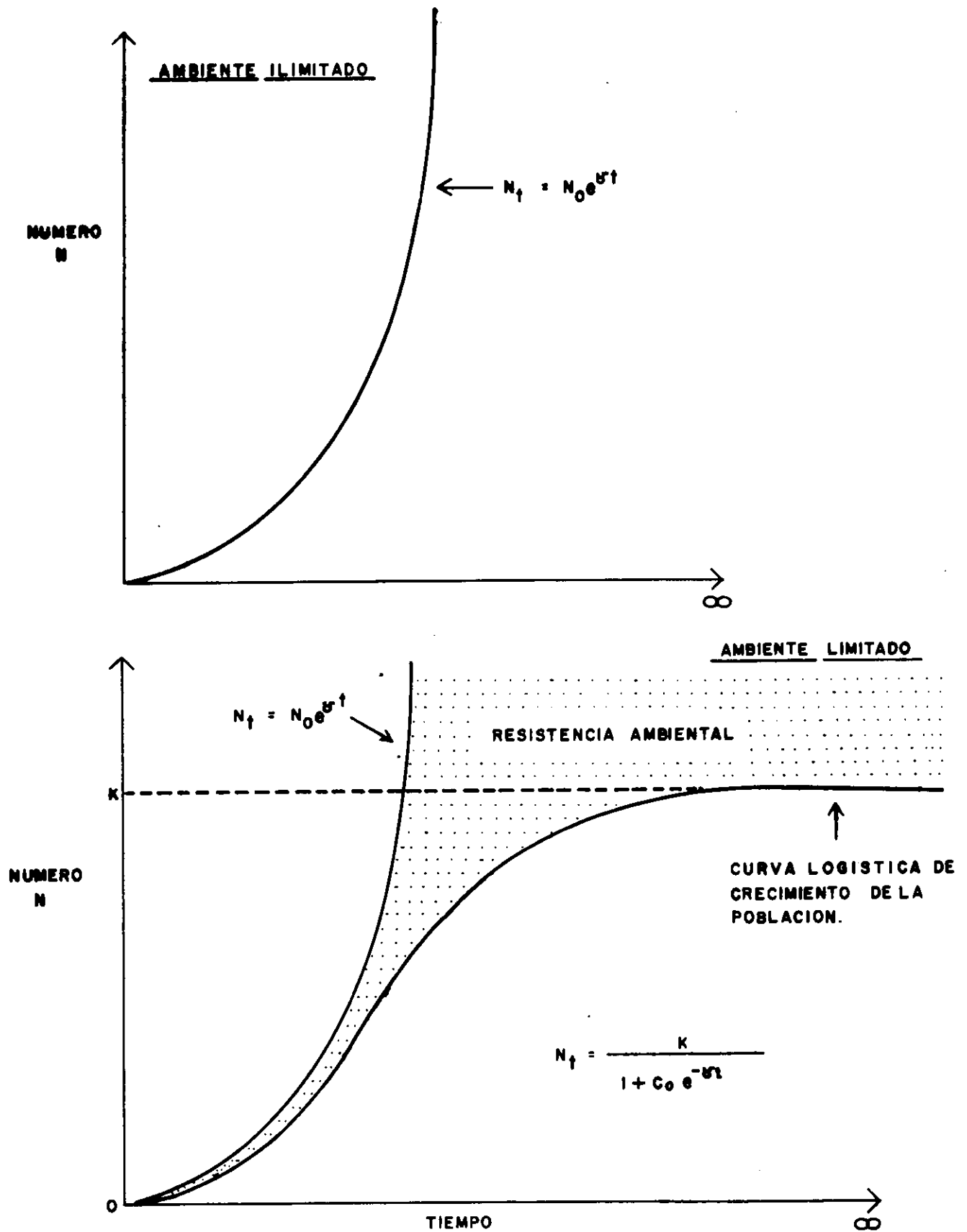


Figura 14. Aumento de la densidad poblacional (N) en ambiente ilimitado (gráfico superior) y en un medio de capacidad sustentadora limitada (gráfico inferior).

dro 2).

El equilibrio poblacional de una especie en un lugar no es un fenómeno casual. Algunas especies se encuentran frecuentemente en ciertos habitats en alguna estación del año, y ello ocurre todos los años. Además la densidad de esas especies, aunque variables de año en año, está circunscritas a límites restringidos de variación (MacFadyen, 1957). Cualquier mejoramiento ambiental, ya sea que se trate de mejorar el ecotopo o bien de reducir la competencia de otras poblaciones que ocupen el mismo nicho y territorio significa elevar el valor de  $K$  y por consiguiente su productividad potencial.

El valor de  $r$  de las poblaciones que se desarrollan en ambientes ilimitados es constante, cualquiera que sea la densidad poblacional. En ambientes limitados el valor de  $r$ , en cambio, disminuye proporcionalmente al valor de  $(K - N)/K$  (Figura 15).

En el Cuadro 2 se presenta a manera de ejemplo, el cálculo del crecimiento de una población arbitraria de un tamaño inicial dado y con una tasa de crecimiento arbitraria, bajo condiciones de ambiente ilimitado y se le compara con otra población de iguales atributos pero creciendo en ambiente limitado con una capacidad sustentadora  $K$  dada.

#### Cosecha de poblaciones.

En ambientes estables no es necesario una alta capacidad de ajuste de la población a límites fluctuantes de capacidad sustentadora. Las poblaciones que se desarrollan en esos ambientes viven constantemente en densidades cercanas a la capacidad sustentadora o límite  $K$ . La escases de alimento, nutrientes o agua hace que en general, los vegetales se ajusten a la capacidad sustentadora a través principalmente de su plasticidad anátomo-morfológica pero, en cambio, en los animales se modifica principalmente la tasa de natalidad y mortalidad

Cuadro 2 . Ejemplo del crecimiento de una población en ambiente ilimitado y limitado, donde  $N_0 = 55$ ;  $t = \infty$ ;  $K = \infty$  en la población del ambiente ilimitado y  $K = 500$  en la del ambiente limitado;  $r = 0,30$ ;  $Y$  en ambiente ilimitado =  $0,262364$ ;  $Y$  en ambiente limitado =  $0,300147$ .

| Año | Ambiente ilimitado |       | Ambiente limitado |                                   |
|-----|--------------------|-------|-------------------|-----------------------------------|
|     | $N_t = N_0 e^{rt}$ | $Y_t$ | Año. t            | $N_t = \frac{K}{1 + C_0 e^{-Yt}}$ |
| 0   | 55,00              |       | 0                 | 55.00                             |
| 1   | 71,50              |       | 1                 | 71.50                             |
| 2   | 92,95              |       | 2                 | 91.92                             |
| 3   | 120,83             |       | 3                 | 116.60                            |
| 4   | 157,08             |       | 4                 | 145.54                            |
| 5   | 204,21             |       | 5                 | 178.32                            |
| 6   | 265,47             |       | 6                 | 214.02                            |
| 7   | 345,11             |       | 7                 | 251.29                            |
| 8   | 448,65             |       | 8                 | 288.49                            |
| 9   | 583,24             |       | 9                 | 324.04                            |
| 10  | 758,22             |       | 10                | 356.57                            |
| 11  | 985,68             |       | 11                | 385.22                            |
| 12  | 1281,34            |       | 12                | 409.61                            |
| 13  | 1665,80            |       | 13                | 429.75                            |
| 14  | 2165,55            |       | 14                | 445.00                            |
| 15  | 2815,21            |       | 15                | 458.85                            |
| 16  | 3659,77            |       | 16                | 468.85                            |
| 17  | 4757,71            |       | 17                | 476.55                            |
| 18  | 6185,01            |       | 18                | 482.42                            |
| 19  | 8040,52            |       | 19                | 486.86                            |
| 20  | 10452,67           |       | 20                | 490.20                            |
| 21  | 13588,47           |       | 21                | 492.70                            |
| 22  | 17665,00           |       | 22                | 494.57                            |
| 23  | 22965,50           |       | 23                | 495.97                            |
| 24  | 29853,83           |       | 24                | 497.01                            |
| 25  | 38809,98           |       | 25                | 497.78                            |

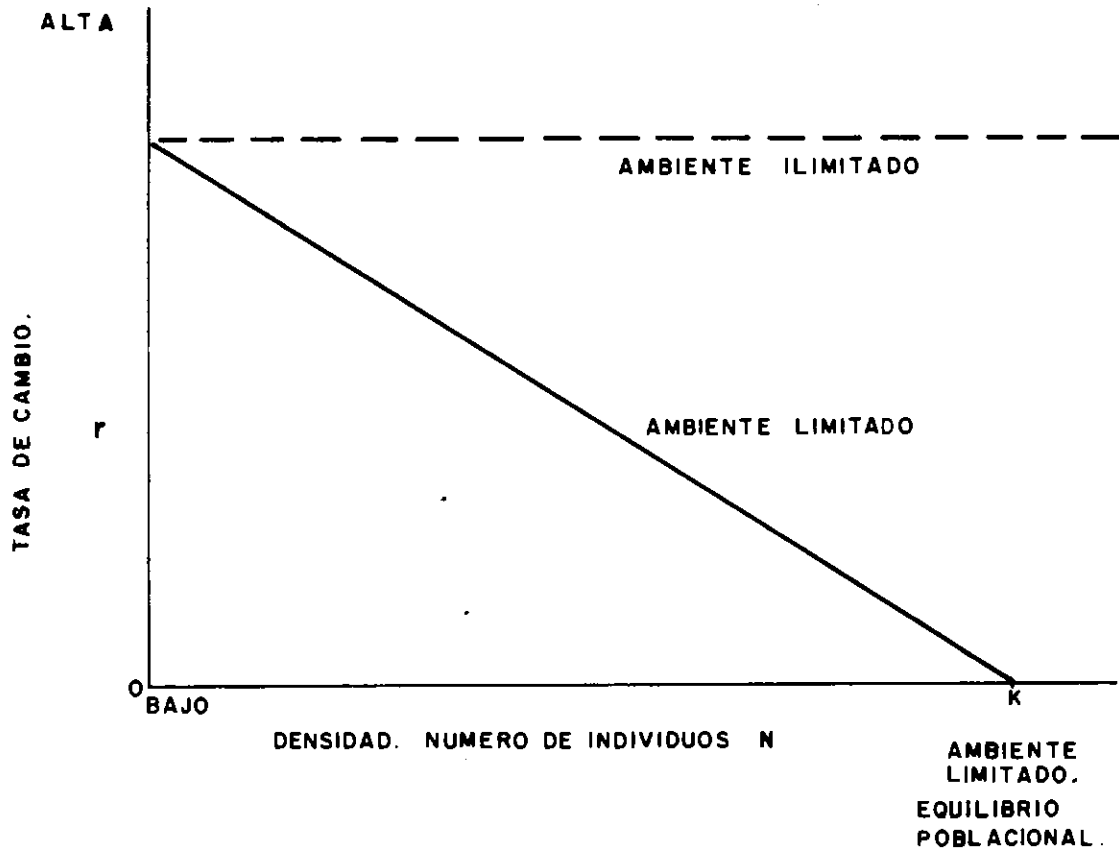


Figura 15. Valor de la tasa de cambio de la población ( $r$ ) de acuerdo a la densidad poblacional, en ambientes limitados e ilimitados.

(Harper, 1961).

En ambientes inestables, en cambio, o en aquellos que presentan una alta variabilidad anual el valor de  $r$  puede ser mas importante que el límite  $K$  ya que la población vive constantemente recuperándose de alguna catástrofe. La eficiencia y rapidez de recuperación de la población puede ser mas importante que su capacidad sustentadora. Ejemplos de este grupo de organismos son las malezas y los insectos y otras plagas que viven en un ambiente de catástrofe donde herbicidas, insecticidas, araduras, cultivación y otras alteraciones ambientales obligan a la población a adaptarse a una recuperación rápida de su densidad óptima o de equilibrio, simultáneamente con una alta capacidad de invasión y recolonización de territorios.

Las especies invasoras deben estar capacitadas para competir y desplazar, aunque sea parcialmente, a otras especies que ocupaban originalmente el territorio. En ecosistemas maduros y estabilizados los territorios desocupados de cada nicho no existen o son muy escasos, por lo cual deben competir para conquistarlos, usurpándoselos a otros organismos y para lo cual la rápida invasión y colonización les da ventajas excepcionales.

Muchas especies presentan dos mecanismos diferentes de reproducción: uno sexual y otro vegetativo. El mecanismo sexual es mas eficiente en términos de gastos de energía en la producción de cada unidad reproductiva. Es por ello que la exploración de nuevos territorios donde migrar y establecerse se hace a través de semillas u otros órganos sexuales de pequeño tamaño, pero producidos en grandes cantidades numéricas. Los organismos que viven en ambientes catastróficos también utilizan la reproducción sexual, ya que la plasticidad de la población para colonizar un número variable de sitios seguros y de nuevos territorios se logra con un costo menor de energía, ya que las probabilidades de fracaso son muy elevadas. Este grupo de especies corresponde a lo que denomina las especies

del grupo o mecanismo sexual (Harper, 1970), y que se le denominará mecanismo s.

Una vez que las especies dominadas por el mecanismo s se han establecido, el mecanismo V o vegetativo comienza a operar. Los costos de energía por unidad reproductiva son muy elevados, pero las probabilidades de éxito son también mayores. Los territorios contiguos que van siendo desocupados, pueden ser invadidos por los organismos de la vecindad por medio de órganos de reproducción vegetativa tales como tubérculos, bulbos, estolones y otros que le dan a la nueva planta una ventaja competitiva inicial sobre los otros establecidos de semilla u otros órganos sexuales. En este proceso de colonización, la rapidez puede ser mas importante que la eficiencia, ya que el primer organismo que se establece es el que finalmente termina por dominar el territorio.

El éxito relativo de una especie debe evaluarse en términos de su capacidad de permanecer ocupando el territorio. La estrategia del organismo en esta ocupación debe ser analizada considerando la cantidad de recursos y de energía invertida, las probabilidades de éxito o riesgos de fracaso y la proporción de la productividad neta asignada por el organismo al proceso reproductivo.

La presencia de una especie en un ecosistema es un fenómeno que en alguna medida es dependiente de la densidad, pues para que la población natural sea exitosa debe de estar en condiciones de permanecer como un integrante de la biocenosis. Para que ello ocurra, el valor de  $r$  de la población se encuentra en equilibrio, lo cual implica que el valor de la densidad debe ser mayor de cero:

$$r = 0, \text{ cuando } n_1 > 0$$

El ambiente de una población está compuesto de arquitectura y estímulos. Las disponibilidades per capita de recursos son dependientes de la densidad. A mayor disponibilidad

de recursos tales como agua, energía luminosa, nitrógeno y otros nutrientes, mayor es la capacidad ambiental. La mayor capacidad ambiental o sustentadora no es suficiente para maximizar la densidad de una especie en el sistema, pues se necesita también que el valor de  $r$  sea igual a cero cuando  $n_1$  sea máximo.

$$r = 0, \text{ cuando } n_1 = n_{1\text{max}}$$

Si ello no ocurre, una fracción de la capacidad sustentadora del sistema, queda desocupada con lo cual se da cabida a otras poblaciones subdominantes que finalmente concluyen por invadir y ocupar una parte de la biocenosis. Es aquí, en parte, donde tiene su origen la diversidad y especiación en el ecosistema. Las poblaciones dominantes de cada sinusia son precisamente aquellas capaces de mantener valores mas altos de  $n_1$ , cuando la tasa de crecimiento de la población se hace igual a cero.

La intensidad o cantidad de un recurso en el medio inmediato del organismo es el habitat, que está dado por la intensidad luminosa, potencial hídrico, nivel térmico, concentración iónica, intensidad eólica, gravedad, intensidad de sonido, presión barométrica y otros atributos. Los organismos toleran ambientes circunscritos dentro de ciertas máximas y mínimas que describen su tolerancia al microhabitat.

Un organismo es capaz de sobrevivir en un ecosistema cuando su tolerancia fisiológica al atributo esta circunscrita dentro de sus límites. Debido al hecho que los cambios del habitat están regulados externamente de la población no está relacionado con su densidad, se dice que el efecto del habitat es independiente de la densidad. Las probabilidades de sobrevivencia de una población en el habitat, decrecen al alejarse éste del óptimo.

De los valores originales calculados en la curva logística de Ver Hulst, puede calcularse otra curva, que relaciona los incrementos poblacionales o  $n_1/dt$  con la densidad poblacio

nal (Figura 16). Uno de los objetivos que se persigue en el manejo de poblaciones es cosechar el mayor número o peso de la población, sin dañársele ni reducirsele. El buen manejo de poblaciones implica mantenérseles en la densidad adecuada simultáneamente con maximizar la cosecha.

Si se tiene que:

$$N(t) = \frac{K}{1 + C_0 e^{-\gamma t}}$$

$$1 + C_0 e^{-\gamma t} = \frac{K}{N(t)}$$

$$e^{-\gamma t} = \left( \frac{K}{N(t)} - 1 \right) \frac{1}{C_0}$$

$$\frac{dN}{dt} = \frac{+ K C_0 e^{-\gamma t}}{(1 + C_0 e^{-\gamma t})^2}$$

$$\frac{dN}{dt} = \frac{K^2}{(1 + C_0 e^{-\gamma t})^2} \frac{C_0 \gamma e^{-\gamma t}}{K}$$

$$\frac{dN}{dt} = N^2(t) \cdot \frac{\gamma C_0 e^{-\gamma t}}{K}$$

$$\frac{dN}{dt} = N^2(t) \cdot \frac{\gamma C_0 (e^{-\gamma t})}{K}$$

lo cual corresponde a la rapidez de crecimiento . Puesto que:

$$e^{-\gamma t} = \left( \frac{K}{N(t)} - 1 \right) \frac{1}{C_0}$$

Sustituyendo  $e^{-\gamma t}$  en la ecuación anterior se tiene que:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N^2(t) \cdot \frac{\gamma C_0}{K} \left\{ \left( \frac{K}{N(t)} - 1 \right) \frac{1}{C_0} \right\} \\ &= N^2(t) \cdot \frac{\gamma}{K} \left\{ \frac{(K - N(t))}{N(t)} \right\} \end{aligned}$$

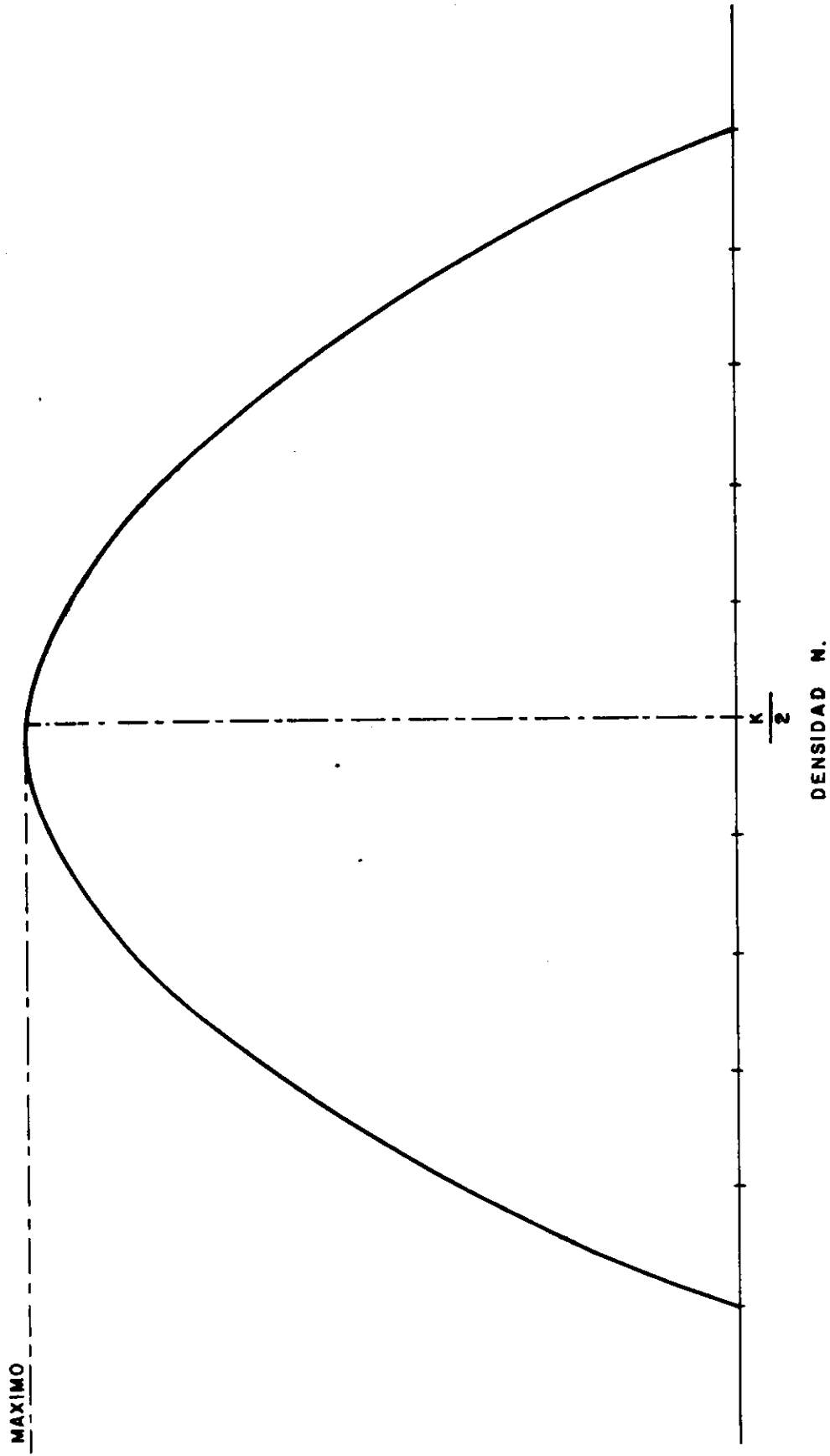


Figura 16. Relación entre la densidad o número de organismos por unidad de superficie (N) y los incrementos en número de una población (dN/dt) que se ajusta a la curva logística de Ver Hulst. Las cifras corresponden a una población hipotética con  $K = 500$   $r = 0.3$  citada como ejemplo en el cuadro 3.

$$= N(t) \cdot \frac{\gamma}{K} \{K - N(t)\}$$

$$\frac{dN}{dt} = \gamma N(t) - \frac{\gamma}{K} N^2(t)$$

Ecuación que representa la productividad de la población en función de su densidad. Esta ecuación es del tipo

$AX + BX^2$ , donde  $A = \gamma$ ;  $B = -\frac{\gamma}{K}$ ;  $X = N(t)$ , cuya curva general es la de la parábola, tal como se presenta en la figura 16.

El crecimiento de una población, cuando la migración es insignificante, se debe a que:

$$n > d$$

Es el caso contrario, cuando la cosecha de individuos mas la mortalidad natural, es mayor que la natalidad, la población disminuye:

$$n < d$$

Si esta situación se continúa por un período muy prolongado de tiempo, la población termina por extinguirse al alcanzar  $n_1$  un valor igual a cero.

Una población que se mantiene con una tasa de natalidad mayor que la de mortalidad continúa creciendo en densidad hasta que finalmente se alcanza el equilibrio, cuando la curva logfstica se hace asintótica, cuando  $n_1$  es igual a  $K$ . En ese momento, si la migración es insignificante:

$$n = d$$

lo cual significa que la natalidad natural es igual a la mortalidad natural.

En poblaciones antropogénicas, puede alcanzarse el equilibrio poblacional en cualquier densidad de la curva presentada en la

figura citada, aumentando la mortalidad artificial hasta que su suma con la mortalidad natural sea igual a la natalidad. Por su parte, la natalidad natural puede también aumentarse a través de la natalidad artificial por medio de resiembras, trasplantes, incubaciones u otros. Se tiene entonces que en ecosistemas antropogénicos el equilibrio poblacional se puede mantener en cualquier densidad, sólo que debe cumplirse con la condición que:

$$n_{\text{natural}} + n_{\text{artificial}} = d_{\text{natural}} + d_{\text{artificial}}$$

En ecosistemas manejados para maximizar la productividad, la densidad óptima es la correspondiente a la mitad de la que existe cuando ocurre el equilibrio natural, es decir en  $K/2$ . Ahora bien, en poblaciones donde se introduce la natalidad artificial, el equilibrio puede lograrse en cualquier densidad siempre que se haga que la mortalidad y natalidad total sean iguales.

Si se toma nuevamente el ejemplo citado en el cuadro 2, donde se consideró una población desarrollándose en un ambiente limitado, que tenga una capacidad sustentadora  $K = 500$  individuos y una tasa de cambio poblacional, cuando no existe interferencia intraespecífica de  $r = 0.3$ , se tiene que para las distintas densidades, la cosecha sostenida de ejemplares  $n_1/dt$  es igual a los valores que se indican en el (cuadro 3).

En poblaciones naturales, no cosechadas artificialmente existe dos puntos de la curva donde  $n$  es igual a  $d$ . Uno de ellos está en la densidad  $N$  igual a cero y el otro está en la densidad máxima o de equilibrio natural  $K$ .

En el primer caso no existe natalidad porque la población está ausente, por lo cual la mortalidad artificial o cosecha debe también ser igual a cero. En el otro caso, en cambio, la densidad poblacional es demasiado alta, por lo cual la tasa de natalidad se deteriora simultáneamente con presentarse

Cuadro 3. Cosecha sostenida de individuos para un  
 $K = 500$  y  $r = 0.3$

| Densidad Poblacional<br>$n_1$ | Cosecha sostenida de individuos para<br>la densidad respectiva<br>$d n_1 / dt$ |
|-------------------------------|--|
| 0                             | 0.00   |
| 2                             | 0.60   |
| 5                             | 1.48   |
| 10                            | 2.94   |
| 20                            | 5.76   |
| 50                            | 13.51  |
| 75                            | 19.13  |
| 100                           | 24.01  |
| 125                           | 28.14  |
| 150                           | 31.52  |
| 175                           | 34.14  |
| 200                           | 36.02  |
| 225                           | 37.14  |
| 250                           | 37.52  |
| 275                           | 37.14  |
| 300                           | 36.02  |
| 325                           | 34.14  |
| 350                           | 31.52  |
| 375                           | 28.14  |
| 400                           | 24.01  |
| 425                           | 19.13  |
| 450                           | 5.76   |
| 475                           | 2.94   |
| 498                           | 0.60   |
| 500                           | 0.00   |

una tasa de mortalidad natural muy elevada (Figura 17),

El aumento de la densidad poblacional va acompañado de una disminución gradual de la natalidad siguiendo una tendencia rectilínea o levemente curvilínea. La tasa de mortalidad, en cambio, aumenta gradualmente al incrementarse el valor de la densidad poblacional, pudiendo también ser rectilínea o curvilínea. La intersección de las dos curvas es el punto de equilibrio natural, donde la densidad es igual a  $K$ .

En sistemas antropogénicos, se trata de minimizar la mortalidad natural y en algunos casos maximizar la natalidad artificial, por lo cual la densidad poblacional a que se trabaja puede ser cualquiera siempre que se cumpla con el requisito de igualdad entre natalidad y mortalidad.

En manejo de poblaciones naturales o reguladas antropogénicamente se persigue mantener la máxima cosecha sostenida de organismos, sin dañar la población, reduciendo su densidad a valores inferiores, en los cuales se maximiza  $dN/dt$ .

La mortalidad natural de las poblaciones de cultivos y ganaderas no es de interés antropogénico, pues, en este caso, la población no puede ser cosechada, debiendo por lo tanto reemplazársele por mortalidad artificial. La cosecha máxima posible, o lo que es lo mismo, la mortalidad máxima total de la población no debe exceder a la natalidad máxima. Ello se logra en la densidad  $K/2$  en las poblaciones naturales y en otras densidades en las poblaciones antropogénicas.

El valor de la tasa de natalidad  $n$ , en la densidad óptima de cosecha no es el máximo, pero el producto de:

$$n \cdot \eta_1 \text{ es máximo.}$$

La mortalidad total permitida, que es equivalente a la cosecha máxima sostenida posible de aplicar a una población debe ser igual a:

$$n \cdot \eta_1, \text{ cuando el producto sea máximo y por lo tanto,}$$

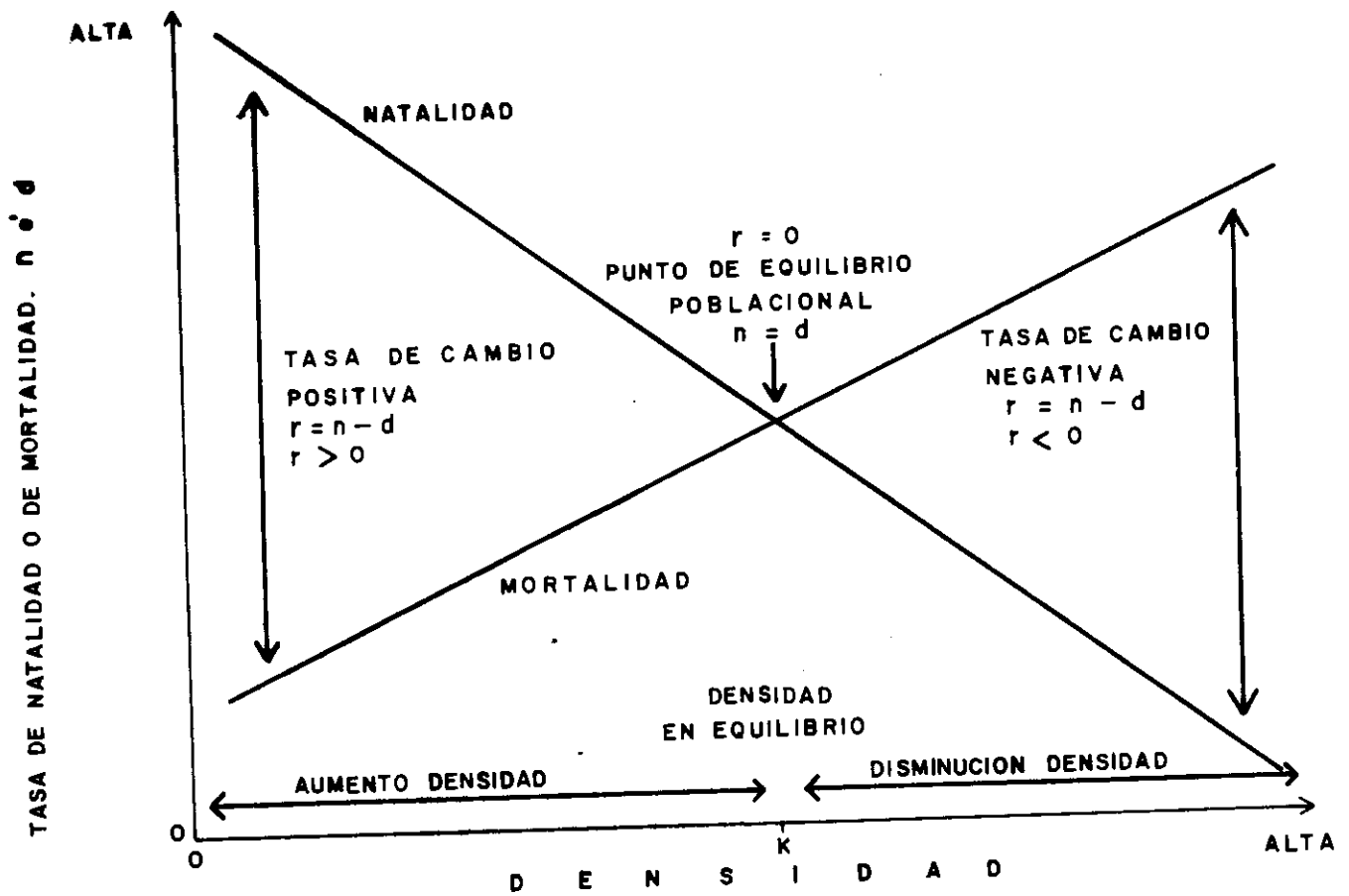


Figura 17. Tasa de natalidad ( $n$ ) y de mortalidad ( $d$ ) poblacional en función de la densidad ( $n_1$ ), cuando la tasa de migración ( $m_i$ ) es insignificante.

la mortalidad será igual a:

$$\text{Máxima } n' \eta_1 = d' \eta_1$$

En este punto, la mortalidad natural es corrientemente muy baja ya que la cosecha se hace selectivamente retirando las edades y tamaños mayores. En poblaciones multietáneas ello ocurre cuando los organismos mayores aún no han alcanzado la senilidad, o en edades inferiores a su longevidad fisiológica.

Considerando en conjunto las diversas relaciones discutidas en el presente capítulo se tiene que la producción individual es función de la densidad:

$$P_p = g_1(\eta_1)$$

La producción por unidad de superficie es función del producto de la densidad por el tamaño individual:

$$P_a = g_2(\eta_1 p_p)$$

Cuando se trata de maximizar la cosecha sostenida junto con ello debe analizarse el problema desde el punto de vista de la dinámica de la población, pues la densidad cosechada o mortalidad artificial adicionada a la natural y a la emigración debe ser igual a la suma de la natalidad mas la inmigración. Se tiene así que:

$$\frac{1}{\eta_1} \frac{d\eta_1}{dt} = g_3(\eta_1)$$

En biocenosis permanentes, aún cuando la cosecha de biomasa durante un período corto pudiera ser mayor aumentándose la extracción, es necesario manejar la cosecha de manera de estabilizar la población en la densidad que optimice la productividad sostenida. La productividad por unidad de superficie o tasa de extracción poblacional no puede ser mayor que la tasa de aporte poblacional en la densidad donde se maximiza la productividad, es decir, que la tasa de cambio poblacional, se haga igual a cero.

Las poblaciones naturales no cosechadas producen menos

que las poblaciones bien manejadas mantenidas en densidades menores, donde pueden lograrse cosechas sostenidas elevadas; es en esto donde se origina uno de los argumentos de mayor discrepancia entre conservacionistas y preservacionistas. Los ecólogos preservacionistas defienden la hipótesis que la naturaleza debe mantenerse intacta y aceptan la idea que la cosecha de la población, aunque sea una fracción muy pequeña de esta, es dañina para la población. Si éste fuera el caso, la naturaleza debería ser preservada intacta y manejada y admirada como un parque nacional.

La capacidad sustentadora antropogénica de la biosfera ha ido paulatinamente aumentando como consecuencia de la intervención antropogénica, tanto en lo que se refiere su arquitectura como a su funcionamiento. Las necesidades antropogénicas son cada día mayores, por lo cual es necesario hacer de esta un uso conservacionista más intensivo. Algunas regiones, sin embargo, deben ser preservadas como parques nacionales para la preservación del germoplasma natural que puede ser de valor en el futuro y en segundo lugar para la recreación de la población.

La naturaleza debe ser manejada con una actitud conservacionista, lo cual significa que la máxima cosecha de cada población no debe exceder a su natalidad. Al mismo tiempo, la densidad poblacional debe ser mantenida en densidades menores a aquellas en que se produce el equilibrio natural, pues en ella la productividad es igual a cero.

La larga discusión que ha existido entre cazadores de fauna silvestre y madereros o cosechadores de bosques con los preservacionistas debe ser resuelta por conservacionistas. Una población de tortolas, patos, guanacos, conejos, huemules, vicuñas, pudúes o cualquier otra se deteriora al no ser cosechada. Los grupos de mayor edad aumentan proporcionalmente y como consecuencia de ello la mortalidad natural se hace tan alta que finalmente se iguala con la natalidad, con lo cual la

tasa de cambio de la población o productividad se hace igual a cero.

Los bosques no manejados racionalmente y no cosechados para la producción de madera terminan por tornarse decrepitos y deteriorarse reduciendo su productividad hasta niveles en que se hace igual a cero. Los ejemplares sobremaduran, se tornan de de crépitos e inservibles, simultáneamente con la deformación de los ejemplares de las poblaciones más valiosas que constituyen la biocenosis, mientras reducen su importancia. Finalmente, la productividad neta y exportación total del ecosistema se hace igual a cero. El buen manejo de una población forestal incluye la cosecha de las clases de edad en su condición óptima cuando la tasa de crecimiento del individuo o su calidad comienza a de clinar.

La reducción en densidad originada en la cosecha selectiva de la población estimula un aumento de la tasa de natalidad y de crecimiento de los ejemplares más jóvenes, los cuales a su vez se encontraban suprimidos por los de mayor tamaño, que nes ocupaban la mayor parte del territorio disponible. Los ejemplares deformes, o de especies de escaso valor, pueden ser destruidos o cosechados, cuando aún se encuentran en su etapa juvenil con lo cual se libera territorios del nicho respectivo para ser ocupados por otras especies, poblaciones, e individuos de mayor interés y mejores características morfológicas y de productividad.

Debe distinguirse, sin embargo, entre la cosecha de la productividad forestal neta y la destrucción de un bosque, aunque el remanente de esta destrucción fueran algunos productos aserrables. Algunas especies forestales tales como alerce (Fitzroya cupresoides), araucaria (Araucaria araucana) palma (Jubea chilensis), raulí (Nothofagus alpina), roble maulino (Nothofagus glauca) y muchas otras tienden a desaparecer debido al manejo irracional a que han sido sometidas. Sus poblaciones han sido sistemáticamente destruidas, en lugar de cosechárseles

por edades y calidades, y en magnitudes compatibles con sus tasas de mortalidad, natalidad y de estructura por edades. Cuando la cosecha de las poblaciones útiles o la mortalidad artificial mas la natural sobrepasa a la natalidad total del bosque, la densidad de la población se reduce, pudiendo incluso llegar se a reducirse hasta niveles que concluyen en su erradicación. Lo mismo ha ocurrido con la fauna de caza mayor, tales como vicuñas, guanacos, huemules del norte y del sur, pudúes y muchas otras que han ido paulatinamente desapareciendo o relegándose a regiones, donde debido a su inaccesibilidad se mantienen aun como relictos.

## INTEGRACION DE LA ARQUITECTURA

La arquitectura del ecosistema, en un momento dado, representa el balance de las fuerzas de integración y degradación de las variables de estado de la arquitectura. Este balance es otro de los aspectos que debe tomarse en consideración al definirse el óptimo del ecosistema.

El proceso natural de cambio o génesis de la arquitectura tiende hacia un equilibrio general del sistema o balance de integración y degradación, situación que se denomina climax cuando se trata de ecosistemas naturales y con otros términos, derivados de este en ecosistemas antropogénicos.

El estado óptimo no implica necesariamente un equilibrio del sistema, es decir que  $\Delta E = 0$ , sino que la relación entre los componentes sea la mas adecuada.

En general, los mecanismos de control y ajuste del ecosistema, están centrados dentro de cada una de las categorías que integran a la arquitectura. En la práctica las variables principales de estado que se utilizan en el planteamiento y resolución de problemas de esta naturaleza se centran en el individuo, población y biocenosis, en este orden cuando el problema se plantea desde el componente biótico. Es posible plantear y resolver problemas de cambio de arquitectura partiendo desde el ecotopo o bien desde el habitat.

El principio de la integración establece que la adaptación de la biocenosis esta gobernada por cinco procesos importantes: respuesta a estímulo, respuesta morfogénica, evolución, sucesiones ecológicas y migraciones (Hoocker, 1917).

La respuesta a estímulo se refiere a la reacción de los organismos frente a cualquier estímulo ambiental. Entre ellos corresponde citar a los tropismos, germinación en ambientes que contengan potenciales hídricos dentro de los límites de tolerancia, abertura y cerradura estomática en relación a la luz, ciclos diurnos y nocturnos de animales y plantas, etcétera.

El factor ambiental puede variar en intensidad, corresponde al estímulo que opera sobre el organismo. El organismo sólo reacciona cuando el estímulo está dentro de ciertos límites, los cuales están establecidos en la estructura genética del individuo y que son los que regulan el funcionamiento individual.

Es difícil distinguir entre la respuesta a estímulo y la respuesta morfogénica. La respuesta morfogénica involucra cambios permanentes en la estructura y en la forma de los organismos sometidos a diferentes estímulos ambientales. Es la plasticidad morfológica y fisiológica del organismo sometido a diversos ambientes o estímulos. Plasticidad es la variación fenotípica de un genotipo en diferentes ambientes. Por ejemplo una hoja desarrollada en ambiente sciófito versus la misma hoja desarrollada bajo la luz solar directa o medio heliófito produce tamaño, grosor, posición, y estructuras anatómicas diferentes. Un animal alimentado con dos raciones y disponibilidades de alimentos diferentes presenta también una diversidad fenotípica.

La resultante de la respuesta morfogénica es la plasticidad. La plasticidad de un organismo que tiene una estructura genética determinada es la capacidad de modificar su forma de acuerdo al ambiente o estímulo donde se desarrolle. Las modificaciones fenotípicas son el resultado de alteraciones fisiológicas de los organismos en desarrollo. La persistencia del estímulo se manifiesta finalmente en individuos que presentan fenotipos variables.

No debe confundirse plasticidad con amplitud ecológica que son dos conceptos usados en materias relacionadas con adaptabilidad pero de significados diferentes. Plasticidad se refiere a la capacidad de un genotipo de producir varios fenotipos al desarrollarse en ambientes diferentes. Amplitud ecológica en cambio es la capacidad o rango de tolerancia ambiental del genotipo de desarrollarse en ambientes diferentes. La plasticidad es el rango de variabilidad de los fenotipos producidos por un

genotipo. Las variaciones inducidas por el medio se denominan también ontogénicas, somáticas o caracteres no heredables.

En comunidades simples, tales como las monofitas y las monoestratificadas, cuya densidad y composición específica se regula antropogénicamente, el fenotipo del organismo sirve para diagnosticar su estado de salud ecológica. La forma externa y su funcionamiento se utilizan como signos en el diagnóstico. El análisis foliar y la coloración de las hojas son algunos de los signos más importantes utilizados en cultivos para diagnosticar deficiencias. Son sólo una medida de la plasticidad o adaptación de organismos, con una estructura genética determinada, a ambientes o estímulos variables. La intensidad del signo puede ser correlacionada con la productividad.

Los organismos, tanto animales como vegetales, que tienen una forma y tamaño determinado, al modificárseles el estímulo pueden inicialmente modificar sólo su funcionamiento fisiológico, sin alterar su forma. Luego, si el estímulo persiste, la forma también se altera y el status praesens resultante llega a ser diferente.

La evolución genética, es también una parte del proceso integrador. El potencial biótico o de crecimiento de una población es superior a la capacidad ambiental. La resistencia ambiental evita que la densidad poblacional sobrepase los límites de su capacidad sustentadora. La resistencia ambiental opera como mecanismo seleccionador de la población (Figura 18).

La ocupación de suelos y climas diferentes o poco usuales involucra casi inevitablemente la formación de razas genéticas diferentes. Las poblaciones marginales de una especie también se encuentran en tipos de suelos diferentes para la especie (Raven, 1964).

El ambiente de un organismo y de una población no sólo está integrado por los recursos abióticos y el habitat ecotópico, sino que incluye además a las otras poblaciones y a los o-

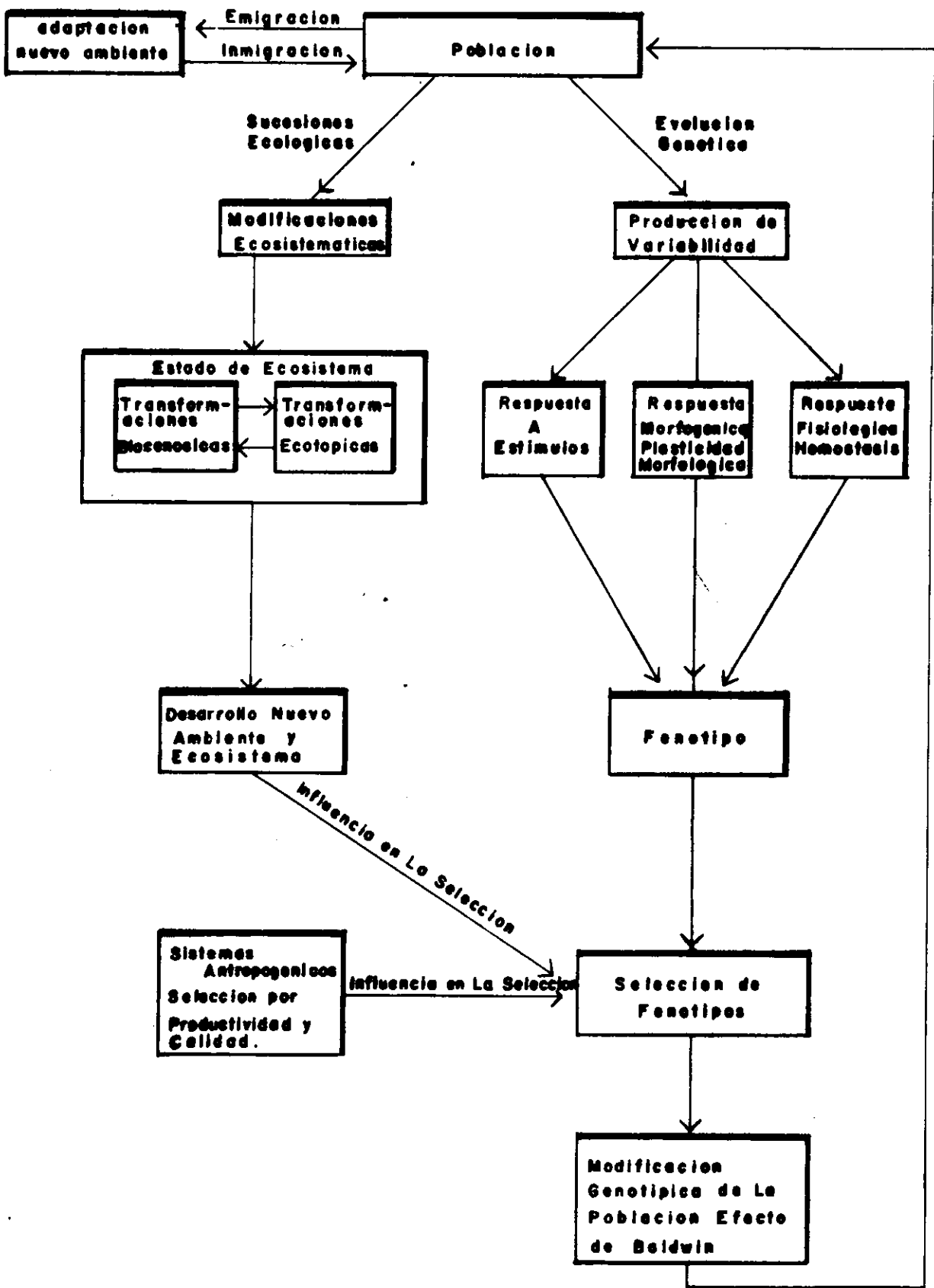


Figura 18. Principio de la integración. Mecanismos de adaptación al medio evadiendo las limitantes ambientales.

tros organismos de la misma población. Los cambios en la plasticidad, densidad poblacional y especies que integran una biocenosis modifican el ambiente donde el organismo se desarrolla, incluso el de sí mismo.

El potencial biótico de aumento poblacional de una especie es superior a la capacidad ambiental.

Ello, sin embargo, no ocurre porque el ambiente no es ilimitado y la resistencia ambiental evita que la población continúe aumentando indefinidamente. El mecanismo de control de la población opera a través de la disminución de la natalidad e inmigración y por el aumento de la mortalidad y emigración.

No todos los organismos son seleccionados al azar, pues los mejor adaptados al medio tienen mayores posibilidades de subsistir. Ocurre en esta forma una selección poblacional que tiende a dejar los fenotipos mejor adaptados, los cuales a su vez corresponden a los genotipos originadores del fenotipo. De allí que la selección fenotípica no sea otra cosa que selección genotípica. Las poblaciones naturales están generalmente sujetas a un incesante efecto de selección, que envuelve normalmente una reproducción diferenciada a través del arreglo total de las distintas clases fenotípicas.

Es más fácil, sin embargo, visualizar el efecto de la selección natural a través de la separación de sus modos de acción. Mother (1953) describe los efectos de la selección dentro de poblaciones naturales como estabilizadora, direccional y disruptiva. Si una población vive durante varias generaciones en un ambiente constante puede lograr un nivel de adaptación bastante alto; sin embargo, la selección no cesa allí, asumiendo una acción estabilizadora, debido al continuo aparecer de genotipos de menor adaptación a través de mutaciones, migraciones y recombinación.

Esta situación de equilibrio puede ser trivial si la po

blación se expone a un cambio en el ambiente. En este caso, los genotipos escogidos por la selección natural son diferentes, debido a que ahora son éstos los que producen fenotipos mejor adaptados a la nueva situación. Si estos fenotipos se encuentran hacia un extremo de la distribución fenotípica, el promedio poblacional se mueve hacia el promedio de el nuevo grupo seleccionado, caracterizando el efecto de la selección direccional. Una tercera situación puede presentarse, cuando la selección favorece mas de un óptimo fenotípico, debido a efectos de fuerzas múltiples sobre las diversas formas de una población. En este caso, genotipos diferentes son simultáneamente favorecidos por la selección, siendo desfavorecidos los genotipos intermedios entre ellos, produciéndose ya sea un efecto de polimorfismo o bien de divergencia y aislamiento. En ambos casos el producto final está sujeto a efectos de tipo direccional que puede conducir a un polimorfismo perfeccionado o producir tendencias evolutivas de especiación de la población en dos o mas grupos con requerimientos ecológicos diferentes.

La presión de selección es mayor a medida que la densidad poblacional aumenta hasta alcanzar el equilibrio. En nichos desocupados o en las etapas iniciales de colonización la selección de los fenotipos mejor adaptados es menor pues, los recursos disponibles son suficientes para mantener densidades mayores.

La selección opera mas rápidamente donde existe poblaciones con mayor amplitud polimórfica, lo cual corresponde a una preadaptación. En el primer caso existen genotipos adaptables a un amplio margen de ambientes. La selección sólo disminuye la proporción de aquellos fenotipos menos adaptados. En el segundo caso, la amplitud polimórfica de adaptación al ambiente es limitada. Cualquier cambio en el ambiente reduce o elimina a la población que no tiene los genotipos susceptibles de adaptarse al nuevo ambiente.

Marshal y Jain (1968) discuten las consecuencias y al-

ternativas de adaptación debido a dos mecanismos diferentes: la plasticidad individual y el polimorfismo genético. Los autores llegan a la conclusión que posiblemente existe una correlación negativa entre plasticidad y polimorfismo genético, lo cual sería indicativo de su naturaleza adaptativa al medio en lugar de solo ser considerado por su origen histórico y filogenético.

Ajuste es la adaptación de una población a un ambiente de manera tal que le permita hacer el mejor uso de él. Adaptación es en cambio solamente su capacidad de sobrevivir en el ambiente sin que necesariamente indique buen o mal ajuste. Un buen ajuste significa buena utilización del recurso, además de su adaptación correspondiente.

Además de los atributos considerados en el párrafo anterior, debe también incluirse la flexibilidad poblacional, que no es otra cosa que la capacidad de la población de adaptarse rápidamente a los cambios ambientales. La selección natural conduce al desarrollo de poblaciones mejor adaptadas y ajustadas. La rapidez del proceso depende de las características genéticas de flexibilidad de la población. Preadaptación es la capacidad de una población de adaptarse a un nuevo ambiente, aunque las características genéticas de la población, sea de valor neutro en el ambiente original donde se desarrolle.

Las plántulas de Agrostis tenuis, Plantago lanceolata y Anthoxanthum odoratum provenientes de semillas colectadas en medios edáficos con alto contenido de cobre y zinc se comportan de manera diferente que las de los alrededores, donde el contenido de estos elementos es menor. Las diferencias entre las poblaciones, sin embargo, se acentúan al competir (Cook, Lefebvre y McNeilly, 1972).

Las poblaciones de una gramínea de polinización cruzada Anthoxanthum odoratum colectadas en parcelas pequeñas, fertilizadas anualmente con N, P, K, Mg, Na, Si y Ca demuestran diferencias marcadas en varias características morfológicas, tales como: altura de la planta, forma, rendimiento, curva estacional de crecimiento, estrategia reproductiva y susceptibilidad a las enfermedades. Estas modificaciones han ocurrido dentro de un lap

so de 50 años y una distancia de sólo 30 m.

Las diferencias registradas por los autores son de naturaleza adaptativa y corresponden al resultado de un proceso de selección natural, el cual concluye por originar variaciones genéticas entre las poblaciones. La fertilización mineral ejerce su acción transformando el complejo ambiental donde la población se desarrolla. La población final es el resultado evolutivo del proceso de adaptación morfológica y fisiológica a su medio (Snaydon y Davies, 1972).

Las características fisiológicas, morfológicas y reproductivas de las poblaciones tolerantes a ambientes edáficos con niveles extremos de algunos elementos son diferentes a las de las poblaciones de las mismas especies adaptadas a ambientes normales. El origen de estas diferencias es genético y es el resultado de un proceso de selección que conduce a la modificación del genotipo (Cook, Lefebvre y McNeilly, 1972; Bradshaw, 1952 y 1959; Gregory y Bradshaw, 1965; McNeilly, 1968).

La selección dirigida por una gradiente ambiental en una población de amplia distribución conduce a la formación de ecoclinos. El ajuste poblacional de las razas o estirpes es gradual o en gradiente, en un ambiente que también es gradual, en forma de gradiente ambiental. Ecoclimo es la gradiente de ecotipos adaptados y ajustados a un ambiente particular, cuando la especie se desarrolla en una gama continua de ambientes. Para cada ambiente existe un ecotipo y el conjunto de todos ellos constituye el ecoclimo. Los ecotipos y ecoclinos son estirpes diferenciadas por características morfológicas o fisiológicas que tienen valor de sobrevivencia. Los topotipos y topoclinos son también estirpes de una especie o variedad, pero sin atributos de sobrevivencia. Agroecotipos son los ecotipos producidos por la acción del hombre; generalmente, su finalidad es ser usados en agricultura. Son equivalentes a estirpe o cultivar.

El mecanismo de evolución de las tasas está centrado en el habitat y nicho de cada población y se modifica a medida que las poblaciones se desarrollan. La estructura de la comunidad es cada vez mas compleja a medida que el nicho de la tasa se hace mas limitado, pero al mismo tiempo, mas específico. Parale-

lamente a ello, el habitat y micro-habitat es modificado creando condiciones bióticas y abióticas que difieren de una etapa sucesional a la siguiente.

El ambiente es el factor seleccionador de poblaciones tanto vegetales como animales. La variabilidad interna proviene de modificaciones genéticas de los individuos, ya sea causadas por recombinación de genes, mutaciones o cualquier otra causa. Los individuos que se forman en la población obedecen a una constitución genética bien determinada y son capaces de reaccionar morfológicamente a estímulos del medio biótico y abiótico circundante. Se materializa así, un cambio en la composición genética de la población natural, la que finalmente se presenta con características diferentes a las de la población original. Esta nueva población, a su vez, induce modificaciones ulteriores a las sucesiones vegetales hasta que, por último, se produce una relativa estabilidad sucesional y evolutiva.

Si se enfoca el aspecto de las tasas desde un punto de vista policlimático o de continuum, es posible pensar que aquellas comunidades que corresponden a diferentes policlimaces están constituidas también por tasas muy variadas aún cuando, a menudo, incluyen las mismas especies (Workman y West, 1967 y 1969).

Las sucesiones ecológicas son un mecanismo de adaptación al medio o biotopo de la fitocenosis y biocenosis. De acuerdo a las características del medio, la tasa de cambio de las diversas poblaciones que integran la biocenosis se alteran, aumentando en algunos casos y disminuyendo en otros. El resultado final es el desarrollo de fitocenosis y zoocenosis mejor adaptadas y ajustadas al medio.

El desarrollo de biocenosis con características florísticas, zoológicas y estructurales definidas no es el fruto del azar, sino que el resultado de un largo proceso de adaptación de la biocenosis al medio. Las sucesiones ecológicas son una de las estrategias más importantes en el proceso de adaptación al medio.

Fuera de la importancia de las sucesiones ecológicas como mecanismo de transformación endógena de la comunidad has ta alcanzar el equilibrio con el biotopo o macroambiente tiene otra importancia fundamental en relación al principio de la integración. La comunidad biológica al transformarse sucesionalmente no sólo modifica la composición florística y zoológica sino que también modifican el microambiente donde cada organismo se desarrolla; de ello deriva su importancia en la evolución, pues, su capacidad de selección de los ecotipos mejor adaptados al habitat originado en la sucesión. La velocidad, dirección y etapa final de las sucesiones ecológicas tienen influencia en la evolución de poblaciones. De allí que el manejo sucesional de la comunidad esté relacionado con la evolución genética de las poblaciones y con el principio de la integración.

Las migraciones de individuos y genes facultan a las poblaciones para desarrollarse en habitats y nichos desocupados, distantes de su propio territorio y en el cual presenten buenas características de adaptación. Es la quinta forma de adaptación al medio.

La adaptación debe ser considerada con un criterio microambiental. La acción modificadora de la fitocenosis sobre el medio ecotópico es a menudo muy alta. Un ejemplo de esta acción está presentado en la figura 10. El efecto mas importante de la vegetación es la generación de microhabitats donde diversas poblaciones pueden adaptarse. Es la primera etapa en la generación de diversidad y de complejidad. Las microcomunidades que ocurren en una biocenosis son, a menudo, la resultante de esos microhabitats.

En ambientes diversificados y heterogéneos, la capacidad de selección de habitats y nichos de la población es diferente de los mecanismos de adaptación. Ello puede conducir a la proliferación de polimorfos mejor adaptados a la diversidad de microambientes y nichos.

Los ecosistemas maduros, que han evolucionado en am-

bientes físicos estables, no tienen necesariamente mecanismos homeostáticos que les permitan compensar las variaciones externas (Watt, 1973). La evolución en ambientes irregulares y variables ha convergido en el desarrollo de mecanismos homeostáticos centrados en el individuo, la población, la sinusia o incluso en el ecosistema completo; la acción silvoagropecuaria del hombre tiende, en general, a reducir la complejidad y estabilidad del sistema (Detwyler, 1971).

En sistemas antropogénicos la adaptación de la biocenosis debe además incluir la alta productividad y la calidad, de acuerdo a standards de interés humano.

La adaptación al medio, para que tenga validez ecológica tiene que ser considerada de acuerdo al principio de la integración. El principio de la integración establece, por consiguiente, varias estrategias de adaptación; las cuales, pueden agruparse en cuatro categorías principales:

#### Individual

- Plasticidad morfológica
- Plasticidad fisiológica y homeostasis

#### Poblacional

- Evolución de la población
- Selección de habitats y nichos en ambientes diversificados y heterogéneos
- Migraciones
- Crecimiento y equilibrio poblacional

#### Biocenótica

- Densidad de cada población
- Sucesiones ecológicas
- Polimorfismo poblacional y nichos
- Adaptación arbitraria por calidad y productividad antropogénica

#### Ecotopo

#### Habitat

El tiempo requerido en el proceso de adaptación es variable. La estrategia mas rápida es la adaptación individual a través de la homeostasis o alteraciones fisiológicas del individuo. Es más común y característica entre los animales, aunque los vegetales alteran también su funcionamiento fisiológico al variarse el ambiente donde se encuentran.

La modificación prolongada de su actividad fisiológica termina por alterar la morfología y anatomía del individuo. Esta modificación es mayor en plantas que en animales, pues tienen una capacidad plástica mas pronunciada. La tasa de evolución depende principalmente del número de generaciones, además de otros factores; las poblaciones formadas por organismos de mas corta vida o que requieren lapsos de tiempo mas cortos para producir una nueva generación tienen mayores oportunidades de reproducirse y evolucionar.

En ambientes diversificados y heterogéneos, la población debe adaptarse a los lugares donde existe habitats y nichos circunscritos dentro de los límites de tolerancia de la especie. Es la capacidad de colonizar y establecerse en microambientes donde la población encuentra las condiciones adecuadas para sobrevivir. Las migraciones dependen de la capacidad de locomoción de la población y las especies mas prolíferas y de mayor capacidad de locomoción tienen mayores oportunidades de invadir y colonizar nuevos habitats mejor ajustados a sus requerimientos.

El hombre, en los sistemas antropogénicos, trata de buscar individuos, poblaciones y biocenosis que además de estar adaptadas al biotopo sean de alta productividad y calidad antropocéntrica. Los mecanismos de adaptación son los mismos de la naturaleza, pero en diferente magnitudes. Las migraciones y la *evolución genética dirigida han sido los mecanismos antropogénicos mas importantes*. Las sucesiones ecológicas y la regulación de la densidad poblacional utilizada como una estrategia de plasticidad, son importantes en el mejoramiento y adaptación de eco-

sistemas.

El Teorema de Le Chatelier establece que la intensificación de los factores ambientales reguladores de una población origina un incremento de la resistencia del organismo al factor (Maximov, 1929). Watt (1973) ha llegado al mismo principio al concluir que: la perfección de la adaptación de cualquier atributo depende de su importancia relativa en el ambiente. La adaptación de organismos a ambientes estables mejora con el transcurso del tiempo, como consecuencia de la selección direccional de poblaciones. La mayor intensificación de un factor significa una mayor capacidad selectiva del ambiente, el cual, al actuar sobre poblaciones polimorfas de euritolerancia al factor se traduce en un estímulo a los fenotipos mejor adaptados a la intensificación del factor.

Una de las mayores dificultades que se presentan en el control de plagas es que los organismos rápidamente desarrollan características que les permite resistir a los tratamientos empleados en su control. Algunas especies de plagas son resistentes a varios pesticidas y a medida que nuevos pesticidas se van desarrollando las poblaciones van mejorando su resistencia al producto. Es por ello que en el futuro el control químico de plagas puede finalmente conducir a la destrucción de la agricultura al contribuir a desarrollar poblaciones resistentes a los pesticidas (Benson, 1971). El control integrado por métodos físicos, químicos y biológicos evita parcialmente el incremento de la resistencia.

En el futuro, de acuerdo con Benson (1971) existen solo dos posibles alternativas de control, ya que las plagas tienen la capacidad de hacerse resistentes a los productos químicos, ya que los productos químicos continuarían siendo necesarios para su control. La primera alternativa es continuar desarrollando nuevos insecticidas en la forma que se hace en la actualidad, alternativa que cada día se hace mas costosa y difícil (Runker, Guest y Upholst, 1970), ya que posiblemente existe una mayor convergencia ecológica hacia el desarrollo de poblaciones resistentes.

tes. Algunos genes confieren resistencia a varios pesticidas simultáneamente. La segunda alternativa, según el mismo autor, es controlar el pool de genes de las especies consideradas como peste, lo cual se puede lograr reemplazando genes susceptibles por el método de la infusión genética, que no es otra cosa que la liberación e introducción en la población de grandes cantidades de organismos susceptibles.

La ley de la domesticación, establece que las plantas y los animales cuya selección ha estado mas o menos dominada por el hombre raramente son capaces de subsistir sin su protección continuada.

La domesticación de poblaciones de animales y vegetales ha conducido a la pérdida de algunas características necesarias para su sobrevivencia en el ambiente natural, aunque simultáneamente han adquirido de otras características de mayor interés antropogénico.

Uno de los mecanismos mas afectados en el proceso de domesticación es el regulador de la natalidad. El tamaño de la semilla o de las crías a menudo aumenta en las especies cultivadas, los requerimientos de sitios de germinación o de recursos, durante las etapas plantulares o juveniles también aumenta, pero el control estacional de los estímulos de la germinación y natalidad se pierde en un alto grado. El resultado final es que la natalidad natural disminuye hasta extremos tales que hacen inadaptaada a la población al medio natural. La productividad aumenta y la calidad del producto mejora en términos de los estandares antropogénicos.

## RESUMEN Y CONCLUSIONES

El ecosistema representa la unidad básica de trabajo de la Ciencia Silvoagropecuaria y consta de dos atributos fundamentales: su arquitectura y su funcionamiento. La arquitectura representa el aspecto anátomo-morfológico en el cual se centra el proceso de funcionamiento.

El comportamiento  $\beta$  de un ecosistema corresponde a un homomorfismo del proceso real y por lo tanto de naturaleza abstracta y conceptual. La arquitectura a diferencia representa lo físicamente ponderable.

La categorización de arreglos topológicos definidos implican tamaño de la categoría, lo cual esta dada por el vector topológico  $\eta$ . El cambio del arreglo topológico intercomponentes se logra de las siguientes formas: Cambio de número y tamaño  $\eta_i$  de algún componente  $\sigma_i$ , cambio de ordenamiento espacial, cambio en las relaciones de intercambio de materia, energía e información de los componentes.

Es posible definir conceptualmente al nicho de cada variable de estado, como la actividad que le corresponde dentro de la función  $\beta\eta$  de comportamiento definida para cada nodo del modelo homomorfo del ecosistema.

La diversidad, en general, tiene dos orígenes: la estabilidad de las categorías y niveles del espectro de integración de la matriz de arquitectura  $A$  del complejo en diversos componentes  $\sigma_i(\eta)$ , y la reagrupación y selección de las variables que inciden en mayor grado en el comportamiento del ecosistema.

En cambio de las variables de estado, en el tiempo, define la genesis de la arquitectura, la cual requiere de estudios básicos que permiten descubrir las funciones generales de cambio de cada una de estas variables.

La arquitectura de un ecosistema puede concebirse como una matriz dinámica, que consta de cuatro columnas: ecotopo, ha

bitat, autotrofocenos, heterotrofocenos y  $n$  filas que corresponden a los diversos niveles de complejidad o integración. La conexión y relación entre los elementos del ecosistema consiste en el intercambio de materia y energía entre las filas y columnas de la matriz, generándose otra matriz con distinto arreglo topológico y con distinto contenido de información.

El proceso de transformación de la arquitectura puede tener un origen biótico, lo cual significa que el operador de transformación corresponde a alguna de las categorías del espectro biosenosico. Dicha transformación puede centrarse en una población o el individuo. La capacidad sustentadora de un ecosistema puede ser modificada por medio de la intervención antropogénica, a través de un manejo dado. Esta transformación implica alterar las tasas de mortalidad y natalidad de cada una de las poblaciones, y en algunos casos mejorándoles sus posibilidades de sobrevivencia y en otros deteriorándolas, según se trate de organismos útiles o de indeseables.

El proceso natural de cambio o genesis de la arquitectura tiende hacia un equilibrio general del sistema o balance de integración y degradación, situación que se denomina climax cuando se trate de ecosistemas naturales y en otros términos derivados de este, cuando se trate de ecosistemas antropogénicos. Dentro de este contexto el estado óptimo no implica necesariamente un equilibrio del sistema, sino que la relación entre los componentes sea la mas adecuada.

En general, los mecanismos de ajuste y control del ecosistema estan centrados dentro de cada una de las categorías que integran la arquitectura. En la práctica las variables principales de estado que se utilizan en el planteamiento y resolución de problemas de esta naturaleza se centran en el individuo, población y biocenosis, en este orden cuando el problema se plantea desde el componente biótico. Es posible plantear y resolver problemas de cambio de arquitectura partiendo desde el ecotopo o bien del habitat.

## SUMMARY AND CONCLUSIONS

The ecosystem represents the basic working unit of the silvoagropecuarian science. This unit is characterized by two fundamental attributes: its architecture and its behavior or functioning. The architecture represents the morphological and anatomic aspects in which the functioning process is centered. The behavior of an ecosystem corresponds to an homomorphism of the real process, thus its nature is conceptual and abstract. The architecture, on the other hand, represents that which is physically tangible.

The categorization of topological arrangements implies the consideration of size of that category. This is given by the topological vector  $n$ . A change in the intercomponent's topological arrangement is accomplished by:

- i) Change in the spatial arrangement
- ii) Change in the number and dimensions of some  $\sigma_i$  components.
- iii) Change in the relations of matter, energy and information interchanged between components.

It is possible to define, in a conceptual manner, the niche of each of the state variables as the role that plays in the behavior function  $\beta_n$ .  $\beta_n$  function should be defined for each node of the ecosystem's model.

Diversity in general has two origins:

The stability of the categories and levels the spectrum integration of the complex whole, that defines the architectural matrix  $A$  into several components  $\sigma_i$ .

The selection and reagrouping of the state variables that contributes more in the behavior function of the ecosystem.

A change in the state variables, due to a time change, defines the architectural genesis. This process requires the explicitation of the general time functions that relates the change with the state variables.

The architecture of an ecosystem can be conceived as a dynamic matrix, composed of four columns (ecotope, habitat, autotrophocoenosis and heterotrophocoenosis) and n rows. The rows correspond to the levels of integration and complexity.

The interchange of matter and energy between the elements of the matrix, corresponds to the relations and connexions of the ecosystem. When such an interchange is produced, the resultant matrix has a different topological arrangement and another level of information.

Conceptually the mechanism of regulation and control of the ecosystem is centered within each category that comprises the architecture. In practice however, when the problem is posed from the biotic components point of view, the pertinent state variables used in its solution are centered within the individual component, population and biocenosis. It is possible to pose and solve problems of architectural changes from the point of view of the ecotope or the habitat.

## BIBLIOGRAFIA

- Allee, W.C. 1932. Animal life and social growth. Williams and Williams, Baltimore, 159 p.
- Allee, W.C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park and K.P. Schmidt. 1949. The principles of animal ecology. Saunders, Philadelphia. 837 p.
- Allee, W.C. y K. P. Schmidt. 1951. Ecological animal geography. John Willey and Sons. 715 p.
- Andrewartha, H. G. y L. C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. Univ. Chicago Press. 782 p.
- Armijo, Nava y Gastó. 1976. Fundamentos de transformación de ecosistemas. Univ. Autón. Agraria Antonio Narro. Monog. Técn. Cient. 2: 1-57.
- Baushbaum, R. 1937. Readings in ecology. Univ. Chicago Bookstore. Chicago. 43 p.
- Benson, R.L. 1971. On the necessity of controlling the level of insecticide resistance in insect population. BioScience 21: 1160-1165.
- Bradshaw, A. D. 1952. Populations of Agrostis tenuis resistant to lead and zinc poisoning. Nature 169: 1098.
- Bradshaw, A. D. 1959. Population differentiation in Agrostis tenuis Sibth. I Morphological differentiation. New Phytol. 58: 208-227.
- Bleasdale, J. K. y J. A. Nelder. 1960. Plant population and crop yield. Nature 188: 342.
- Bleasdale, J. K. 1967. The relationship between the weight of a plant part and the total weight as affected by plant density. J. Hort. Sci. 42: 51-58.
- Brillouin, L. 1956. Science and information theory. Academic press, N.Y.
- Cain, S.A. & G. M. Oliveira Castro. 1959. Manual of vegetation Analysis. Harper & Porothers, N. York. 325 p.
- Cañas C; R. 1967. Efecto de la carga animal con capones sobre la productividad y composición botánica de una pradera de Trifolium subterraneum y pholaris tuberosa. Universidad Católica de Chile. Santiago.
- Carter, E.D. 1966. Stocking rate and the ecosystem. Conferencia Inst. Inv. Agropecuarias. Santiago. 11 p.

- Clarke, G.L. 1954. Elements of ecology. John Wiley and Sons. 534 p.
- Clements, F.E. y V.E. Shelford. 1939. Bio-ecology. John Wiley and Sons. N. Y. 426 p.
- Cook, S.C.A., C. Lefebvre y T. McNeilly. 1972. Competition between metal tolerant and normal plant populations on normal soil.
- Cubillos, G.F. y G.O. Mott. 1969. La influencia de la presión de pastoreo sobre la producción de carne de novillos en praderas de alfalfa y bromo. Agric. Tecn. 29:178-184.
- Detwyler, T.R. 1971. Modern man and environment. En: Detwyler, T.R. (ed.) Man's impact on environment. McGraw-Hill Book C.N.Y. :2-9.
- Duncan, W.G. 1958. The relationship between corn population and yield. Agron. J. 50:82-84.
- Edowes, M. 1969. Crop. Technology. Hutchinson Educational, London. 220 p.
- Elton, C. 1927. Animal ecology. Sidgwick and Jackson London. 209. p.
- Elton, C. 1933. The ecology of animals. Methuen and Co. London. 97 p.
- Elton, C. 1933. Animal ecology. McMillan. N.Y. 209 p.
- Elton, C. 1946. Competition and structure of ecological communities. J. Animal Ecol. 15:54-68.
- Farazdaghi, H. y P.M. Harries. 1968. Plant competition and crop yield. Nature 217:189-290.
- Frank-Kamenetski, D.A. 1970. El plasma, cuarto estado de la materia. Editorial MIR, Moscú. 253 p.
- Gastó, J.M. y E. Caviedes R. 1973. Interferencia intraespecífica de Atriplex reponda. Phil. en el Secano interior. Sede sur. Fac. Agron. Universidad de Chile. Informe Departamento. Mecanografiada.
- Gastó C., J. y R. Cañas C. 1975. Modelo simulado de funcionamiento del ecosistema silvoagropecuaria. Univ. Aut. Agraria Antonio Narro. Monog. Tecn. Cient. 1:1-171.
- Gause, G. F. 1934. The struggle for existence. Williams and Williams, Baltimore. 163 p.

- Gerard, R.W. 1965. Intelligence, information and education. *Science* 148: 762-765.
- Grant, V. 1963. The origin of adaptations. Columbia Univ. Press. N. Y. 606 p.
- Gregory, R.P.G. y A. D. Bradshaw. 1965. Heavy metal tolerance in populations of Agrostis tenuis Sibth. and other grasses. *New Phytol.* 64: 141-143.
- Grinnell, J. 1928. The presence and absence of animals. *Univ. Calif. Chronicle* 30: 429-450. Read as reprinted in Joseph Grinnell's philosophy of nature. Berkeley. 1943 p. 187-208.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.
- Harper, J. L. 1961. Approaches to the study of plant competition. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 15: 1-39. In: F.L. Mithorpe (ed.) Mechanisms in biological competition. Symposium 15 of the Society for Experimental Biology. Academic Press, N. Y.
- Harper, J.L. 1970. The population biology of plants. In: A. Allison Population Control. Penguin Books, Harmondsworth, England. 32-44.
- Harper J.L. y J. White. 1971. The dynamics of plant populations. En: p.j. den Boer y G. P. Gradwell (ed.). *proc. Advanced Study Inst. Dyn. Numbers population*: 41-63. Center for Agric. Publishing and Documentation. Wageningen.
- Hodgson, G.L. y G. E. Blackman. 1957. An Analysis of the influence of plant density of the growth of vicia faba II. The significance of competition for light in relation to plant development at different densities. *J. Exper. Bot.* 8: 195-219.
- Holliday. R. 1960 b. Plant population and crop yield. Part II. *Field crop abst.* 13: 247-254.
- Hooker, H. D. 1917. Liebig's law of minimum in relation to general biological problems. *Science.* 46: 197-204.
- Hudson, H.G. 1941. Population studies with wheat. 2. Propinquity. 3. seed rates in nursery trials and field plots. *J. Agric. Sci.* 31: 116-144.
- Hutchinson, G. E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Prac. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.* 105: 1-12.

- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium. 22: 415-427.
- Iwata, F. y T. Okubo. 1970. Physiological and ecological studies on corn growth and yield. III. Influence of plant population on growth and yield of corn in relation to variety and soil fertility. Crop. Sci. Soc. Japan 39: 97-104.
- Jones, R. J. y R. L. Sandland. 1974. The relation between animal gain and stocking rate. Derivation of the relation from the results of grazing trials. J. Agric. Sci., Camb. 83: 335-342.
- Kira T., H. Ogawa y N. Shinozaki. 1953. Intraespecific competition among higher plants. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ. D4: 1-16.
- Kira, T., H. Ogawa y K. Hozumi, 1954. J. Inst. Polytech, Osaka City Univ. D5: 1-7.
- Laporte, O. J. y M. P. Coccimano. 1970. Resultado de una experiencia con dos tipos de carga animal en el desierto patagónico. Inst. Nacional tecnología agropecuaria. Est. Exper. Agropecuario Trelew, Argentina. 22 p.
- Lewis, H. 1969. Evolutionary processes in the ecosystem. BioScience 19: 223-227.
- MacArthur, P. 1955. Fluctuations of animal populations, and meanue of community stability. Ecology 36: 533-536.
- MacArthur, R. 1965. Patterns of species diversity. Biol. Rev. 40: 510-533.
- MacFadyen, M. A. 1957. Animal ecology, aims and methods. pitman, London. 264 p.
- Margalef, R. 1958. Information theory in ecology. Gen. systems. 3: 36-71.
- Margalef, R. 1969. Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. Brookhaven Rump. Biol. No. 22. : 25-37.
- Marshal, D. R. y S. K. Jain. 1968. Phenotypic plasticity of Avena fatua and A. barbata. The American Naturalist 102: 457-467.
- Mather, K. 1953. Symp. Soc. Exp. Biol. 7: 186.
- Maximov, N. A. 1929. The plant in relation to water. Allen y Uniwin, London. 451 p.

- Maynez del R., F., R. Armijo T. y J. Gastó C. 1975. Clínica ecosistémica silvoagropecuaria. Fundamentos y Metodología. Univ. Aut. Agr. Antonio Narro. Monog. Tecn.-Cient. 1: 72-136.
- McIntosh, R. P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. Ecol. 48: 392-404.
- McNeilly, T. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. III. Agrostis tenuis on a small copper mine. Heredity 23: 99-108.
- Monsi, M. y Y. Murata. 1972. Development of photosynthetic systems as influenced by distribution of matter. : 115-129.
- Mott, G. O. 1960. Grazing pressure and the measurement of pasture production. En: Eight Intern. Grass. Congress. England. 606 p.
- Odum, E. P. 1953. Fundamentals of ecology. W. B. Saunders. Philadelphia 384 p.
- Odum, E. P. 1963. Ecology. Holt, Rinehat and Winston. 139 p.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. American Naturalist 100: 65-76.
- Paladines, O. R. Cañas, R. Duarte, M. A. Ovejeros M. Rojas y T. Kachele. 1971. Digestibilidad, Consumo y requisitos de mantenimiento de ovinos en pastoreo con relación a la carga animal. Asoc. Latinoamericana produc. Animal. Memoria. vol. 6. México. : 109-110.
- Pimentel, D. 1961. Species diversity and insect population out-breaks. Ann. Entomol Soc. Amer. 54: 76-86.
- Pimentel, D. 1968. Population regulation and genetic feedback. Science 159: 1432-1437.
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. Ecology 29: 254-283.
- Raven, P. H. 1964. Catastrophic selection and edaphic endemism. Evolution 18: 336-338.
- Ross, H. H. 1957. Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations. Evol. 11: 113-129.
- Ross, H. 1958. Further comments of the niches and natural coexistence. Evolution 12: 112-113.
- Runker, R. von, H. R. Guest, y W. M. Upholt. 1970. The search for safer, more selective and less parasistent pesticides. BioScience. 20: 1004-1007.

- Savage, J.M. 1958. The concept of ecological niche, with reference to the theory of natural coexistence. *Evolution* 12:111-112.
- Shinozaki, K. y T. Kira. 1956. Intraespecific competition among higher plants VII. Logistic theory of the C-D effect. *J. Inst. Polytech., Osaka City Univ.* D7: 35-72.
- Snaydon, R.W. y M.S. Davies. 1972. Rapid regulation differentiation in a mosaic environment. II. Morphological variation in Anthoxanthum odoratum. *Evol.* 26: 390-405.
- Udvardy, M. 1959. Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. *Ecology* 40: 725-728.
- Watt, K.F. 1973. Principles of environmental science. McGraw-Hill. N. Y.
- Weyl, H. 1969. Filosofía de las matemáticas U.N.A.M. México.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 279-338.
- Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science.* 147: 250-260.
- Whittaker, R.H. 1970. Communities and ecosystem. MacMillan. London 158 p.
- Whittaker, R.H., S.A. Levin y R.B. Root. 1973. Niche, habitat, and ecotope. *Amer. Nat.* 107: 321-326.
- Wilson, J.A. 1968. Increasing entropy of biological systems. *Nature* 219, 534.
- Willey, R.W. y S.B. Heath. 1969. The quantitative relationship between plant population and crop yield. *Advances in Agronomy* 21: 281-321.
- Workman, J.P. y N.E. West. 1967. Germination of Eurotia lanata in relation to temperature and salinity. *Ecology* 48: 659-661.
- Workman, J.P. y N.E. West. 1969. Ecotypic variation of Eurotia lanata population in Utah. *Botanical Gazette.* 130: