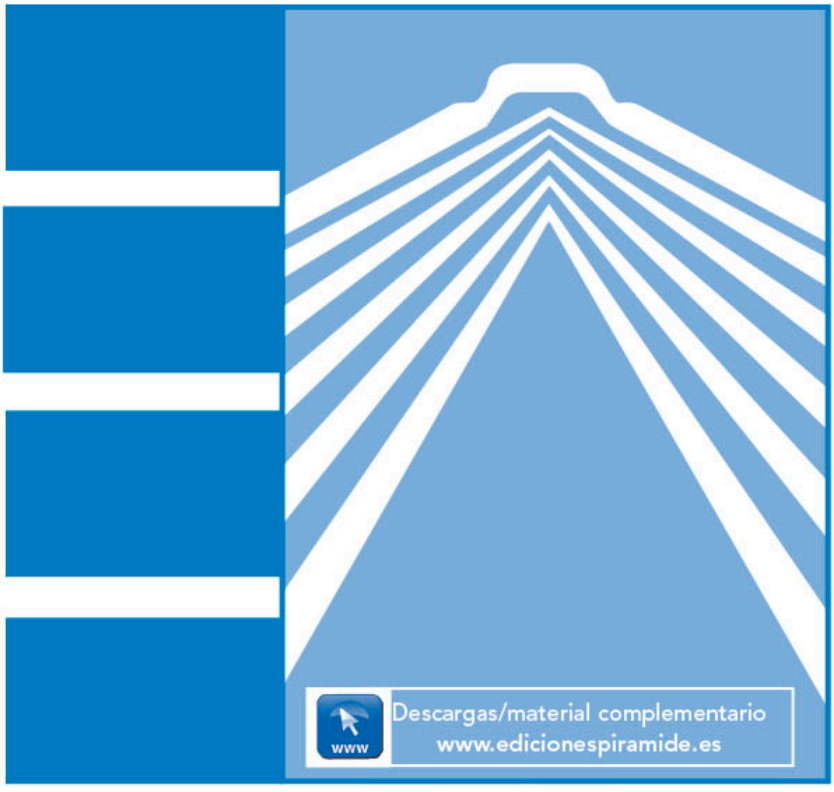
4.ª edición

ECOLOGÍA



Jaime Rodríguez Martínez

Colaboradores:
José María Blanco Martín
Valeriano Rodríguez Martínez

PIRÁMIDE

4.ª edición

ECOLOGÍA

JAIME RODRÍGUEZ MARTÍNEZ
CATEDRÁTICO DE ECOLOGÍA. UNIVERSIDAD DE MÁLAGA

Colaboradores

JOSÉ MARÍA BLANCO MARTÍN
PROFESOR TITULAR DE ECOLOGÍA. UNIVERSIDAD DE MÁLAGA

VALERIANO RODRÍGUEZ MARTÍNEZ
CATEDRÁTICO DE ECOLOGÍA. UNIVERSIDAD DE MÁLAGA

4.ª edición

ECOLOGÍA

EDICIONES PIRÁMIDE

COLECCIÓN «CIENCIA Y TÉCNICA»

Edición en versión digital

Está prohibida la reproducción total o parcial de este libro electrónico, su transmisión, su descarga, su descompilación, su tratamiento informático, su almacenamiento o introducción en cualquier sistema de repositorio y recuperación, en cualquier forma o por cualquier medio, ya sea electrónico, mecánico, conocido o por inventar, sin el permiso expreso escrito de los titulares del copyright.

© Jaime Rodríguez Martínez, 2016
© Segunda edición electrónica publicada por Ediciones Pirámide (Grupo Anaya, S. A.), 2016
Para cualquier información pueden dirigirse a piramide_legal@anaya.es
Juan Ignacio Luca de Tena, 15. 28027 Madrid
Teléfono: 91 393 89 89
www.edicionespiramide.es
ISBN digital: 978-84-368-3597-7

A Mar, Luis y Martina.

Things are similar: this makes science possible.
Things are different: this makes science necessary.

Richard Levins y Richard Lewontin
Synthese (1980)

Índice

Prólogo y agradecimientos 19

1. Introducción. Ecología: del organismo al ecosistema 21

1.1. Un ejercicio de aproximación intuitiva 22
1.2. Niveles de organización, jerarquías y objetos de estudio 22
1.2.1. Organismos, poblaciones y comunidades 23
1.2.2. El ecosistema como objeto de estudio 27
1.3. Organización funcional de los ecosistemas 33
1.3.1. Componentes funcionales, límites y escalas 34
1.3.2. Organización vertical y acoplamiento de sistemas 36
1.3.3. Ecosistemas autotróficos y heterotróficos 37
Referencias 37
Cuestiones-guía para el estudio 39

2. La biosfera. Diversidad y acoplamiento metabólico 41

2.1. La biosfera y el «sistema Tierra» 42
2.2. Diversidad metabólica de la biosfera 43
2.2.1. Requerimientos metabólicos de los organismos 43
2.2.2. Tipos metabólicos fundamentales en ambientes aeróbicos 45
2.2.3 Tipos metabólicos fundamentales en ambientes anaeróbicos 50
2.2.4. Balances fundamentales: «fotosíntesis/respiración» y «fijación de N_2/desnitrificación» 55
2.3. Ecosistemas mínimos 56
2.3.1. Tapetes microbianos 57
2.3.2. En los límites de la biosfera: biofilms en la litosfera profunda 58
2.4. Las primeras etapas de la biosfera 59
2.5. La hipótesis «Gaia» 62
Referencias 64
Cuestiones-guía para el estudio 66

© Ediciones Pirámide

3. El soporte físico 69

3.1. Radiación solar 70
3.1.1. Balance energético del planeta Tierra 72
3.1.2. Extinción y penetración de la luz 75
3.2. Temperatura y flujo de calor 79
3.2.1. Estructura térmica de atmósfera y océano 79
3.2.2. Flujo de calor: estratificación y mezcla vertical en el medio acuático 80
3.3. Densidad y estabilidad en atmósfera y océanos 84
3.3.1. Caracterización de masas de aire y de agua 84
3.3.2. Cambios adiabáticos 85
3.4. Dinámica de atmósfera y océanos 92
3.4.1. Patrones globales de circulación en atmósfera y océano 92
3.4.2. Patrones geostróficos en la atmósfera y el océano 94
3.5. Dinámica a pequeña escala: el número de Reynolds 98
3.6. El ciclo hidrológico como nexo global 99
3.6.1. Balance global 99
3.6.2. Composición de las aguas naturales 99
Referencias 103
Cuestiones-guía para el estudio 105

4. Ciclos biogeoquímicos en gradientes redox 107

4.1. Oxígeno 108
4.1.1. Balance biológico global 108
4.1.2. Oxigenación de sistemas acuáticos 108
4.1.3. Oxigenación y gradientes redox 117
4.2. Carbono 117
4.2.1. Compartimentos y flujos 117
4.2.2. Transformaciones biológicas en gradientes redox 119
4.2.3. Sistema carbónico-carbonato en ecosistemas acuáticos 121
4.2.4. Patrones de distribución vertical en sistemas acuáticos 125
4.2.5. Balance actual en el ciclo global del carbono 126
4.2.6. Papel del océano en el ciclo global del carbono 128
4.3. Nitrógeno 133
4.3.1. Compartimentos y flujos 133
4.3.2. Transformaciones biológicas en gradientes redox 134
4.3.3. Patrones de distribución vertical en sistemas acuáticos 136
4.3.4. Procesos abióticos y alteraciones antropogénicas 138
4.4. Azufre 138
4.4.1. Compartimentos y flujos 138
4.4.2. Transformaciones biológicas en gradientes redox 140
4.4.3. Distribución vertical en sistemas acuáticos 142
4.4.4. Papel del azufre en el control del clima 142
4.4.5. Alteraciones antropogénicas y lluvia ácida 145
4.5. Micronutrientes: hierro y manganeso 146
4.5.1. Transformaciones biológicas y químicas 147
4.5.2. Papel del hierro en el control del clima 147
4.6. Fósforo 149

© Ediciones Pirámide

4.6.1. Compartimentos, flujos y formas 149
4.6.2. Distribución en lagos y océanos 154
4.6.3. Dinámica del fósforo en la interfase agua/sedimento 154
4.7. Detritus y materia orgánica 158
4.7.1. Compartimentos, formas y estequiometría 158
4.7.2. Transformaciones del detritus en suelos y medio acuático 159
4.7.3. Distribución vertical en ecosistemas acuáticos 162
Referencias 162
Cuestiones-guía para el estudio 165

5. Flujo de energía y producción biológica 169

5.1. Algunos conceptos básicos: biomasa y producción 170
5.2. Procesos implícitos en un balance de energía 173
5.2.1. Balance energético en plantas y animales 173
5.2.2. Eficiencias 174
5.3. Flujos entre compartimentos 175
5.4. Producción primaria 178
5.4.1. Métodos de medida 178
5.4.2. Regulación de la producción primaria 180
5.4.3. Implicaciones del control físico sobre la distribución de los productores primarios en ecosistemas acuáticos 187
5.4.4. Un modelo de producción para el fitoplancton 188
5.5. Producción secundaria 190
5.5.1. Modalidades de alimentación 190
5.5.2. Ingestión y asimilación 190
5.5.3. Respiración 192
5.5.4. Crecimiento 194
5.5.5. Métodos de medida 198
5.6. Producción comparada en la biosfera 203
5.7. El balance producción-respiración en la biosfera 205
5.7.1. El balance producción-respiración en ecosistemas terrestres 205
5.7.2. El balance producción-respiración en ecosistemas acuáticos 206
Referencias 208
Cuestiones-guía para el estudio 210

6. Dinámica de poblaciones aisladas 213

6.1. Crecimiento de poblaciones 214
6.1.1. Crecimiento geométrico y exponencial 214
6.1.2. Crecimiento densoindependiente en poblaciones con estructura de edades 218
6.1.3. Crecimiento limitado o densodependiente 224
6.1.4. Mortalidad externa 232
6.2. Patrones de distribución espacial de poblaciones 235
6.2.1. Distribución al azar y distribución de Poisson 235
6.2.2. Índice de dispersión y distribución χ^2 237
Referencias 238
Cuestiones-guía para el estudio 240

© Ediciones Pirámide

7. Interacciones entre especies 243

7.1. Competencia interespecífica 244
7.1.1. Competencia, recursos y estrategias evolutivas 244
7.1.2. Modelo general de competencia entre especies: modelo de Lotka-Volterra 246
7.1.3. Un modelo basado en los recursos: el modelo de Tilman 254
7.1.4. Competencia y nicho ecológico 258
7.1.5. Coexistencia, desplazamiento de caracteres y diferencia fenotípica . 260
7.2. Depredadores, herbívoros y patógenos 263
7.2.1. Depredación: modelos de Lotka-Volterra 263
7.2.2. Modelos herbívoro-planta 273
7.2.3. Parásitos, patógenos y hospedadores 275
7.3. Mutualismo y comensalismo 281
7.3.1. Aplicación y limitaciones del modelo de Lotka-Volterra 281
7.3.2. El sistema planta-dispersante 283
Referencias 287
Cuestiones-guía para el estudio 289

8. Colonización y extinción 293

8.1. Dinámica de comunidades en hábitats insulares 294
8.1.1. Área, distancia y riqueza específica 294
8.1.2. Modelo del «equilibrio dinámico» 298
8.1.3. Formalización de los efectos «área» y «distancia» 299
8.1.4. Otros efectos: «rescate» y «diana» 301
8.1.5. Variaciones del modelo 302
8.1.6. Implicaciones sobre la reducción y fragmentación de hábitats y diseño de reservas 303
8.1.7. Inmigración, extinción y especiación 305
8.2. Dinámica de metapoblaciones 306
8.2.1. Conceptos básicos 306
8.2.2. Modelos de metapoblaciones 310
8.2.3. Heterogeneidad entre subpoblaciones: el modelo «fuente-sumidero» . 315
8.2.4. Interacción entre metapoblaciones 316
8.2.5. Metapoblaciones y matriz territorial: la complejidad del problema .. 325
Referencias 325
Cuestiones-guía para el estudio 328

9. Estructura y dinámica de comunidades 331

9.1. Distribuciones de abundancia: modelos 332
9.1.1. La distribución lognormal (o distribución de Preston) 332
9.1.2. El modelo del «bastón roto» (o modelo de MacArthur) 334
9.1.3. La distribución geométrica (o distribución de Motomura) 336
9.2. La diversidad biológica 337
9.2.1. Diversidad, biodiversidad, ecodiversidad 337
9.2.2. Medida e interpretación de la diversidad 338
9.2.3. La diversidad en el espacio 340
9.3. Regulación de la estructura de la comunidad 342

© Ediciones Pirámide

9.3.1. Topología de las redes tróficas 344
9.3.2. Redes tróficas y flujo de energía 347
9.3.3. Redes tróficas y especies «clave» 348
9.3.4. Regulación por recursos *versus* consumidores 349
9.3.5. Perturbaciones y diversidad: de vuelta a Hutchinson 354
9.4. Estructura de tamaños de las comunidades 357
9.4.1. Relación entre tamaño individual y abundancia 358
9.4.2. Estructura de tamaños y consumo de energía 360
9.4.3. Relaciones entre riqueza específica y tamaño individual 361
Referencias 364
Cuestiones-guía para el estudio 368

10. Sucesión ecológica y estabilidad 371

10.1. Introducción 372
10.2. La sucesión en comunidades vegetales 372
10.2.1. Observación e interpretaciones iniciales 372
10.2.2. Perturbaciones, regresión y sucesión 375
10.2.3. Modelos explicativos de la sucesión en comunidades vegetales. 378
10.2.4. La sucesión como probabilidades de transición 382
10.3. La sucesión en términos funcionales 383
10.3.1. Regularidades en el proceso de sucesión 384
10.4. La sucesión en el plancton 388
10.4.1. Interacción entre el medio físico y el plancton 388
10.5. Sucesión, diversidad y estabilidad 391
10.5.1. La hipótesis «diversidad-estabilidad» 393
10.5.2. Estabilidad y resiliencia 394
10.6. Sucesión y cambios en sistemas complejos 397
10.7. Sobre los significados de «estabilidad» en este libro 399
10.8. Coda 401
Referencias 401
Cuestiones-guía para el estudio 404

11. Ecología y conservación en el Antropoceno 405

11.1. Enfoques para la conservación de la biodiversidad 406
11.1.1. Biología de la conservación 406
11.1.2. Gestión basada en los ecosistemas 411
11.1.3. Ingeniería ecológica y ecología de la restauración 418
11.1.4. Críticas y síntesis de los enfoques 418
11.2. Modelos conceptuales para el análisis de problemas ambientales 419
11.2.1. Indicadores ambientales 419
11.2.2. Modelos conceptuales 420
11.3. Los espacios protegidos como respuesta a problemas ambientales 424
11.3.1. Definición y objetivos 424
11.3.2. Categorías y figuras de protección 425
11.3.3. Las áreas protegidas en el medio marino 427
11.3.4. Redes de áreas protegidas: principios operativos 429

© Ediciones Pirámide

11.4. La conservación en el marco del cambio global 431
11.4.1. Cambio global y cambio climático 432
11.4.2. Componentes y gestión del cambio global 433
11.4.3. Límites planetarios ante el cambio global 435
11.5. Otras consideraciones sobre la sostenibilidad y lo sostenible 436
11.5.1. Desarrollo sostenible 436
11.5.2. Impacto humano y sostenibilidad ambiental 437
11.6. Ética y el principio de precaución 441
Referencias 442
Cuestiones-guía para el estudio 446

ANEXOS

Anexo 1. Modelos en Ecología 449

A1.1. La Ecología, el método científico y la capacidad de predicción 450
A1.2. Los modelos en Ecología 450
A1.3. Leyes, variables y parámetros 451
A1.4. Naturaleza de los modelos 452
A1.4.1. Modelos dinámicos 452
A1.4.2. Modelos de procesos 453
A1.4.3. Modelos clasificatorios 453
A1.4.4. Modelos basados en el individuo 453
A1.4.5. Modelos racionales y empíricos 454
A1.4.6. Modelos deterministas y estocásticos 454
A1.4.7. Modelos de compartimentos 456
A1.4.8. Modelos matriciales 457
A1.5. Realismo, precisión y generalidad 458
Referencias 459

Anexo 2. Modelo general de difusión-advección 461

A2.1. Difusión entre dos puntos del espacio (1.ª ley de Fick) 462
A2.2. Difusión a lo largo del espacio (2.ª ley de Fick) 465
A2.3. Advección en un espacio discretizado 468
A2.4. Modelo general y casos particulares 470

Anexo 3. Medida y unidades de la energía electromagnética 473

A3.1. Nivel energético 473
A3.2. Nivel cuántico 474
A3.3. Nivel de percepción luminosa 475

Anexo 4. Relaciones alométricas e importancia del tamaño individual ... 477

Referencias 479

Anexo 5. Dinámica de la población de *Homo sapiens* 481

A5.1. La explosión demográfica 482
A5.2. Crecimiento logístico de la población humana 484

© Ediciones Pirámide

A5.3. Sobrepoblación, capacidad de carga y limitación del crecimiento..... 484
A5.4. Papel de la tasa de fecundidad en la dinámica de la población humana.... 487
A5.5. La transición demográfica..... 488
Referencias 490

Índice de materias..... 491

Índice de prácticas con Stella® (Material complementario, «Modelando Ecosistemas», disponible en www.edicionespiramide.es/descargas/material complementario)

Introducción. Práctica n.º 1. Introducción a los modelos de simulación con Vensim®
Capítulo 2. Práctica n.º 2. Discriminación isotópica
Capítulo 3. Práctica n.º 3. Balance de radiación
Capítulo 4. Práctica n.º 4. Difusión y gradientes de oxígeno
Práctica n.º 5. Sistema carbónico-carbonato
Capítulo 5. Práctica n.º 6. Crecimiento y balance metabólico individual
Capítulo 6. Práctica n.º 7. Tablas de vida, matriz de Leslie y crecimiento exponencial
Práctica n.º 8. Crecimiento logístico y explotación de poblaciones
Práctica n.º 9. Distribución espacial de organismos
Capítulo 7. Práctica n.º 10. Competencia interespecífica y mutualismo
Práctica n.º 11. Interacción depredador-presa
Práctica n.º 12. Interacción hospedador-parásito
Capítulo 8. Práctica n.º 13. Metapoblaciones
Capítulo 9. Práctica n.º 14. Distribuciones de abundancia
Práctica n.º 15. Control de una red trófica
Capítulo 10. Práctica n.º 16. Sucesión ecológica

© Ediciones Pirámide

Prólogo a la cuarta edición y agradecimientos

Más de 15 años han transcurrido desde que Ediciones Pirámide publicó la primera edición del libro *Ecología*. En 2010, coincidiendo con el *Año Internacional de la Biodiversidad* y en una fecha clave en la implantación del «Plan Bolonia» en los estudios universitarios, vio la luz una segunda edición que constituyó, en opinión de muchos colegas, una obra prácticamente nueva debido a su profunda reorganización y ampliación de contenidos, incluyendo nuevos capítulos (como el dedicado al tema de conservación), nuevos temas y apartados (como los dedicados al estudio de las interacciones entre metapoblaciones o de los mecanismos de regulación de comunidades, al desarrollo de conceptos como la resiliencia de ecosistemas en el contexto del cambio global, etc.) y completando cada capítulo con sus propias referencias bibliográficas para facilitar al estudiante la ampliación y profundización en los temas tratados. Esa segunda edición amplió significativamente el número de «cuadros» insertos en el texto y dedicados a casos de estudio que cubren una buena parte de ecosistemas y problemas ecológicos. Sin querer ser un libro construido sobre ejemplos, los cuadros temáticos que acompañan al texto principal tocan temas concretos como la metapoblación del lince o la sucesión en las dunas móviles de Doñana, las bacterias fotosintéticas del lago Cisó y los tapices microbianos del delta del Ebro, la relación entre plantas y herbívoros en Sierra Nevada o el comensalismo entre plantas del subdesierto almeriense, las chimeneas de metano del mar Negro o las comunidades microbianas en las aguas ácidas del río Tinto, la regulación de la comunidad planctónica en la laguna de La Caldera en Sierra Nevada, la competencia entre especies de rotíferos en humedales valencianos, la sucesión en pastizales de la meseta central y otros. Adicionalmente, el énfasis en el empleo de modelos ecológicos se reforzó en la segunda edición con la inclusión en el libro de un CD con ejercicios de simulación de problemas relacionados con temas como el balance de radiación, la discriminación isotópica, la difusión y formación de gradientes químicos, el crecimiento de poblaciones, la competencia y otras interacciones entre especies, las metapoblaciones o la sucesión ecológica.

Durante estos últimos seis años, los autores hemos tenido la suerte de contar con sugerencias y comentarios de colegas en la docencia de esta disciplina. Muy importante en este sentido ha sido también el papel de alumnos que, a través del estudio y del planteamiento de dudas en las tutorías, nos han ayudado a mejorar diferentes aspectos de los contenidos de esta herramienta que es, para profesores y estudiantes, el libro *Ecología*. Ello nos ha permitido ir puliendo y mejorando contenidos en la tercera edición (2013) y en la cuarta edición que ahora ve la luz. Además, esta cuarta edición revisa la estructura y contenidos del capítulo 11 («Conservación en el Antropoceno»), actualiza datos en temas que sufren una continua revisión (como es el caso de la evaluación del balance global de carbono que realiza periódicamente el *Panel Internacional*

© Ediciones Pirámide

para el Cambio Climático) y adapta el uso de ciertos términos a las directrices de la Real Academia Española (por ejemplo, como resultado de la inclusión de la palabra «resiliencia» en la actual vigesimotercera edición de su Diccionario, publicada en 2014). Uno de los rasgos más relevantes de esta cuarta edición es el apoyo en software libre para el desarrollo de los ejercicios prácticos de simulación de modelos ecológicos, una demanda de todos los colectivos de usuarios que coincide con el planteamiento de los autores. De esta forma se sustituye el CD de la tercera edición y el programa comercial Stella® por el espacio web de la propia Editorial Pirámide y el programa Vensim®, de uso libre en el ámbito académico, con la ventaja adicional de que, tanto los temas tratados como los materiales publicados, se pueden ampliar, actualizar y mejorar continuamente, frente a la rigidez del soporte físico que representaba el CD antes incluido en el libro.

Nada de esto habría sido posible sin la colaboración de mis colegas José María Blanco Martín y Valeriano Rodríguez Martínez que, además de responsabilizarse de la elaboración de diferentes temas y apartados, han sido el principal banco de pruebas para el ensayo y mejora continua de los contenidos a través de la docencia de la asignatura de Ecología en el Grado en Biología de la Universidad de Málaga. En particular, José María Blanco ha sido responsable de las numerosas simulaciones realizadas con los modelos matemáticos presentados y que han servido de base tanto para gran parte de la información gráfica presentada en el texto como para la transición al software libre y la elaboración de los nuevos guiones prácticos ahora incluidos en la web de Ediciones Pirámide. Junto a ellos, debo añadir ahora un reconocimiento especial a Enrique Moreno Ostos («Quique»), colega del Departamento de Ecología de la UMA, usuario empedernido del libro y continuo proponente de comentarios y sugerencias para su mejora.

Son muchos los colegas que, desde la segunda edición, han contribuido, aplicando su experiencia en la enseñanza de esta disciplina u otras estrechamente relacionadas, o su actividad investigadora, a la revisión de determinados capítulos, contenido de cuadros, etc. Sin poder (ni querer) evitar que suene a tópico, debo dejar claro que los errores remanentes son responsabilidad exclusivamente mía. Conocedor de la dificultad de encontrar tiempo libre que dedicar a este tipo de tareas, me siento orgulloso de haber recibido una respuesta general que refleja un sentimiento de amistad y aprecio personal que va más allá del compromiso profesional. En cualquier caso, visto lo visto, ninguno de los revisores se ha andado con contemplaciones a la hora de corregir, sugerir y criticar lo leído. Quede constancia, pues, de mi agradecimiento a Pedro Aguilera Aguilera (U. de Almería), Rocío Alés Fernández (U. de Sevilla), José Aguilera Arjona (U. de Málaga), Ricardo Anadón Álvarez (U. de Oviedo), Joan Armengol Bachero (U. de Barcelona), Presentación Carrillo Lechuga (U. de Granada), José Jesús Casas Jiménez (U. de Almería), Hermelindo Castro Nogueira (U. de Almería), Luis Cruz Pizarro (U. de Granada), Francisco Díaz Pineda (U. Complutense de Madrid), Fidel Echevarría Navas (U. de Cádiz), José María Fernández Palacios (U. de La Laguna), Emilio Fernández Suárez (U. de Vigo), Carlos García Jiménez (U. de Cádiz), Francisco García Novo (U. de Sevilla), Carlos Granado Lorencio (U. de Sevilla), Francisco J. Guerrero Ruiz (U. de Jaén), Juan Lucena Rodríguez (U. de Málaga), Emilio Marañón Sainz (U. de Vigo), José Ángel Merino Ortega (U. Pablo de Olavide de Sevilla), Carlos Montes del Olmo (U. Autónoma de Madrid), Rafael Morales Baquero (U. de Granada), Enrique Moreno Ostos (U. de Málaga), Xavier Niell Castanera (U. de Málaga), José Ramón Obeso Suárez (U. de Oviedo), Carlos Pedrós Alió (ICM-CSIC, Barcelona), Ángel Pérez Ruzafa (U. de Murcia), Xavier Quintana Pou (U. de Girona), Pedro Rey Zamora (U. de Jaén), Sergi Sabater Cortés (U. de Girona), Manuel Serra Galindo (U. de Valencia), Jaume Terradas Serra (U. Autónoma de Barcelona), Manuel Villar Argaiz y Regino Zamora Rodríguez (ambos de la U. de Granada).

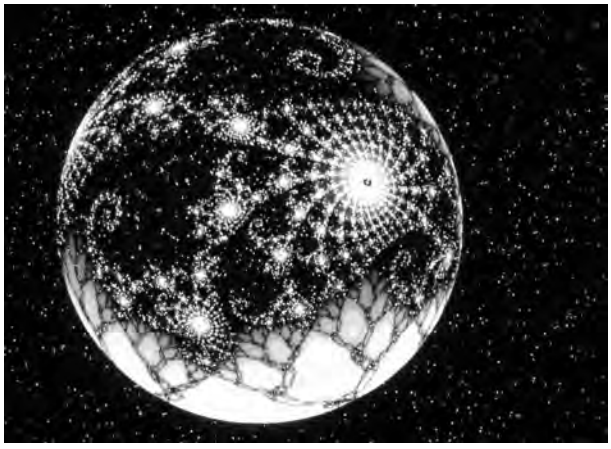
Finalmente, quiero expresar mi reconocimiento a Inmaculada Jorge, directora editorial de Ediciones Pirámide, por su interés, confianza y orientación a lo largo de todo el proceso.

Málaga, mayo de 2016.

JAIME RODRÍGUEZ

© Ediciones Pirámide

1 Introducción. Ecología: del organismo al ecosistema



En la presentación de cualquier disciplina científica es natural comenzar preguntándose cuál es el objeto de estudio que la identifica y diferencia de las demás, a partir del cual puede proponerse una definición precisa para la disciplina en cuestión, la ecología en nuestro caso. Sin embargo, en un mundo de creciente especialización, tratar de definir los contenidos de una disciplina como la ecología se convierte en tarea más difícil de lo que pudiera pensarse en un principio, y no sólo por razones intrínsecas o ligadas al origen, desarrollo y evolución de la ecología como ciencia, sino por las connotaciones externas adscritas a este término en una sociedad progresivamente involucrada en todo lo que se refiere al medio natural que nos rodea y del que formamos parte, eso que llamamos «medio ambiente». De hecho, el término «ecología» ha alcanzado tal grado de difusión en nuestra sociedad, que hay que hacer un gran esfuerzo de clarificación para discernir su significado científico de todo aquello que es sociología, ética, economía o, simplemente, política. En este capítulo nos vamos a centrar en el análisis de los diferentes niveles de organización que pueden ser objeto de estudio de la ciencia ecológica. Obviamente, se prestará especial atención al ecosistema, entidad que, como veremos, puede hundir sus raíces en los campos de la biología evolutiva y de la termodinámica. Los ecosistemas muestran patrones de organización vertical comunes, determinados por gradientes físicos primarios, como la radiación solar, o secundarios, como el gradiente redox resultante de la segregación vertical de procesos metabólicos relacionados con la síntesis y mineralización de materia orgánica. El problema de la imposición de límites operativos a los ecosistemas, la variabilidad de escalas a las que se manifiestan y la relevancia del acoplamiento entre sistemas autotróficos y heterotróficos son aspectos que completarán esta introducción conceptual a la ciencia ecológica.

© Ediciones Pirámide

1.1. UN EJERCICIO DE APROXIMACIÓN INTUITIVA

Si al comienzo del curso de ecología se pregunta a los alumnos cuál es para ellos el contenido del término «ecología», las respuestas más frecuentes no difieren mucho de la originalmente atribuida a Ernst Haeckel (1834-1919), como acuñador del término allá por la segunda mitad del siglo XIX: el alumno intuye que el programa de ecología que ha de cursar tratará del estudio de *las interacciones entre los organismos y su medio ambiente,* y ciertamente no anda descaminado. La respuesta de nuestros alumnos es el resultado lógico de la mentalidad mayoritariamente *naturalista* con la que llegan al curso de ecología, actitud que, ciertamente, está en las raíces del pensamiento ecológico.

La insistencia ante los alumnos para que identifiquen, de acuerdo con su aproximación intuitiva, algo que pueda ser considerado como *objeto particular de estudio* de la ecología (de la misma forma que identifican a la célula como objeto de estudio de la citología) hace aparecer, más bien pronto que tarde, el término *ecosistema* con un contenido muy parecido al propuesto por el botánico Arthur Tansley (1871-1955) cuando acuñó el término y lo definió como *«unidad de organización que comprende el conjunto total de seres vivos presentes en una determinada área, junto con los factores ambientales físico-químicos»*. Si se les pide la exposición de algún ejemplo de eso que llaman *ecosistema,* se suele poner de manifiesto entre el alumnado una postura de carácter antropocéntrico, estético o paisajístico a la que tampoco es ajena la difusión masiva de información de carácter ambiental y su extensiva difusión social: el bosque tropical, el arrecife de coral, el océano, etc., son propuestas que ya sirven para hacer notar al alumno que unas contienen a otras, lo que, más adelante, nos llevará hacia la noción de escala y organización jerárquica de los ecosistemas. Para la ilustración de esta actitud estético-paisajística, se puede dar un paso más en nuestro ejercicio de aproximación intuitiva a la ecología, paso que consiste en pedir al alumno su opinión en relación con el papel que asigna a los microbios o a la *microbiología* en el estudio de las interacciones que tienen lugar en el denominado ecosistema: veremos entonces que, frecuentemente, los alumnos confieren a esta disciplina un valor menor en comparación con el papel asignado a la zoología o a la botánica, lo que pone de manifiesto el protagonismo adjudicado desde el principio a todo aquello que se base en la *especie* como entidad de referencia. Y es que, ciertamente, la percepción de la idea de *especie* encuentra un acomodo mejor en las aproximaciones mayoritariamente estructurales de la zoología y la botánica que en las aproximaciones principalmente fisiológicas o metabólicas de la microbiología.

Es el momento entonces de hacer notar al alumno que los primeros ecosistemas tuvieron que funcionar sobre la base de organismos *procariotas* (figura 1.1) y que la biosfera funcionó de esta guisa durante unos 2 Ga ($2\ 10^9$ años) hasta la aparición de la célula eucariota hace entre 1,7-1,9 Ga. Es oportuno adelantar que los ecosistemas no aparecen cuando la evolución biológica pone en escena especies animales y vegetales suficientemente aparentes como para encuadrarlas en un paisaje de interacción visualmente perceptible, sino que fue el reciclado de materiales entre organismos procariotas lo que permitió que, una vez aparecida la vida, ésta pudiera mantenerse en forma de una biosfera primitiva que posteriormente ha evolucionado hasta el estado que actualmente conocemos. Es el momento de puntualizar que, en definitiva, la *ecología* maneja conceptos e ideas que van más allá de la historia natural, y que frecuentemente es necesario prescindir de la idea de *especie,* sin desmerecer su papel central en el funcionamiento de los ecosistemas, para inventar otras categorías o elementos de estudio e interacción, quizá simplemente obligados por el tipo de problema científico o parcela de la biosfera cuya estructura y funcionamiento pretendemos conocer.

1.2. NIVELES DE ORGANIZACIÓN, JERARQUÍAS Y OBJETOS DE ESTUDIO

Una posible vía para identificar los contenidos y objetos de estudio de la ecología, como ciencia que finalmente adquiere una identidad propia,

© Ediciones Pirámide

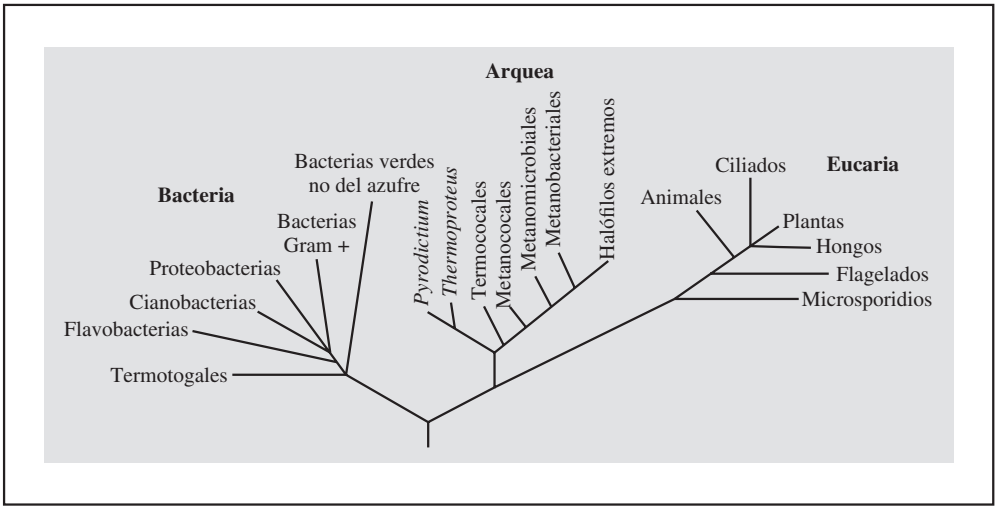


Figura 1.1.—Árbol filogenético de la vida que muestra la evolución de los dominios Bacteria, Arquea y Eucaria. Redibujado de [1].

pasa por el análisis de sus raíces históricas. El realizado por Ramón Margalef (1919-2004) [2], de lectura obligada para el alumno que comienza su andadura en esta asignatura, identifica el origen de la ciencia ecológica en la fusión (digamos ya *interacción,* como palabra clave en ecología) entre disciplinas como la geografía del paisaje, fisiología, etología y demografía, junto con cuestiones prácticas planteadas en las actividades de agricultura, ganadería, pesquerías, etc. Cualquiera de las revisiones históricas existentes (por ejemplo, [3, 4]) pone de manifiesto la diversidad de puntos de partida desde los cuales se acaba confluyendo en lo que llamamos ecología. Consecuentemente, la pregunta *«¿Existe un único nivel de organización que pueda considerarse el objeto de estudio de la ecología?»* tiene una clara respuesta: *«No»*. Como vamos a ver en las páginas siguientes y a lo largo de los capítulos de este libro, el ecólogo puede centrar un particular problema de estudio en cualquiera de las escalas de organización que comienzan en el *organismo* y ascienden hasta el nivel de la *biosfera* (figura 1.2). De hecho, en alguno de los numerosos análisis existentes sobre este problema se identifica al ecólogo, no sin una buena carga de acritud, como

> «... un librepensador titulado... que vaga con libertad por las áreas que son propiedad legítima de botánicos, zoólogos, taxónomos, fisiólogos, geólogos, meteorólogos, físicos, químicos e incluso en las de los sociólogos, tomando lo que le interesa de esas disciplinas y otras ya establecidas» [5].

... Lo que, ciertamente, puede tomarse como un halago al carácter *transdisciplinar* que, ya se intuye, caracteriza a la ecología o, al menos, a algunas ramas de la ecología.

1.2.1. Organismos, poblaciones y comunidades

Para muchos ecólogos, las entidades objeto de estudio de la ecología deben limitarse a aquellas cuyo comportamiento pueda explicarse directamente como resultado de las propiedades de los organismos y sus respuestas interactivas entre ellos mismos y con el medio físico. Es por ello relativamente frecuente encontrar en los textos de ecología una amplia sección dedicada a la enorme diversidad y frecuente espectacularidad de las adaptaciones de las especies al medio físico, sobre todo cuando

© Ediciones Pirámide

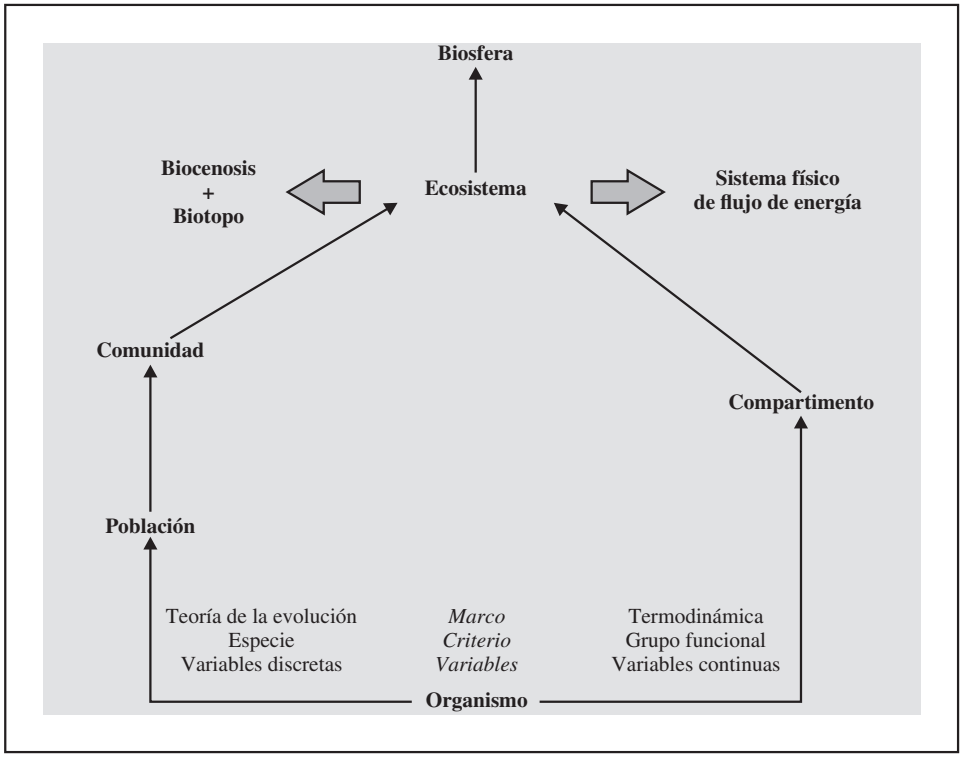


Figura 1.2.—Estructura jerárquica de objetos o niveles de estudio en ecología. Las dos ramas representan o se aproximan a lo que denominamos ecología evolutiva (izquierda) y ecología termodinámica (derecha).

las condiciones ambientales pueden calificarse de extremas. *Autoecología*, *fisiología ambiental, ecofisiología,* etc., son términos que suelen hacer referencia al estudio de las relaciones «organismos-ambiente», consideradas por un amplio sector de ecólogos como los pilares del conocimiento de cualquier otra entidad jerárquica superior.

La pretensión usual del investigador que estudia las respuestas fisiológicas individuales ante factores ambientales es poder generalizar sus observaciones al conjunto de la *población* de esa especie en particular, nivel jerárquicamente superior (sigamos la rama izquierda de la figura 1.2) constituido por un conjunto de organismos que funcionan, evolutiva y ecológicamente, como una unidad [6]. La pertenencia de los individuos a una misma especie es el criterio más frecuentemente utilizado para identificar una población, con la consecuente propiedad de cruce reproductivo potencial entre sus miembros. Una población puede tener carácter local, cuando representa la fracción de una especie ligada a un espacio o territorio determinado y podemos hablar con propiedad de una *ecología de poblaciones,* cuyo objeto de estudio es compartido con otras disciplinas. La *demografía,* por ejemplo, entiende del estudio de la estructura de una población sobre la base de propiedades como la supervivencia, mortalidad o fecundidad asociadas a la edad de los individuos, lo que permite abordar el análisis del comportamiento dinámico de la población, apoyado generalmente en el uso de modelos matemáticos. Los procesos de competencia por los recursos disponibles entre los individuos de una misma población, los patrones de distribución en el espacio, así como de los procesos de dispersión, inmigración y emigración entre subpoblaciones (como procesos

© Ediciones Pirámide

adicionales a los nacimientos y las muertes), son aspectos que dan contenido ecológico al estudio de las poblaciones.

En cualquier caso, la *ecología de poblaciones* suele partir de la siguiente simplificación: *todos los individuos que componen una población son genéticamente idénticos,* haciéndose depender las propiedades demográficas (tasa de fecundidad, probabilidad de supervivencia o mortalidad, etc.) simplemente de la edad. Esta simplificación puede ser usada como criterio diferenciador en relación con la *genética de poblaciones* [6], disciplina que parte del reconocimiento de la variabilidad genética existente entre los individuos que componen cualquier población. La estructura genética de las poblaciones puede, además, cambiar muy rápidamente en el espacio y en el tiempo, variando también la expresión de los genotipos bajo diferentes condiciones ambientales. Como podemos intuir, estamos entrando claramente en terrenos de la denominada *biología evolutiva,* ya que la variación genética es necesaria para la evolución y el proceso evolutivo tiene lugar bajo condiciones ambientales también caracterizadas por patrones de variación espacial y temporal. Las relaciones entre ecología y evolución se detallan algo más en el cuadro 1.1, del cual se deriva la

CUADRO 1.1

La ecología y el programa adaptacionista

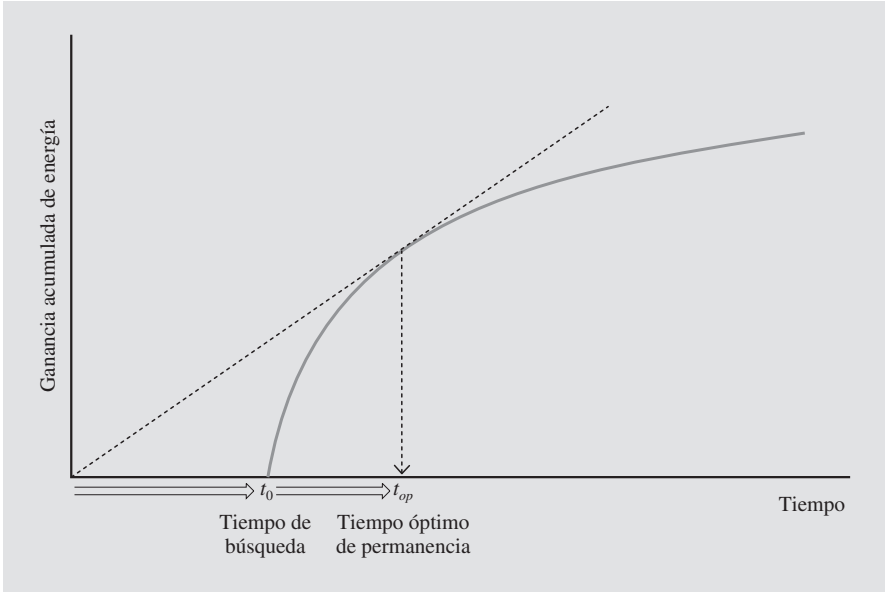
La *adaptación* es el resultado de la acción de la selección natural sobre la variabilidad genética de las poblaciones y se identifica en el conjunto de rasgos que permiten a un organismo funcionar particularmente bien bajo determinadas condiciones ambientales. El denominado *programa adaptacionista* se basa en la hipótesis neodarwinista que identifica el éxito de un particular rasgo fenotípico individual con la maximización de la contribución del portador al acervo genético de la siguiente generación o, dicho de manera más sintética, maximización de la eficacia *(«fitness»)* biológica individual [6, 7, 8]. Esto implica encontrar el balance óptimo entre componentes demográficos de la eficacia individual que deben ser aumentados (por ejemplo, supervivencia, fecundidad) o disminuidos (por ejemplo, tiempo de generación) por lo que el problema se incluye entre los *modelos de optimización,* de uso frecuente en otras disciplinas como la economía. La medida de la eficacia, en este caso, se describe como la contribución individual a la tasa de expansión del gen afectado en la población.

La conexión entre teoría de la evolución y ecología se manifiesta en el hecho de que la variabilidad genética poblacional, sobre la que actúa la selección natural, tiene lugar en un marco ecológico definido por la limitación en la disponibilidad de energía para cubrir las necesidades del individuo (crecimiento, reproducción, defensa, etc.). Los organismos deben «elegir» (perdónense las connotaciones lamarckistas) entre estrategias que canalizan la energía adquirida preferentemente hacia el esfuerzo reproductivo o hacia el crecimiento y la capacidad competitiva. Esta estrategia de reparto o distribución de energía da nombre a la teoría general subyacente *(«allocation theory»)*. *Optimización* en la distribución de la energía adquirida y *maximización* de la eficacia individual se convierten así en la base argumental de la adaptación y selección del individuo idóneo en el programa adaptacionista.

Un ejemplo de aplicación del programa adaptacionista con implicaciones ecológicas es el referido a la teoría de optimización del proceso de búsqueda y adquisición de alimento *(«optimal foraging theory»)* que, en el medio natural, está distribuido heterogéneamente en manchas o parcelas con diferente contenido energético. En este ejemplo (véase figura inferior) la propiedad a maximizar, como expresión de la eficacia biológica individual, es la ganancia neta de energía, para lo cual debe optimizarse el tiempo invertido en el interior de una determinada parcela de recurso, abandonándola en busca de una nueva cuando la tasa neta de ganancia deja de aumentar (punto de inflexión de la curva). Modelos de este tipo sirven para justificar el reconocimiento de ramas de la Ecología que ponen el énfasis en los aspectos fisiológicos o etológicos (*Ecología fisiológica* y *Ecología del comportamiento*) siempre tomando como base el individuo, y la población, como objeto de estudio.

© Ediciones Pirámide

CUADRO 1.1 *(continuación)*



Aunque el programa adaptacionista tiene atractivo para el entorno ecológico por las relaciones antes apuntadas, no está exento de fuertes críticas desde la propia genética de poblaciones y teoría de la evolución. Una buena idea acerca de la polémica existente puede adquirirse a través de la lectura de las críticas emitidas por Stephen Gould y Richard Lewontin [9] o la mesurada defensa del programa realizada por Ernst Mayr [10].

identificación de otras ramas ecológicas centradas en la consideración del organismo-especie y la población como objetos de estudio.

Siguiendo la línea jerárquica que representa la rama izquierda de la figura 1.2, es inmediato admitir que los individuos de una población no sólo interaccionan entre ellos, sino también con los pertenecientes a otras especies. La competencia entre individuos de diferentes especies por los recursos disponibles, la colonización de hábitats y los procesos de extinción, sea por razones demográficas o ambientales, son argumentos manejados para explicar la organización de la naturaleza tal como la percibimos actualmente. Las relaciones entre depredadores y presas, entre hospedadores y parásitos, o entre simbiontes, no son menos relevantes a la hora de explicar, no sólo la dinámica de las poblaciones implicadas en procesos de interacción, sino el por qué las *comunidades,* entidades resultantes de la coexistencia de poblaciones de diferentes especies en un determinado marco físico o territorio, tienen la estructura y el comportamiento dinámico que podemos observar. La estructura de una comunidad se refleja en propiedades relacionadas con su riqueza o diversidad específica, con la forma en que se distribuye la abundancia relativa de las diferentes especies, con la red de interacciones tróficas entre las especies que la componen y, finalmente, con la estabilidad del conjunto frente a diferentes tipos de perturbación o cambio ambiental. Todo ello da sentido, en definitiva, a lo que podemos identificar como una *ecología de comunidades*.

© Ediciones Pirámide

Llegados a este punto de nuestra ascensión jerárquica, no debe resultar extraño que algunos textos de ecología la definan como ciencia dirigida al *estudio de los procesos que determinan la abundancia y distribución de los organismos* o limiten básicamente sus objetos de estudio a estos tres niveles jerárquicos: individuos, poblaciones y comunidades [11, 12]. En esta línea, un reconocido texto americano de ecología [13] identifica tres atributos básicos para la ecología: i) *el soporte sólido que aporta la historia natural,* condicionando las posibles generalizaciones ecológicas al profundo conocimiento de los organismos y sus hábitats; ii) *el reconocimiento del organismo como la unidad fundamental en ecología,* por lo que la estructura y dinámica de los niveles superiores no serían más que la expresión de las actividades de los organismos componentes, y iii) la *posición central que ocupa la teoría de la evolución en ecología,* o lo que es lo mismo, las propiedades de los sistemas ecológicos expresarían o serían el resultado de las adaptaciones evolutivas de sus especies componentes. Podemos entender ahora por qué el conjunto de la rama izquierda de la figura 1.2 puede ser englobado bajo la calificación genérica de *Ecología evolutiva*.

1.2.2. El ecosistema como objeto de estudio

El contexto de la ecología evolutiva

A la vista de los párrafos anteriores deberíamos preguntarnos: ¿qué consideración merece el *ecosistema,* como objeto de estudio, bajo este enfoque evolutivo? Asumiendo el predominio conceptual del componente biológico y admitiendo que los organismos, poblaciones y comunidades mantienen una interacción con el medio físico, en la ecología evolutiva parece que todo puede explicarse «de abajo hacia arriba»: si conocemos suficientemente bien las propiedades de los componentes básicos (organismos pertenecientes a determinadas especies) podremos explicar el funcionamiento del ente formado por la *biocenosis* (conjunto biológico) y el *biotopo* (medio físico), ente al que puede darse el nombre de *ecosistema* pero cuyo conocimiento estructural y funcional derivaría de la identificación de niveles inferiores como objetos de estudio (figura 1.3).

El párrafo anterior sintetiza la aproximación mayoritariamente *reduccionista* que caracteriza a esta gran rama de la ecología que es la ecología evolutiva, cuyos objetos de estudio tienen como criterio básico identificador a la *especie* y como marco de referencia *la teoría de la evolución* (figura 1.2). Por *reduccionismo* entendemos el convencimiento de que las propiedades de entidades de jerarquía u organización superior (población, comunidad, ecosistema) pueden explicarse a partir del conocimiento de las propiedades de los elementos constituyentes. *El todo no es más que la suma de las partes,* suele decirse de forma más abstracta. En todo caso, la asociación entre «ecología evolutiva» y «enfoque reduccionista» no debe considerarse en un sentido estricto; por adelantar un ejemplo, la conceptualización de una *comunidad* como una *matriz matemática de coeficientes de interacción* permite el análisis de propiedades intrínsecas a a dicho nivel de organización, lo cual alejaría esta aproximación científica del enfoque reduccionista.

Lo que parece claro, en cualquier caso, es que, en el contexto intelectual de la ecología evolutiva, el *ecosistema* suele tomar la forma de una entidad más bien conceptual que real. Si conocemos las propiedades a nivel de los individuos que componen las diferentes poblaciones de una comunidad en un determinado ambiente físico, podremos explicar la estructura y funcionamiento del conjunto. El que a éste se le denomine «ecosistema» parece solamente una forma de hablar, de organizar ideas. Es el *ecosistema como concepto* [14], como herramienta intelectual o pedagógica, como entidad jerárquica carente de propiedades inherentes a su nivel de organización. La definición de ecosistema como la suma de biocenosis más biotopo suele llevar implícita esta visión predominantemente naturalista o biocéntrica que se extiende a las definiciones propuestas para la ciencia ecológica en este ámbito de pensamiento. Citemos, a modo de ejemplo, la definición propuesta por Charles J. Krebs [11]: La ecología es el *«estudio científico de las interacciones que determinan la distribución y abundancia de los organismos»*.

© Ediciones Pirámide

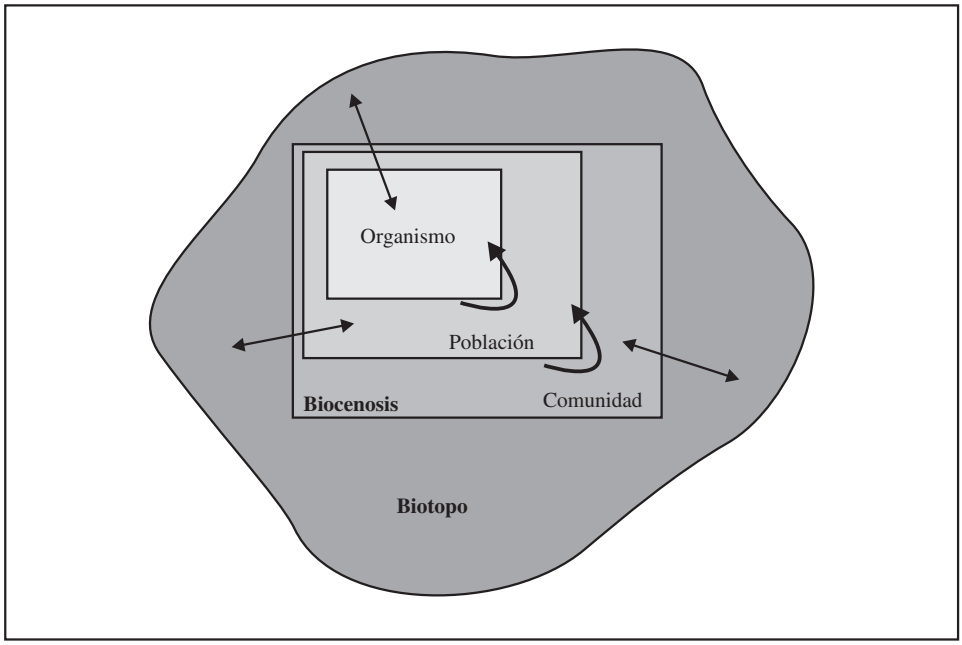


Figura 1.3.—Esquema del concepto de ecosistema bajo la perspectiva de la ecología evolutiva.

El ecosistema como sistema físico

Ya en la propuesta inicial de Tansley aparecen unas palabras que pueden ser consideradas clave: el ecosistema se propone como una *«unidad de organización»,* y el medio natural se entiende como un conjunto de unidades básicas donde se establece un sistema de interrelaciones —inseparables— de carácter físico y biológico [15]. De hecho, es al llegar al nivel jerárquico del ecosistema (figura 1.2) cuando afloran más claramente las diferencias entre la aproximación reduccionista y la *holista,* y la pregunta que debemos formularnos es: ¿tiene el ecosistema, como unión interactiva de las comunidades de organismos con el medio físico, propiedades que no puedan explicarse a partir del conocimiento extremadamente preciso de las propiedades individuales? O, lo que es lo mismo, ¿posee el ecosistema propiedades derivadas o *emergentes,* propias del nivel de organización jerárquica que lo identifican como tal entidad o unidad de organización? ¿Podemos imaginar propiedades que tiendan a un valor máximo u óptimo en relación, por ejemplo, con la complejidad y estabilidad del ecosistema como tal? Casi sin darnos cuenta, cuando hablamos de esta forma empezamos a pensar en el ecosistema como una entidad que se manifiesta a muy diferentes escalas (independientemente de que le adjudiquemos o no unos límites físicos o territoriales), con propiedades intrínsecas que no pueden deducirse de los elementos, bióticos y abióticos, que lo conforman. *El todo es más que la suma de las partes,* reza de forma abstracta en el *abc* del *holismo* como forma de pensamiento.

La frecuente (y fácil) deformación de la aproximación holista en relación con la descripción de la naturaleza suele ser fuente de ácidas críticas provenientes del campo de la ecología evolutiva, desde donde toda aproximación integradora o macroscópica es frecuentemente calificada como de carácter *supraorganísmico,* haciéndolas equivalentes a las propuestas que Frederic Clements (1874-1945) hizo en sus estudios pioneros de la sucesión en comunidades vegetales (tema que trataremos en el capítulo 10). Sin embargo, visiones supraorganísmicas aparte, es

© Ediciones Pirámide

lícito (y a veces necesario) pensar, ante la elevada complejidad de cualquier pieza de la biosfera, que la comprensión de su estructura y funcionamiento es inalcanzable a partir del conocimiento, nunca suficientemente preciso, de los elementos biológicos y físicos que la componen y de las múltiples interacciones que pueden establecerse entre todos ellos. Podemos empezar a entender, entonces, que haya ecólogos que, una vez identificado el *ecosistema* como el objeto o nivel de organización merecedor de estudio, renuncien a hacerlo «de abajo hacia arriba», a través de un proceso analítico, reduccionista y acumulativo, y opten por una aproximación de carácter macroscópico, sintético o integrador.

La elección de este segundo camino suele implicar otras decisiones encadenadas. Por ejemplo, y en primer lugar, se hace necesario reducir la complejidad de la pieza de estudio a aquellos elementos y procesos que, *a priori,* puedan considerarse fundamentales. La definición de esos nuevos elementos, en su componente biótica, requiere frecuentemente la sustitución del individuo y la especie (elemento y criterio básico de interacción en la ecología evolutiva) por alguna nueva entidad, resultante de la agregación de los organismos en compartimentos mediante algún criterio de homogeneidad (figura 1.2). Durante muchos años, por ejemplo, se ha hecho un enorme esfuerzo en la búsqueda de patrones generales en el funcionamiento de ecosistemas mediante la simplificación de todo el componente biótico en compartimentos denominados *niveles tróficos* (autótrofos, herbívoros, carnívoros, detritívoros, etc.) definidos por el comportamiento trófico de los organismos incluidos en ellos. La cuantificación del contenido de cualquiera de estos compartimentos se vería entonces facilitada si, en vez de utilizar variables discretas (como es la densidad o abundancia numérica de individuos), nos inventamos variables continuas o agregadas como la biomasa, medible, por ejemplo, en forma de materia orgánica del compartimento en cuestión (figura 1.2). «Modelos», «compartimentos», «reducción de complejidad», «variables agregadas»..., todo lleva a la identificación de la *energía* como argumento base para el estudio de la estructura y función de los ecosistemas, ya sí percibidos como piezas de un conjunto total que es la biosfera. Es en este contexto en el que Eugene y Howard Odum [16, 17] califican a los ecosistemas como *unidades funcionales caracterizadas por el intercambio de materia y el flujo de energía*. Se desarrolla así una línea, o más bien un estilo de pensamiento, que podemos denominar como *ecología termodinámica,* en la que las leyes de esta rama de la física parecen robar el protagonismo a la teoría de la evolución, y el ecosistema aparece como un sistema físico abierto al flujo de energía e intercambio de materia con el exterior (figura 1.4). En este contexto, los Odum definen la ecología como el *estudio de la estructura y función de la naturaleza*. Margalef [2] propone una definición sencilla y directa: *ecología es la biología de los ecosistemas*.

El epígrafe de este apartado califica a los ecosistemas como *sistemas*. En su concepción puramente física, los ecosistemas (como los organismos vivos) son sistemas *abiertos,* en el sentido de que intercambian materia y energía con el medio externo (figura 1.4), razón por la cual es frecuente identificar a la ecología termodinámica como *ecología de sistemas* [17]. La simulación del comportamiento de ecosistemas compuestos por compartimentos conectados por flujos, favorecida por el desarrollo del poder y velocidad de cálculo en las computadoras modernas, ha experimentado un fuerte desarrollo en lo que podríamos llamar la versión *cibernética* de la ecología de sistemas. Sus fundamentos hay que buscarlos en la *Teoría general de sistemas* de Ludwig von Bertalanffy (1901-1972) [18]. En su aplicación a la realidad, esta aproximación cibernética genera descripciones en las que el ecosistema puede acabar pareciéndose a un circuito eléctrico y alcanzar niveles muy elevados de complejidad y, aunque la consideración del sistema en su totalidad suele implicar la calificación de enfoque holista, hay analistas del pensamiento ecológico que no dudan en calificar esta aproximación cibernético-mecanicista de *hiperreduccionista* (figura 1.5).

Es el momento de admitir que el análisis de carácter conceptual, epistemológico, filosófico o como quiera ser calificado, de una ciencia, y de la ecología en particular [19-21], encuentra su espacio más oportuno cuando, al menos, ya se ha realizado un curso de ecología. No obstante, la presentación

© Ediciones Pirámide

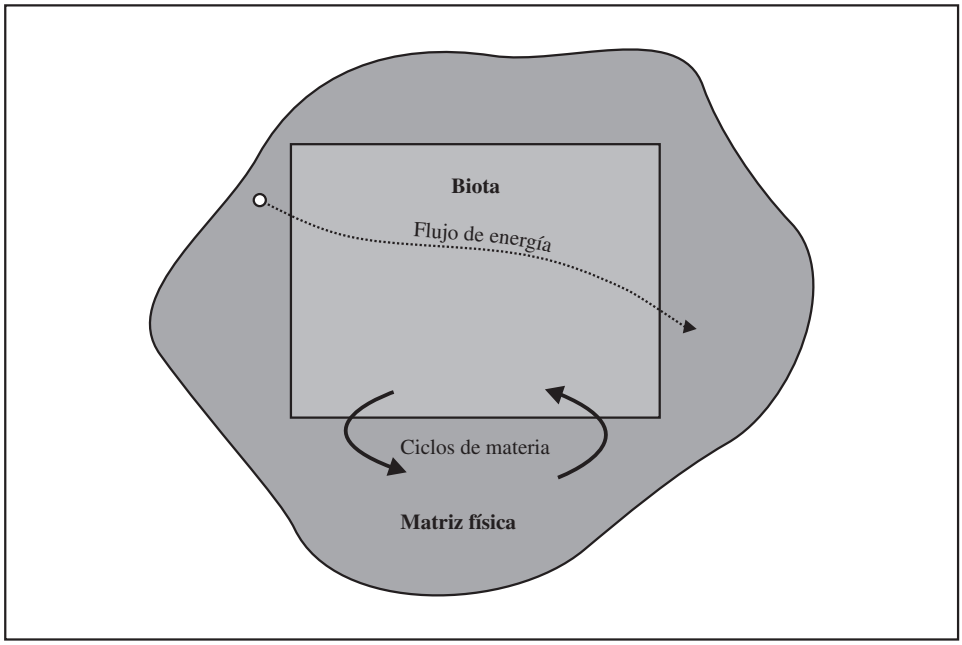


Figura 1.4.—Esquema del concepto de ecosistema bajo la perspectiva de la ecología termodinámica.

de este panorama dialéctico puede servir al alumno principiante como medio para iniciar el curso con una predisposición más crítica y analítica que la que plantea el simple objetivo de cumplir con un programa de contenidos y adquirir una determinada cantidad de conocimientos. La presentación de cada tema permitirá, a lo largo del curso, retomar el hilo de esta introducción e ir afinando y perfilando criterios.

El «factor ecosistema»

En cualquier caso, no debemos avanzar más sin hacer notar nuestro intencionado maniqueísmo en esta introducción conceptual: estamos dibujando un panorama bipolar, en términos de clave dicotómica, que frecuentemente escapa al interés del ecólogo que investiga un problema concreto. De hecho, a lo largo del libro intentaremos ir desmontando esta imagen dicotómica de la ecología y serán numerosos los ejemplos de problemas y enfoques que trascienden cualquier postura de carácter antagónico o bipolar.

Aceptemos, por el momento, esta imagen como si, al iniciarnos en la investigación ecológica, realmente tuviéramos la necesidad de tomar posición y decisiones en relación con el protagonismo de la termodinámica o de la teoría de la evolución o, dicho de otra forma, elegir entre las vías alternativas de la ecología termodinámica/sistémica o la ecología evolutiva. Asumamos que, por razones que se nos escapan, nuestro primer director o tutor nos enfrenta a un problema relacionado, por ejemplo, con el ambiente intermareal, esa franja del litoral marino que queda al descubierto de forma periódica varias veces al día. En primer lugar, es fácil intuir que se trata de un ambiente duro, severo, con incidencia de factores físicos bien definidos, donde los organismos acuáticos tienen que estar preparados para soportar varias horas de desecación y fuertes cambios de temperatura. Lógicamente es un ambiente relativamente pobre en especies, lo cual ya es un elemento de simplicidad a la hora de su estudio. En segundo lugar, el sistema intermareal se estructura básicamente en un plano (es un sistema bidimen-

© Ediciones Pirámide

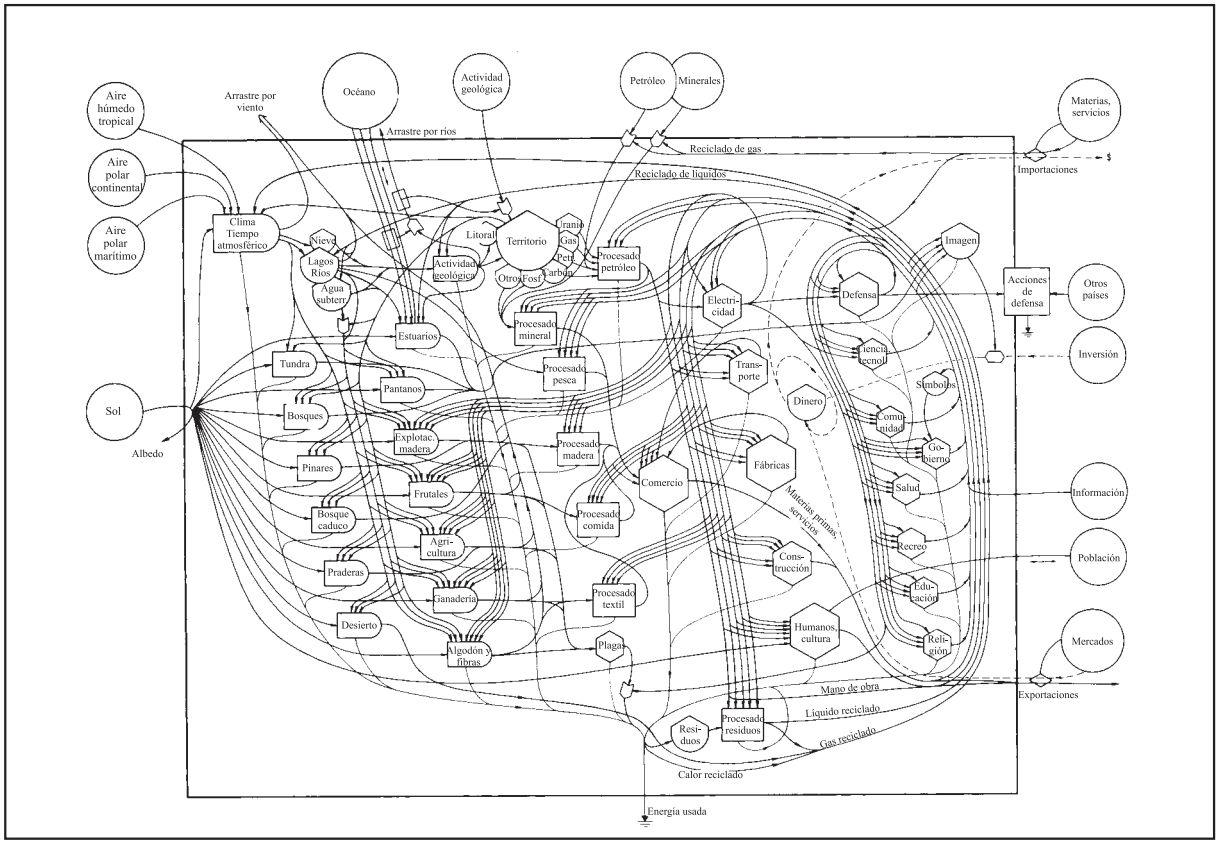


Figura 1.5.—Diagrama de Odum correspondiente a una nación como sistema cibernético (redibujada de [17]).

sional) en el que los organismos están ligados a la superficie que representa el sustrato y la dinámica de la masa de agua actuaría principalmente como mecanismo de transporte y dispersión, o como fuente de energía auxiliar para ciertos procesos fisiológicos. En la mayoría de estos sistemas el espacio es un factor (también podemos llamarlo *recurso*) de carácter limitante, en el sentido de que las especies tienen que competir entre sí para poder instalarse y, por otra parte, la limitación espacial facilita de alguna manera los encuentros entre depredadores y presas. Para colmo de felicidad, es posible manipular experimentalmente el sistema; es decir, podemos coger individuos de este nivel y colocarlos en aquel otro, o podemos raspar un par de metros cuadrados de roca y estudiar el proceso de recolonización; o podemos eliminar o introducir depredadores en una parcela experimental y observar los cambios que se producen en la comunidad de residentes... Todo, en definitiva, facilita el planteamiento de hipótesis y la posibilidad de obtener evidencias en relación con las adaptaciones individuales, la dinámica de poblaciones y las interacciones entre especies. El resultado previsible es que, a partir de ese momento, el ecólogo en ciernes se adscriba de forma natural a la escuela de los evolutivos y le resulte difícil entender (si es que llega a interesarle —y esto es lo únicamente negativo en su formación como ecólogo—) que puedan resolverse problemas ecológicos fuera de este marco teórico.

© Ediciones Pirámide

Coloquemos ahora a nuestro protagonista a bordo de un buque oceanográfico en medio del océano, enfrentado a la necesidad de hacerse una —aunque sea ligera— idea de cómo funciona el ecosistema pelágico (o sea, el que constituye la masa de agua debajo del barco y los organismos que la ocupan), sistema del que sólo ve la superficie de algo que en realidad es un espacio tridimensional, y en el que —ya está advertido— la mayor parte de la comunidad biológica está constituida por organismos microscópicos pertenecientes a una enorme diversidad de especies que estamos lejos de poder identificar y cuantificar con rigurosidad. En definitiva, muchas especies en un espacio tridimensional donde las interacciones competitivas y los contactos entre depredadores y presas no son fácilmente observables y donde, para colmo de males, la manipulación experimental no es posible salvo costosísimos esfuerzos de carácter generalmente puntual. Podremos comprender entonces la enorme tentación de buscar aproximaciones diferentes, fundamentalmente simplificadoras de la complejidad inherente al ecosistema objeto de estudio. Hay que agregar cosas, definir cajas, sacrificar detalle al que (vana ilusión, frecuentemente) ya habrá tiempo de dedicarle la necesaria atención, seleccionar procesos clave o, simplemente, fáciles de medir... En fin, hay que tomar decisiones a partir del reconocimiento de que, para avanzar en la comprensión del ecosistema y de sus propiedades, más vale una imagen global simplificada que la suma (utópica) de muchas imágenes parciales y muy detalladas. Aquí podría ser de aplicación aquello de que, a veces, los árboles no dejan ver el bosque, y frecuentemente el ecólogo enfrentado al sistema oceánico quiere ver, o sólo puede ver, el bosque. La figura 1.6 trata de ilustrar algunos de los ejes más

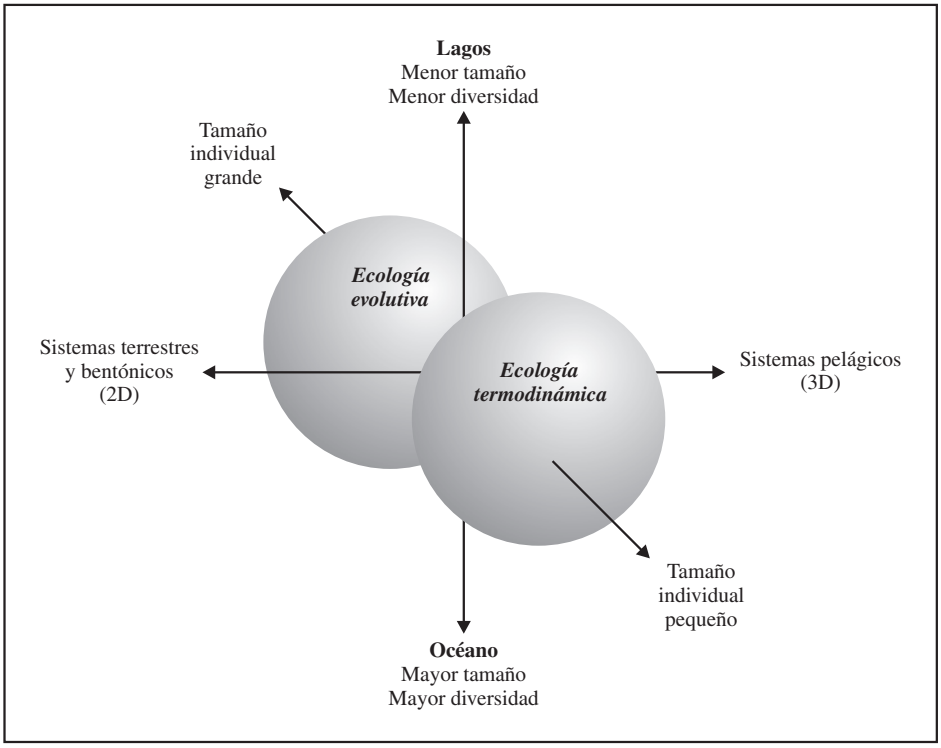


Figura 1.6.—Esquema conceptual de los dominios de la ecología evolutiva y termodinámica. 2D se refiere a sistemas bidimensionales ligados a un sustrato o superficie. 3D se refiere a sistemas tridimensionales ligados a masas de agua. Redibujada de [22].

© Ediciones Pirámide

relevantes a la hora de condicionar la tendencia hacia una aproximación de carácter evolutivo o termodinámico/sistémico pero, en cualquier caso, no olvidemos que estamos haciendo un ejercicio de posiciones extremas y contrastes que vamos a ir difuminando o eliminando a lo largo del libro.

Proyección geográfica del ecosistema: bioma y paisaje

Desde hace mucho tiempo, el estudio de la distribución de comunidades vegetales ha identificado la existencia de cinturones de vegetación, más o menos orientados latitudinalmente, a los que se conoce con el nombre de *formaciones*. El bosque húmedo tropical, el bosque templado caducifolio, el bosque boreal de coníferas y la tundra serían las más notables, pero existen otras de distribución menos regular, como las que constituyen la vegetación de ambientes desérticos, el matorral mediterráneo, etc. [23]. La explicación a este patrón se ha buscado en algunas variables climáticas fundamentales, como son la temperatura y la disponibilidad de agua, de forma que existe una correspondencia más o menos estrecha entre lo que sería una cartografía climática y la cartografía de las formaciones vegetales. El control ejercido por el clima encuentra apoyo en la dominancia de ciertos tipos biológicos en cada formación caracterizados por la disposición y exposición de los órganos reproductores (fanerófitos, caméfitos, terófitos, etc. [2, 23]). Pues bien, el conjunto constituido por la formación vegetal más el colectivo animal asociado es lo que se identifica como *bioma*.

Lo que interesa en nuestro análisis conceptual es destacar que el concepto de ecosistema, considerado como el conjunto de biocenosis más biotopo, encuentra su dimensión geográfica en el concepto de bioma. Cuando, algo más adelante, se analicen las escalas, límites y componentes del ecosistema, será fácil entender que un bioma es, de hecho, un conglomerado de ecosistemas que se manifiestan a diferentes escalas en un espacio geográfico caracterizado por unas propiedades climáticas determinadas.

Por otra parte, existe una tradición, en el análisis integrador del medio natural terrestre, que resulta de la unión de la ecología y la geografía física o, en términos prácticos, de la aplicación de principios ecológicos al estudio integrado de un determinado territorio. De aquí nace, precedido y acompañado de una variada terminología, el concepto de *paisaje* y la denominada *ecología del paisaje,* liderada en España por los trabajos de Fernando González-Bernáldez (1933-1992) [24]. Como objeto de estudio, el paisaje es la manifestación externa de un sistema de relaciones ecológicas, incluyendo, en una concepción no estrictamente científico-racional, elementos subjetivos relacionados con la percepción. En este sentido, González-Bernáldez [24] califica al paisaje como *fenosistema:* conjunto de componentes perceptibles, en forma de panorama, escena o paisaje, de un sistema de relaciones ecológicas subyacentes, el *criptosistema*. La combinación de ambos permitiría explicar el comportamiento del *geosistema*. En su aplicación medioambiental, el paisaje representa también una proyección geográfica del concepto de ecosistema y suele implicar la definición de límites operativos que permiten su reconocimiento y cartografiado. En una consideración más amplia, pero siempre enraizado en el estudio del medio terrestre, el paisaje es una abstracción que representa la heterogeneidad territorial a diversas escalas, pudiendo estar formado por un conjunto de ecosistemas que se manifiestan, por ejemplo, en los diferentes tipos de usos del suelo [23].

Lo relevante para nuestro análisis es que el *paisaje* se propone como un concepto macroscópico e integrador de procesos e interacciones biofísicas estrechamente relacionadas con la movilidad de materiales y los flujos de energía. Consecuentemente, es posible considerarlo como la proyección geográfica del ecosistema, considerado éste como un sistema físico abierto al intercambio de materia y energía. Como tal, el concepto de paisaje formaría parte de esa ecología integradora que ha sido identificada como *ecología de sistemas.*

1.3. ORGANIZACIÓN FUNCIONAL DE LOS ECOSISTEMAS

Debe quedar claro, por tanto, que, en el marco de una aproximación termodinámica, la idea de ecosistema puede generalizarse a *toda unidad o pieza*

© Ediciones Pirámide

de la biosfera que soporta un flujo de energía y permite el mantenimiento de la vida. Centrándonos de momento en la fuente mayoritaria de energía (la radiación solar), el ecosistema debe contener los componentes funcionales para su captación y posterior trasiego. Los ecosistemas, sin embargo, no son entidades aisladas sino que se acoplan mediante flujos de materia que convierten en tarea difícil (con soluciones frecuentemente de carácter operativo) la definición de los límites del ecosistema objeto de estudio. Por otra parte, dado que tanto la radiación solar como la fuerza de la gravedad operan en el eje vertical, los ecosistemas (muy claramente los acuáticos) tienden a mostrar una nítida organización espacial en esta dimensión, lo que se manifiesta en el acoplamiento entre diferentes subsistemas dentro de un mismo ecosistema. Como veremos, este acoplamiento suele ser asimétrico [2], debido a que ciertas partes del ecosistema no pueden persistir si se interrumpen las vías de acoplamiento.

1.3.1. Componentes funcionales, límites y escalas

En su expresión más completa (figura 1.7), el ecosistema debe incluir los siguientes componentes (sean organismos o compartimentos funcionales): 1) componente *autotrófico,* constituido por organismos capaces de sintetizar su propia materia orgáni-

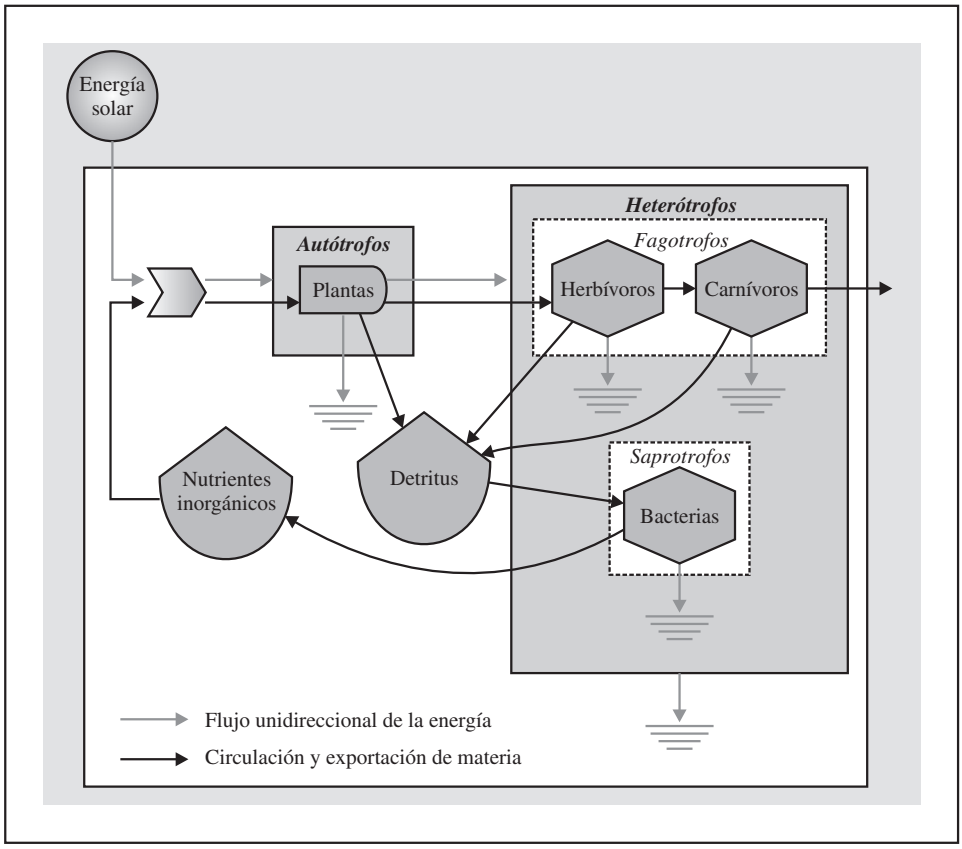


Figura 1.7.—Diagrama o modelo conceptual de ecosistema considerado como sistema físico a través del cual fluye la materia y la energía.

© Ediciones Pirámide

ca a partir de materiales inorgánicos y una fuente de energía, y 2) componente *heterotrófico,* constituido por organismos que necesitan materia orgánica previamente elaborada. La materia orgánica, sintetizada o adquirida, sirve en ambos casos como fuente de energía para los requerimientos metabólicos respectivos. Es usual separar, dentro del compartimento heterotrófico, un componente constituido por *consumidores* o *fagotrofos* (los conocidos herbívoros y carnívoros de diferente nivel que transforman ciertos compuestos orgánicos en otros) y un componente formado por los organismos *descomponedores* o *saprotrofos* (hongos y bacterias, procesadores de materia orgánica en diferente estado de degradación a la que transforman en compuestos inorgánicos accesibles de nuevo a los autotrofos).

En la representación abstracta de la figura 1.7 se pretende que quede clara la idea de la existencia de un *flujo unidireccional* de energía desde una *fuente* (la energía solar, mayoritariamente) hasta su disipación en forma de calor derivado del metabolismo de los diferentes compartimentos bióticos. Los materiales, sin embargo, se representan a lo largo de un proceso de *ciclo* en el que se mueven en diferentes estados de organización y complejidad. Lógicamente, la existencia de tal ciclo sólo puede buscarse a una escala espacio-temporal suficientemente amplia, ya que, a una escala reducida, lo normal es que haya una salida de materiales (exportación) hacia un *sumidero* o hacia otro ecosistema. En definitiva, lo que estamos diciendo (y ya habíamos adelantado al presentar los conceptos de bioma y paisaje) es que los ecosistemas se acoplan unos a otros y forman conglomerados de ecosistemas organizados jerárquicamente. Este rasgo es fundamental a la hora de la definición de los *límites* (conceptuales y espaciales) necesarios para la resolución de un problema ecológico.

Tratemos de ilustrar este punto. Supongamos que debemos resolver el problema de la pérdida de calidad del agua de un determinado lago. Esta pérdida de calidad se manifiesta en un incremento de turbidez debido al crecimiento del fitoplancton (algas microscópicas en la masa de agua) y en disminución de la oxigenación de las aguas profundas que, a su vez, afecta negativamente a todos los organismos que lo necesitan para respirar. Eventualmente puede haber otras manifestaciones negativas derivadas de la presencia de sustancias tóxicas o de agentes patógenos. Obviamente, el núcleo central de estudio es la comunidad de *plancton,* constituida por organismos microscópicos fotoautotróficos (fitoplancton), herbívoros y carnívoros (zooplancton) y descomponedores (bacterias heterotróficas). Complementada ésta con los compartimentos de nutrientes inorgánicos, y no perdiendo de vista la fuerza motriz fundamental que representa la radiación incidente sobre el lago, podríamos abordar, con el diseño de muestreo adecuado, una imagen sencilla pero completa de lo que sería el sistema planctónico. Podríamos sospechar, sin embargo, que la dinámica del compartimento de nutrientes pueda estar fuertemente afectada por los intercambios entre la masa de agua y el sedimento (que puede constituir un sistema en sí mismo) o, adicionalmente, por la vegetación litoral (o el sistema litoral en conjunto). También es obvia la relevancia de los posibles aportes fluviales al lago y, desde este momento, se haría patente la necesidad de considerar los usos del suelo en la cuenca hidrográfica, alcanzando así el problema una escala regional. Si se considera que a través de la atmósfera también pueden llegar al lago aportes de nutrientes así como las señales del calentamiento global o del incremento de radiación ultravioleta, con su pertinente efecto a diferentes niveles de organización del ecosistema, la escala final de referencia podría llegar a ser global o de carácter planetario. Es el investigador, por tanto, quien decide dónde empieza y dónde acaba «su» ecosistema como objeto de estudio, debiendo existir una estrecha relación entre el planteamiento del problema y la definición de los límites del sistema.

¿Cuál es la escala mínima de manifestación del ecosistema? Lógicamente ésta hay que buscarla en las etapas iniciales de la biosfera, cuando la biota era exclusivamente procariota y el acoplamiento de diferentes procesos metabólicos permitió el establecimiento del flujo de energía y reciclado de materiales que conforman la entidad que llamamos ecosistema. Los tapices o tapetes microbianos, cuya estructura y funcionamiento tendremos oportunidad de detallar en el capítulo 2, constituían y constituyen actualmente verdaderos ecosistemas a

© Ediciones Pirámide

escala vertical de milímetros. Entre los tapices microbianos y la biosfera existe un continuo de escalas a las que es posible identificar, entidades con las propiedades necesarias para ser calificadas como ecosistemas.

1.3.2. Organización vertical y acoplamiento de sistemas

El flujo de radiación procedente del sol impone un patrón de organización vertical que puede considerarse común a muy diferentes tipos de ecosistemas, sean terrestres o acuáticos, aunque su manifestación se produzca a diferentes escalas. Desde el tapete microbiano, organizado en unos pocos milímetros en la superficie de sedimentos ricos en materia orgánica, hasta la cubierta vegetal de un bosque, pasando por la columna de agua de un lago, en todos los casos el eje vertical de radiación determina no sólo la distribución vertical de diferentes tipos funcionales de organismos (fotoautótrofos, heterótrofos) sino también la estructura física de los ecosistemas acuáticos, ya que la radiación es absorbida en superficie y el flujo de calor resultante se dirige hacia el interior de la masa de agua. A su vez, la extinción vertical de la luz representa un gradiente hacia ambientes donde sólo se dan procesos respiratorios que, eventualmente, pueden conducir a condiciones anóxicas o reductoras. A estos gradientes de luz, temperatura y óxido-reducción deberíamos añadir el eje gravitatorio para tener una imagen completa de la organización vertical de los ecosistemas. Este último eje es, obviamente, de importancia fundamental en los ecosistemas acuáticos, donde todos los elementos que pasan del estado disuelto al particulado se ven sometidos a la fuerza graviatoria y, eventualmente, al proceso de sedimentación o transporte hacia, finalmente, los ambientes predominantemente reductores. Esta organización espacial en el eje vertical se traduce en el acoplamiento funcional de diferentes componentes del ecosistema. Por ejemplo, en el caso de ecosistemas acuáticos (lagos, océanos) el compartimento superior puede ser calificado de *trofogénico* (figura 1.8) al soportar los procesos de fotosíntesis

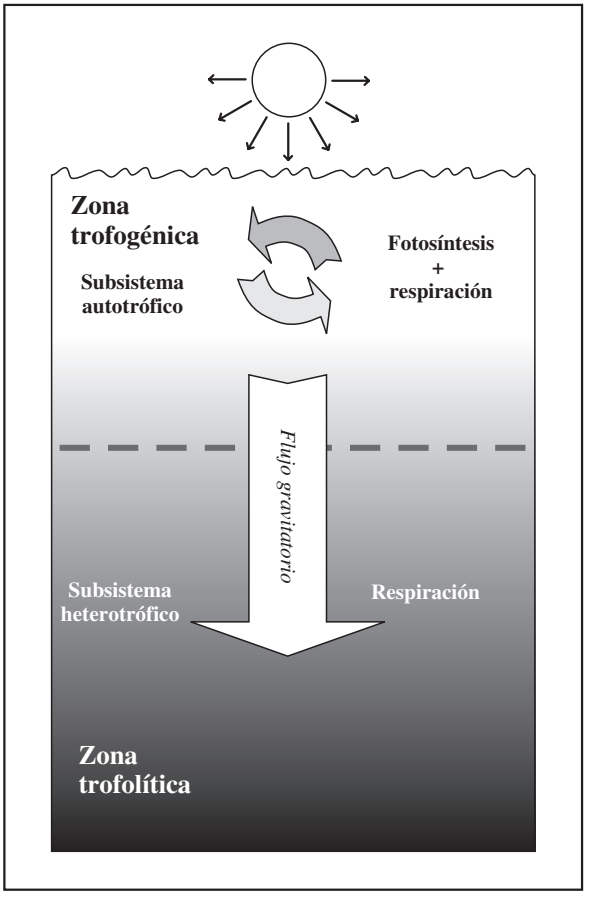


Figura 1.8.—Acoplamiento vertical asimétrico de los subsistemas autotrófico y heterotrófico en un ecosistema acuático.

de materia orgánica (aunque también se dan en él los procesos opuestos de respiración o mineralización de los compuestos orgánicos). El compartimento inferior y oscuro, sin embargo, solamente alberga procesos de respiración (es un compartimento exclusivamente heterotrófico, *trofolítico*), por lo que su persistencia como sistema depende del establecimiento y mantenimiento de un flujo de materia orgánica procedente del compartimento superior. Podríamos hablar, por tanto, de un ecosistema formado por dos subsistemas acoplados, uno de los cuales (el inferior) es funcionalmente dependiente del otro.

© Ediciones Pirámide

1.3.3. Ecosistemas autotróficos y heterotróficos

Podemos preguntarnos, para un determinado ecosistema, qué relación cuantitativa existe entre la actividad de los componentes autotróficos (protagonizada por el proceso de fotosíntesis) y heterotróficos (la respiración en este caso). En los ecosistemas calificados como autotróficos, el cociente entre los valores globales de ambos procesos es mayor que 1, ocurriendo lo contrario en los calificados como heterotróficos. Cabe preguntarse, entonces, ¿cómo puede persistir un ecosistema que, considerado globalmente, consume más energía de la que produce? La respuesta es sencilla: igual que, dentro de un ecosistema, un componente o subsistema heterotrófico persiste gracias al acoplamiento con un subsistema del cual extrae energía, el ecosistema heterotrófico debe estar acoplado a un ecosistema autotrófico, cuyo exceso de producción representa un flujo de energía que compensa el déficit de aquél. Dicho en términos menos finalistas, la realidad es que determinados ecosistemas están sometidos a un aporte de materia orgánica *alóctona* (por ejemplo, el estuario que recibe los aportes fluviales) que puede incrementar la tasa global de respiración hasta superar el valor de la producción fotosintética de materia orgánica *autóctona,* aquella generada en el interior del propio ecosistema. Aunque algunos casos (como el ecosistema estuario) pueden ser fácilmente calificables, en otros la situación está, cuando menos, sometida a controversia. Éste es el caso de los ecosistemas constituidos por las masas de agua que ocupan el centro de las principales cuencas oceánicas, cuya caracterización como sistemas autotróficos o heterotróficos es fundamental para dilucidar el papel del océano en relación con problemas tan importantes como el control de la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera, el principal gas de efecto invernadero y, consecuentemente, principal determinante de la actual situación de cambio climático que experimenta el planeta. Tendremos oportunidad de retomar este asunto en los temas específicamente relacionados con la producción y el flujo de energía en los ecosistemas.

REFERENCIAS

[1] Atlas, R. M. y R. Bartha (1998). *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*. Benjamin/Cummings Publi. Co. (Traducido en 2002 como *Ecología microbiana y microbiología ambiental*. Madrid: Pearson Educación, 677 p.).

[2] Margalef, R. (1974). *Ecología*. Barcelona: Ediciones Omega, 951 p.

[3] Déleage, J. P. (1993). *Historia de la ecología*. Barcelona: Icaria, 364 p.

[4] Casado, S. (1997). *Los primeros pasos de la ecología en España*. Madrid: MAPA-Residencia de estudiantes, 520 p.

[5] McFayden (1957) (citado en [21]).

[6] Roughgarden, J. (1979). *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. New York: MacMillan Publishing Co., 634 p.

[7] Sibly, R. M. y P. Calow (1986). *Physiological Ecology of Animals: An Evolutionary Approach*. Palo Alto: Blackwell Scientific Publications,179 p.

[8] Townsend, C. R. y P. Calow (1981). *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use.* Oxford: Blackwell Scientific Publications, 393 p.

[9] Gould, S. J. y R. Lewontin (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London,* B 205: 581-598.

[10] Mayr, E. (1983). How to carry out the adaptationist program? *The American Naturalist,* 121: 324-334.

[11] Krebs, Ch. J. (1985). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance* (3.ª ed.). New York: Harper and Row Publishers.

[12] Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend (1987). *Ecology: Individuals, Populations and Communities* (3.ª ed.). Blackwell Science, 1068 p. (Traducido en 1988 como *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona: Ediciones Omega, 886 p.).

[13] Ricklefts, R. E. (1990). *Ecology* (3.ª ed.). New York: W. H. Freeman and Company, 896 p.

[14] Colinvaux, P. (1973). *Introduction to Ecology*. New York: John Wiley & Sons Inc., 621 p.

[15] Montes, C., F. Borja y J. M. Moreira (1998). Bases conceptuales y metodológicas. En *Reconocimiento biofísico de espacios naturales protegidos. Doñana: una aproximación ecosistémica* (Montes, C. et al., Coord.), pp. 13-85, Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.

© Ediciones Pirámide

[16] Odum, E. P. (1985). *Fundamentos de ecología*. México: Interamericana, 422 p.
[17] Odum, H. T. (1983). *Systems Ecology. An Introduction.* New York: Wiley Interscience, 644 p.
[18] Von Bertalanffy, L. (1968), *General System theory: Foundations, Development, Applications.* New York: George Braziller. Una introducción al tema puede encontrarse en: Von Bertalanffy, L. (1978). *Historia y situación general de la Teoría general de sistemas*. En *Tendencias en la Teoría general de sistemas* (Von Bertalanffy, L. et al., Eds.), pp. 29-53, Alianza Universidad.
[19] Saarinen, E. (Ed.) (1982). *Conceptual Issues in Ecology*. Dordrecht: D. Reidel Publishing Company, 374 p.
[20] McIntosh, R. P. (1985). *The Background of Ecology. Concept and Theory*. Cambridge: Cambridge University Press, 383 p.
[21] Peters, R. H. (1991). *A Critique for Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 366 p.
[22] Rodríguez, J. (1994). Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystem. En *The size structure and metabolism of the pelagic ecosystem* (J. Rodríguez y W. K. W. Li, Eds.), *Scientia Marina,* 58: 1-2, pp. 1-10.
[23] Terradas, J. (2001). *Ecología de la vegetación*. Barcelona: Ediciones Omega, 703 p.
[24] González Bernáldez, F. (1981). *Ecología y paisaje*. Barcelona: H. Blume Ediciones, 250 p.

© Ediciones Pirámide

CUESTIONES-GUÍA PARA EL ESTUDIO

1. Cite algunas disciplinas ecológicas que tengan al *organismo/especie* como objeto de estudio.

2. ¿Qué diferencia básica puede establecerse entre la *ecología* de poblaciones y la *genética* de poblaciones?

3. ¿Qué propiedades básicas de las poblaciones se analizan en ecología?

4. Identifique algunos problemas ecológicos relacionados con el estudio de la estructura y dinámica de las comunidades biológicas.

5. ¿Qué se entiende por *biocenosis*? Investigue la evolución histórica del concepto.

6. ¿Cómo definiría *ecosistema* en el contexto de la *ecología evolutiva*?

7. ¿Qué significado ecológico tiene el concepto de *bioma*?

8. ¿Qué tipo de variables predominan en lo que llamamos *ecología evolutiva*?

9. ¿Qué entiende por *propiedades emergentes*? Identifique alguna de ellas.

10. ¿Cómo definiría *ecosistema* en el contexto de la *ecología termodinámica*?

11. ¿Por qué se califica al ecosistema como un sistema físico «abierto»?

12. ¿A partir de qué argumentos puede calificarse a la *ecología de sistemas* como «hiperreduccionista»?

13. ¿Según qué argumentos puede considerarse el «paisaje» como un concepto más cercano a la *ecología de sistemas* o *ecología termodinámica* que a la *ecología evolutiva*? ¿Qué entiende por «geosistema», «fenosistema» y «criptosistema»?

14. Escriba algunos ejemplos de definiciones de *ecología* emitidas desde los campos de la ecología evolutiva y de la ecología termodinámica o de sistemas.

15. ¿Cuáles son los factores principales que determinan la organización vertical de los ecosistemas?

16. ¿Qué entiende por «subsistema trofogénico» y «subsistema trofolítico?

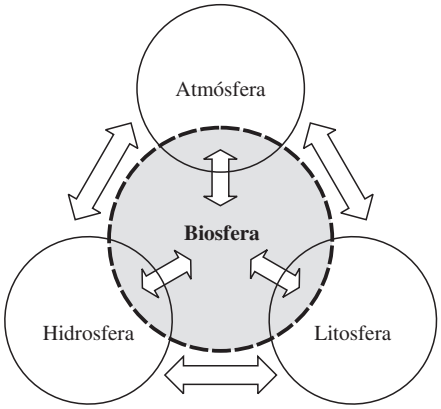
17. ¿Qué entiende por ecosistemas «autotrófico» y «heterotrófico»? ¿Cómo puede explicarse la existencia de *ecosistemas heterotróficos*?

18. Analice comparativamente el porcentaje de contenidos que, desde su punto de vista, pueden adscribirse respectivamente a la *ecología evolutiva* y a la *ecología termodinámica* presentes en los índices de las siguientes referencias:

McNaughton, S. J. y L. L. Wolf (1984). *Ecología general*. Ediciones Omega.
Margalef, R. (1974). *Ecología*. Ediciones Omega.
Molles, M. C. (2005). *Ecología: conceptos y aplicaciones.* McGraw-Hill-Interamericana.
Odum, E. P. (1985). *Fundamentos de Ecología*. México, Interamericana.
Begon et al. (1988). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*, Ediciones Omega.
Ricklefs, R. E. (1998). *Invitación a la Ecología.* Editorial Médica Panamericana.
Smith, R. L. y T. M. Smith (2000). *Ecología*. Addison-Wesley, 642 p.

© Ediciones Pirámide

La biosfera. Diversidad y acoplamiento metabólico 2



En el capítulo anterior hemos pasado revista a los diferentes niveles de organización susceptibles de ser considerados como objeto de estudio de la ecología, desde el organismo al ecosistema, siguiendo diferentes pero complementarias aproximaciones conceptuales. Al final de la secuencia que representábamos en la figura 1.2, aparece la biosfera como escala máxima de expresión de las propiedades del ecosistema. La biosfera actual es el resultado de la interacción de procesos físicos, químicos y biológicos que provocan la transformación y el transporte de materiales y que constituyen el objeto de estudio de lo que llamamos biogeoquímica, parte fundamental de la ciencia ecológica. Este capítulo se dedica al estudio de los procesos que han llevado a la configuración de la biosfera tal como la conocemos, uno de cuyos rasgos más característicos es el estado de desequilibrio químico que caracteriza a la atmósfera terrestre.

La explicación de este desequilibrio requiere la intervención de una extraordinaria diversidad de procesos metabólicos, la mayoría de los cuales son exclusivos de organismos procariotas y cuya repercusión se extiende de forma igualmente notable a la hidrosfera y la litosfera. Del análisis de esta diversidad metabólica y funcional tendremos que concluir que los microorganismos procariotas representan un componente fundamental en la transformación de materiales que ha llevado a la configuración y funcionamiento de la actual biosfera.

© Ediciones Pirámide

2.1. LA BIOSFERA Y EL «SISTEMA TIERRA»

¿Qué es la biosfera? Si tenemos una definición clara de lo que representan los compartimentos que conocemos como atmósfera, hidrosfera y litosfera, la respuesta parece simple y se podría identificar la biosfera como el compartimento vivo del planeta. Sin embargo, en nuestro planteamiento del capítulo anterior hemos dotado a la biosfera de las propiedades del ecosistema aunque asignándole una escala planetaria, por lo que la biosfera debe considerarse como el conjunto formado por la matriz física terrestre ocupada por la materia viva. Vladimir Vernadsky (1863-1945) definió la biosfera como el *área de la corteza terrestre ocupada por organismos que convierten la radiación cósmica en energía terrestre efectiva: química, eléctrica, mecánica, etc.,* definición que ha sido válida hasta que se ha descubierto, en niveles profundos de la litosfera, la presencia de comunidades microbianas que llevan una existencia estrictamente geoquímica, completamente independiente de la radiación solar, comunidades a las que tendremos oportunidad de prestar atención hacia el final de este capítulo. Para englobar esta manifestación extrema de la biosfera, puede generalizarse el concepto de biosfera en una expresión sencilla: si la *biota* es el conjunto de seres vivos del planeta, *la biosfera es el espacio ocupado por la biota* [1]. El análisis de las condiciones físicas compatibles con el fenómeno de la vida identifica un requerimiento universal: la existencia de agua en estado líquido. Solventado este problema, la vida (particularmente en el caso de los organismos procariotas) puede manifestarse bajo condiciones físicas extremas (cuadro 2.1). La consideración de la biosfera como objeto de estudio es la base de la denominada *Ecología global* [5], en la que las propiedades fisiológicas y metabólicas de los microorganismos constituyen la base para entender la estructura y dinámica del denominado «sistema Tierra». La interacción entre los compartimentos físicos (atmósfera, hidrosfera, litos-

CUADRO 2.1

Condiciones extremas para la vida y límites de la biosfera

Las condiciones bajo las cuales pueden crecer ciertos microorganismos extremófilos, asumiendo la existencia de agua líquida, son claramente impensables para organismos más complejos estructuralmente, como se muestra en la tabla adjunta. La capacidad para soportar altas temperaturas es uno de los rasgos más determinantes en el establecimiento de los límites de la biosfera. Aunque el límite máximo para el que se ha observado crecimiento de microorganismos ronda los 130 °C [2] existe un cierto consenso en la creencia de que el verdadero límite térmico superior, donde ya no es posible la reparación y resíntesis molecular, puede situarse alrededor de los 140-150 °C [3, 4].

Límites para la vida microbiana (simplificada de [1])

Factor ambiental	Mínimo	Máximo
Temperatura	–12 °C (psicrófilos)	ca. 120 °C (arqueas hipertermófilas)
pH	0 *(Thiobacillus)*	13 *(Plectonema)*
Potencial redox	–450 mV (metanógenos)	+850 mV (bacterias del Fe)
Presión hidrostática	0 (diversos microorganismos)	1400 atm (barófilos)
Salinidad	0 *(Hyphomicrobium)*	10-15 veces la salinidad del mar (halófilos)

© Ediciones Pirámide

CUADRO 2.1 *(continuación)*

El incremento de temperatura al profundizar en la litosfera, en combinación con el límite superior aceptado para la resistencia térmica de los organismos, permiten estimar una profundidad límite a la que puede extenderse la biosfera en el interior de la litosfera. En la corteza oceánica, con una temperatura media de las aguas profundas de unos 4 °C y un incremento de unos 15 °C km^{-1}, el límite sería de unos 7 km. En la corteza continental, con una temperatura media aproximada de 15 °C y un incremento de 25 °C km^{-1}, el valor límite rondaría los 4 km de profundidad [1]. El límite superior de la biosfera puede hacerse coincidir con el de la troposfera, capa inferior de la atmósfera, de unos 10 km de espesor, caracterizada por un descenso de la temperatura con la altitud y por ser el espacio donde ocurren los fenómenos meteorológicos.

fera) sustenta la dinámica geoquímica que modela y determina cambios en la fisiografía del planeta, en tanto que la interacción entre los compartimentos físicos y los organismos, en la entidad que identificamos como biosfera, sustenta la fuerza biogeoquímica que explica la estructura y dinámica global del sistema Tierra.

2.2. DIVERSIDAD METABÓLICA DE LA BIOSFERA

Más allá de la capacidad de algunas especies o grupos biológicos para soportar valores extremos de ciertas variables del medio físico, es relevante tratar de identificar las condiciones límite bajo las que se da el *acoplamiento de procesos metabólicos y el reciclado de materiales* implícitos en el concepto de biosfera y de ecosistema en general. Para ello, necesitamos previamente pasar revista a la diversidad metabólica de sus componentes biológicos, los organismos.

2.2.1. Requerimientos metabólicos de los organismos

La materia orgánica de los tejidos vivos encierra una gran variedad de moléculas en estado muy reducido, por lo que, de acuerdo con la primera ley de la termodinámica, en presencia de un agente oxidante como el oxígeno debería producirse la reacción espontánea entre los elementos componentes para producir básicamente CO_2, H_2O y NO_3^-, entre otros. De hecho, esto es lo que ocurre con la materia orgánica muerta, cuya mineralización es un proceso que lleva a un estado de perfecto equilibrio termodinámico y máxima entropía. El mantenimiento de las estructuras complejas y alejadas del equilibrio químico que soportan la vida requiere un continuo flujo y consumo de energía; una vez interrumpido ese flujo, la vida deja de existir y se retorna al equilibrio termodinámico.

Todos los organismos requieren fuentes de energía, de carbono y de poder reductor (figuras 2.1 y 2.2), además de pequeñas cantidades de nutrientes inorgánicos, para el mantenimiento de sus activida-

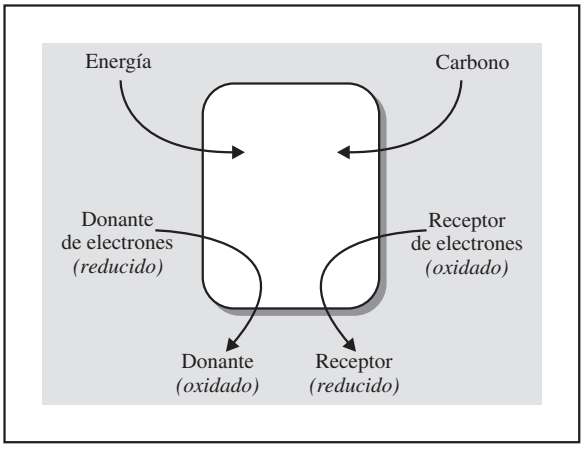


Figura 2.1.—Idealización del metabolismo de un ser vivo. La materia viva está basada en el carbono y se sintetiza con un gasto energético que se invierte o se obtiene de la traslocación de electrones entre moléculas con distinto potencial redox. (Simplificado de [6].)

© Ediciones Pirámide

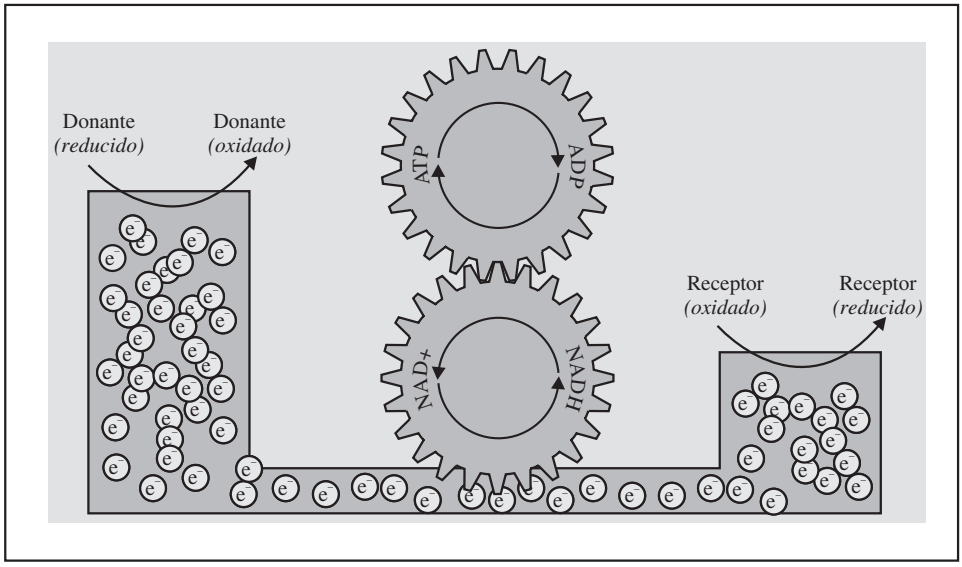


Figura 2.2.—El mecanismo metabólico de un ser vivo está compuesto por ciclos de moléculas que transportan energía (ej. ATP/ADP) y poder reductor (ej. NAD^+/NADH) dentro de la célula, permitiendo así las funciones de síntesis de nuevas moléculas, reacciones a señales, traslocación de sustancias, etc. La energía que impulsa a ambos ciclos procede de cascadas de electrones que se mueven a favor de gradiente entre dadores y aceptores separados por una diferencia de potencial. Los organismos quimiotróficos utilizan la diferencia de potencial de moléculas de su entorno. Por el contrario, los fototrofos crean ellos mismos la diferencia de potencial mediante el uso de energía lumínica.

des metabólicas [6]. La energía puede obtenerse de la luz *(fototrofos)* o de reacciones químicas *(quimiotrofos)*. Si la fuente de carbono es el carbono inorgánico los organismos se denominan *autótrofos,* mientras que los compuestos orgánicos representan la única fuente de energía y carbono utilizable por los *heterótrofos*. Como se ha adelantado, la producción de energía química tiene lugar gracias a la traslocación de electrones y protones a favor de gradiente a través de muy diversas cascadas entre dadores y aceptores. Por ello, los procesos metabólicos requieren también la presencia de compuestos reducidos que actúen como fuente de electrones, los cuales pueden tomarse de la materia orgánica *(organotrofos)* o de compuestos inorgánicos como el agua, el sulfhídrico, el hidrógeno y otros, identificándose entonces los organismos como *litotrofos*. Las plantas deben calificarse, consecuentemente, como organismos *fotolitoautotróficos,* mientras que los animales son organismos *quimiorganoheterotróficos*.

En cualquier caso, el compuesto que cede electrones (dador) tiene que acoplarse a otro que los recibe (aceptor) en lo que se denomina un *sistema redox* (cuadro 2.2). El dador se desprende de electrones y pasa a estado más oxidado; el aceptor acepta electrones y pasa a un estado más reducido, generándose, como consecuencia del intercambio, productos secundarios o de desecho del metabolismo en cuestión que pueden tener un papel determinante en la estructura y dinámica del ecosistema a escala local o global.

La energía que rinden los diferentes sistemas redox depende de las diferencias entre los E_h de los pares implicados en la reacción (figura 2.3). La oxidación con oxígeno de una molécula de carbohidrato rinde aproximadamente seis veces más energía que en el caso de que el sulfato sea el agente oxidante. La figura indica que el nitrato es el segundo agente oxidante en términos de rendimiento energético y le siguen, en orden de rendimiento, Mn^{4+}

© Ediciones Pirámide

CUADRO 2.2

Sistemas y potencial redox

Una reacción redox puede describirse como

$$A^{ox} + e^- \longleftrightarrow A^{red}$$

donde A^{ox} es una molécula que gana un electrón (e^-) y pasa a un estado reducido A^{red}. Ya que en una disolución no hay electrones libres, la reacción anterior debe estar acoplada a otra que aporte tal electrón en lo que llamamos un sistema redox:

$$A^{ox} + B^{red} \longleftrightarrow A^{red} + B^{ox}$$

Consecuentemente, todo sistema redox está constituido por dos semirreacciones, una reacción de reducción mediante la que un compuesto acepta electrones (*A* en el ejemplo), y otra de oxidación o donación de electrones (*B* en el ejemplo).

El potencial redox (E_h) indica la tendencia de una molécula a recibir o liberar electrones. Al par formado por las dos formas de la molécula (oxidada y reducida) se le denomina *par redox*. Por ejemplo, la semirreacción que corresponde al par redox Mn^{4+}/Mn^{2+} es

$$Mn^{4+} + 2e^- \longleftrightarrow Mn^{2+} \quad E_h = +0{,}50 \text{ voltios}$$

siendo E_h el *potencial redox* o fuerza electromotriz (f.e.m o voltaje) que tiende a mover los electrones entre las dos formas del par cuando éste se acopla con otra semirreacción. Dado que sólo es posible medir diferencias de potencial, se utiliza el par redox H^+/H_2 como elemento de referencia ($E_h = 0$, en condiciones físicas estándar, esto es, 1 molar de H^+/H_2) para establecer el E_h de cualquier otro par.

Por tanto, la f.e.m. que tiende a mover los electrones entre dos pares redox es la resultante de las diferencias entre los E_h respectivos. El movimiento de electrones provocado por esta f.e.m. es capaz de realizar un trabajo cuya energía liberada equivalente es

$$\Delta G_0 = -n\ F\ \Delta E_h$$

donde n es el número de electrones que se intercambian y F la constante de Faraday (96.500 C mol^{-1} de electrones). Si se ordenan los pares redox en función de su E_h (figura 2.3) se puede ver que cualquier par puede oxidar a otro que se encuentre por debajo y, además, que la energía generada por la reacción será proporcional a la distancia entre ambos pares.

y Fe^{3+}. Por otra parte, la oxidación de H_2 con CO_2 es aparentemente poco energética dada la cercanía entre los E_h implicados, pero como se mueven ocho electrones, el rendimiento es suficiente como para mantener la vida de bacterias metanogénicas y acetogénicas. La figura indica que existen procesos termodinámicamente imposibles, como la oxidación de ión ferroso con sulfato [7]. Sin embargo, es posible que el CO_2 acepte electrones procedentes del agua si se aplica una fuente de energía (la luz) que cree la necesaria diferencia de potencial.

Como ya se ha indicado y se repetirá a lo largo de los capítulos siguientes, uno de los caracteres fundamentales de nuestra biosfera es su organización (estructural y funcionalmente hablando) alrededor de gradientes de óxido-reducción. Así, procesos metabólicos esencialmente similares en cuanto a su finalidad (síntesis y respiración de materia orgánica) se diversifican y organizan en el espacio y en el tiempo mediante la utilización de los materiales disponibles (dadores de electrones, agentes oxidantes) en los ámbitos oxigenados y reductores. En las páginas siguientes vamos a presentar, de forma sucinta, la diversidad de tipos metabólicos que son necesarios para la posterior comprensión del acoplamiento de procesos y de los ciclos biogeoquímicos en los sistemas naturales.

2.2.2. Tipos metabólicos fundamentales en ambientes aeróbicos

Síntesis de materia orgánica: fotosíntesis y quimiosíntesis

De acuerdo con la clasificación anterior, la mayoría de las plantas pueden definirse como organismos *fotolitoautotróficos:* requieren luz como

© Ediciones Pirámide

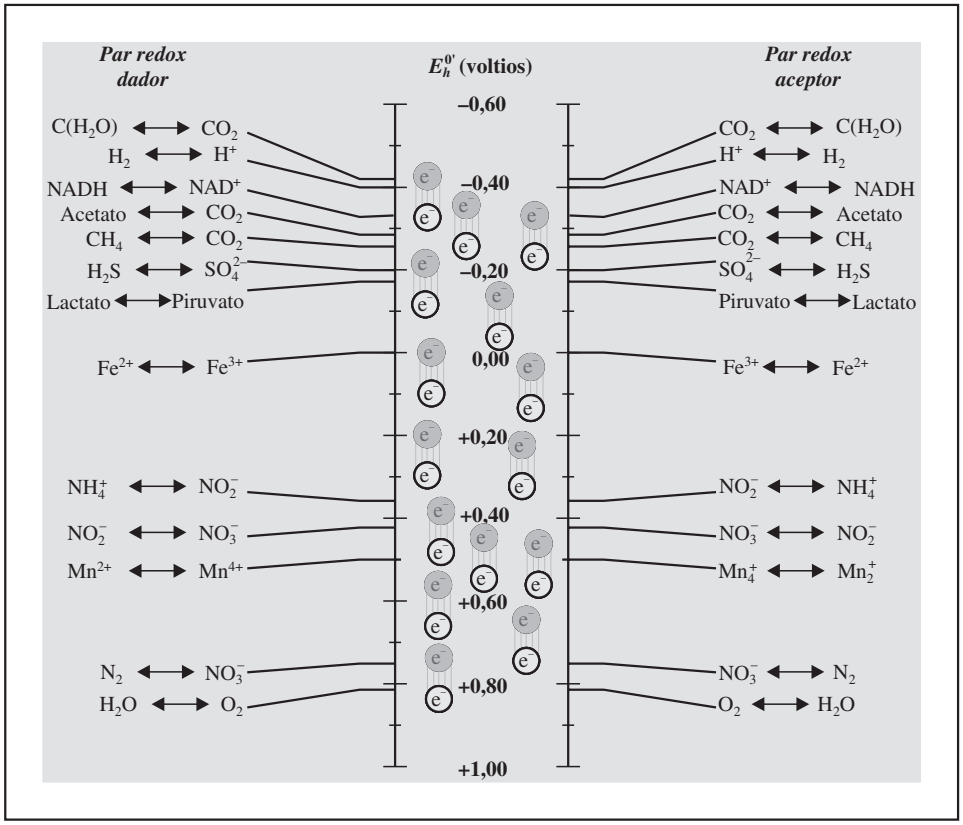


Figura 2.3.—El «pozo de electrones»: representa los principales pares redox implicados en los procesos metabólicos ordenados según su potencial redox en condiciones biológicas estándar a pH 7 ($E_h^{0'}$). A la izquierda del pozo se encuentran los pares redox que actúan como dadores de electrones, y a la derecha, los que actúan como aceptores (que, evidentemente, son los mismos en sentido contrario). Los dadores vierten electrones en el pozo, que caen generando energía hasta que son recogidos por un aceptor. La energía liberada en el proceso que une las dos semirreacciones es proporcional a la distancia entre ambas y al número de electrones que se intercambian. Los electrones caen desde compuestos más reducidos hasta compuestos más oxidados, pero también pueden subir por el pozo si son impulsados por algún proceso que les proporcione energía, como la fotosíntesis o la quimiosíntesis.

fuente de energía y CO_2 como fuente de carbono; el agua actúa como dador de electrones, liberándose oxígeno y reduciéndose el CO_2 a carbono orgánico, proceso que conocemos como *fotosíntesis oxigénica:*

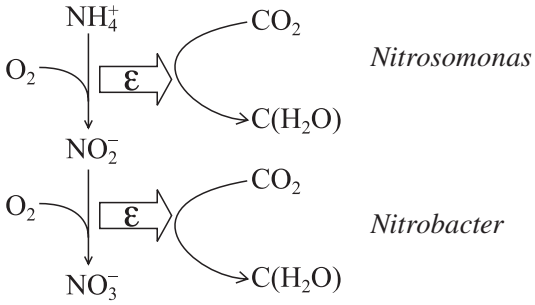
$$CO_2 + H_2O + \varepsilon_{luz} \longrightarrow C(H_2O) + O_2$$ [1]

Por otra parte, algunos procariotas pueden sintetizar materia orgánica aprovechando la energía liberada en reacciones químicas de oxidación, utilizando diversos compuestos inorgánicos como dadores de electrones y el dióxido de carbono como fuente de este elemento. Les correspondería, por tanto, la denominación de *quimiolitoautótrofos*. Si

[1] En esta expresión y las que siguen se sacrifica el rigor químico (estequiometría y notación termodinámica) en aras de una mayor claridad ecológica. La energía necesaria o generada por el proceso se representa como ε. En los ejercicios propuestos al final del capítulo se usa una nomenclatura más estricta.

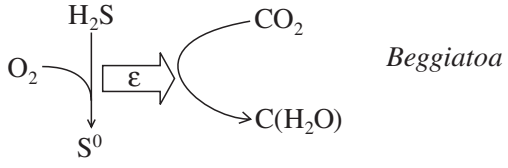
© Ediciones Pirámide

el oxígeno es el aceptor de electrones (como estamos asumiendo que ocurre en ambientes aeróbicos), a estos procariotas se les califica corrientemente como organismos *quimiosintéticos aeróbicos.* Dentro de este tipo metabólico, la utilización de diferentes compuestos reducidos capaces de ceder electrones al oxígeno permite la identificación de diversos grupos funcionales. Las denominadas bacterias *nitrificantes* procesan, de forma generalmente acoplada, el ión amonio *(Nitrosomonas)* y el ión nitrito *(Nitrobacter)* para liberar finalmente nitrato en la secuencia:



En ambos casos, la energía química liberada de los respectivos procesos de oxidación se emplea en la asimilación del carbono inorgánico para la síntesis de materia orgánica; de ahí su identificación como organismos autotróficos.

En un proceso funcionalmente idéntico, pero operando sobre compuestos de azufre, otras bacterias quimiolitoautotróficas oxidan sulfhídrico o tiosulfato a azufre elemental y sulfato:



El esquema anterior representa el ejemplo clásico de comportamiento quimiolitotrófico en bacterias como *Beggiatoa* y sobre él se estructuran ecosistemas biológicamente diversos en ambientes tan severos físicamente como las surgencias hidrotermales del océano profundo (cuadro 2.3).

CUADRO 2.3

Quimiosíntesis en surgencias hidrotermales

Las surgencias hidrotermales aparecen ligadas a las dorsales oceánicas donde se genera la nueva corteza y se separan las placas tectónicas. Ello hace que el agua penetre en el interior y reaccione con compuestos de la roca basáltica. Esta mezcla de agua, H_2S, S^0, H_2, NH_4^+, NO_2^-, Fe^{2+}, Mn^{2+} y otros metales es expulsada al exterior a temperaturas que pueden ser superiores a los 300 °C (aunque el agua no hierve debido a la alta presión que reina a estas profundidades). El enfriamiento brusco en contacto con el agua genera las hoy conocidas «chimeneas» mediante precipitación de azufre y sulfuros metálicos.

Alrededor de estas chimeneas se establece una comunidad de extraordinaria diversidad y elevada biomasa de invertebrados que se alimentan por filtración de microorganismos o establecen una simbiosis con ellos. De hecho, todo el sistema reposa sobre la actividad de las bacterias quimiolitoautotróficas que oxidan los compuestos reducidos de azufre, a lo que se une la oxidación de hidrógeno, amonio, nitrito, hierro y manganeso, sin olvidar a las bacterias oxidantes del metano producido por bacterias metanogénicas y termófilas.

Los organismos quimiosintéticos que ocupan este sistema, al procesar compuestos de origen geoquímico, son aparentemente independientes de la energía solar, algo que no puede decirse de los ecosistemas normales donde los sustratos reducidos necesarios para los quimioautótrofos tienen su origen en la materia orgánica producida fotosintéticamente, por lo que no puede concebirse el mantenimiento indefinido de la síntesis de materia orgánica sin el aporte de energía solar. Sin embargo, en el sistema hidrotermal, los compuestos reducidos representan una fuente de energía gracias al oxígeno del agua oceánica, cuyo origen está en el proceso de fotosíntesis oxigénica dependiente de la radiación solar en las aguas superficiales y su transporte físico hasta las aguas profundas. En definitiva, la existencia de esta biosfera oceánica profunda no es independiente de la radiación solar.

© Ediciones Pirámide

Las posibilidades que ofrece el comportamiento quimiosintético se extienden al uso de las transformaciones redox en metales como el hierro y el manganeso, que forman los pares redox Fe^{3+}/Fe^{2+} y Mn^{4+}/Mn^{2+}, respectivamente.

Procariotas como *Thiobacillus ferrooxidans* pueden extraer energía de la oxidación de Fe^{2+} a Fe^{3+} para la asimilación de carbono inorgánico:

$$Fe^{2+} + O_2 + H^+ \longrightarrow Fe^{3+} + H_2O + \varepsilon$$

El ión Fe^{2+} es estable bajo condiciones aeróbicas siempre que el pH sea bajo, por lo que este tipo de metabolismo tiene una especial relevancia en ambientes ácidos (cuadro 2.4).

Otras bacterias calificadas usualmente como «bacterias del hierro» (*Gallionella, Metallogenium, Siderocapsa,* etc.) puede que simplemente catalicen la oxidación de Fe^{2+} al actuar la pared celular como superficie que facilita la transformación, sin que se haya demostrado taxativamente la existencia de un aprovechamiento energético como el que implicaría un comportamiento verdaderamente quimioautotrófico [10]. El comportamiento del manganeso es muy similar al del hierro, ya que es un elemento traza necesario para los organismos vivos y también presenta dos estados de oxidación (manganoso, Mn^{2+}, y mangánico, Mn^{4+}). También en este caso, el verdadero metabolismo quimioautotrófico es difícil de demostrar aunque ha sido propuesto, por ejemplo, para explicar el llamado «barniz del desierto» como resultado de la precipitación de óxidos de manganeso por bacterias quimiolitoautotróficas.

Las «bacterias del hidrógeno» pertenecen a este mismo tipo metabólico: oxidan el hidrógeno con oxígeno y asimilan carbono inorgánico.

$$H_2 + O_2 + CO_2 \longrightarrow C(H_2O) + H_2O$$

Mineralización de materia orgánica: respiración y metilotrofia

La biosfera actual puede considerarse formada por una envoltura fluida y oxidante (atmósfera y océanos), donde aparecen incluidos núcleos de carácter reductor representados por la materia orgánica (viva y muerta) y por ambientes anóxicos localizados. De hecho, esta situación representa un estado de desequilibrio químico mantenido gracias a la actividad fotosintética, que genera materia orgánica y libera el oxígeno necesario para su posterior oxidación. En este contexto termodinámico, el papel que realizan los procesos heterotróficos es, precisamente, la restauración del equilibrio químico a través de la oxidación de los compuestos reducidos de carbono generados por los organismos autotróficos.

De acuerdo con la terminología propuesta anteriormente, todos los animales y muchos microorganismos eucariotas y procariotas son *quimiorganoheterótrofos:* requieren materia orgánica como fuente de energía, carbono y electrones; el oxígeno actúa como aceptor de electrones y es reducido a agua en el proceso que conocemos como *respiración aeróbica:*

$$C(H_2O) + O_2 \longrightarrow CO_2 + H_2O + \varepsilon$$

Merece la pena citar, en este apartado, el proceso de oxidación del metano por bacterias heterotróficas especializadas en el uso de compuestos de un solo carbono (metano, metanol, metilamina, formaldehído, etc.) como fuente de energía y poder reductor. De forma genérica se identifican como *metilotrofos* o *metanotrofos* y, en su forma más sencilla, puede describirse por una reacción esencialmente igual a la de la respiración de moléculas orgánicas más complejas:

$$CH_4 + O_2 \longrightarrow CO_2 + H_2O + \varepsilon$$

La oxidación aeróbica del metano ha sido considerada como la única forma relevante de generar biomasa microbiana a partir de dicho compuesto. Sin embargo, más adelante veremos que la oxidación de metano también puede tener lugar en ambientes anaeróbicos contribuyendo sustancialmente a la generación de biomasa microbiana.

© Ediciones Pirámide

CUADRO 2.4

Quimiosíntesis en aguas ácidas. El caso del río Tinto

Uno de los ambientes más espectaculares a la hora de estudiar los procesos biológicos ligados al hierro lo constituyen las aguas ácidas resultantes de la exposición al aire de depósitos de sulfuros, principalmente pirita (FeS_2), el más abundante de este tipo de minerales. Éste es el caso del singular río Tinto (Huelva), que debe su nombre al fuerte color herrumbroso-rojizo de sus aguas relacionado con la industria minera cercana que ha estado en explotación desde hace más de 5.000 años.

La pirita es estable química y biológicamente en ausencia de agua y oxígeno, pero una vez expuesta a estos agentes (bien por causas naturales de lavado o artificiales por explotación), sufre la oxidación espontánea con oxígeno o ión férrico (Fe^{3+}) [8] y, como consecuencia, se produce el fuerte carácter ácido de estas aguas:

$$FeS_2 + H_2O + O_2 \longrightarrow FeSO_4 + SO_4^{2-} + H^+ + \varepsilon$$

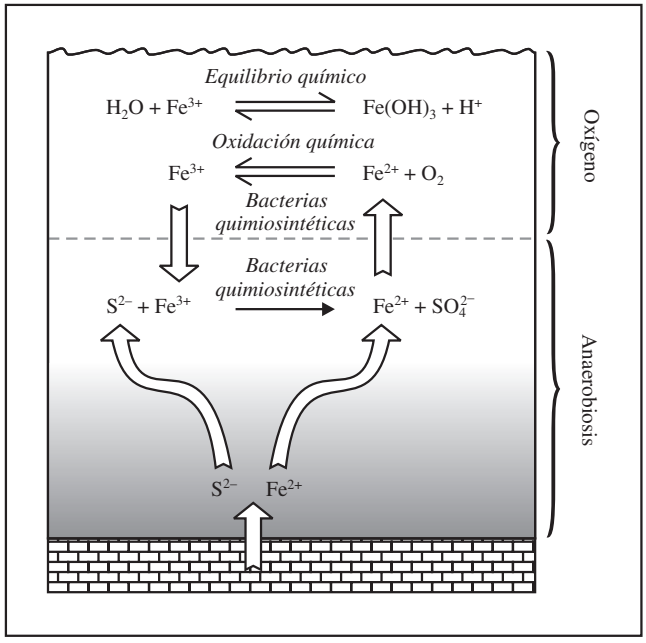
$$FeS_2 + Fe^{3+} + H_2O \longrightarrow Fe^{2+} + S_2O_3^{2-} + H^+ + \varepsilon$$

El ecosistema microbiano del río Tinto está controlado por el hierro [13], de modo que el Fe^{2+} procedente de las menas en disolución actúa como sustrato reducido del que obtienen energía bacterias quimiolitoautotróficas que usan oxígeno (como *Acidithiobacillus ferrooxidans*), actividad que produce Fe^{3+}.

A su vez, el hierro oxidado sirve como aceptor de electrones allá donde la tensión de oxígeno es más tenue, sustituyendo a éste como oxidante tanto de compuestos reducidos de azufre (quimiolitotrofas, incluido el propio *At. ferrooxidans*) como de materia orgánica *(Acidiphilium),* de forma que los iones férrico y ferroso actúan en un ciclo transportando poder reductor u oxidante entre los diversos gremios bacterianos [9].

Otras bacterias y arqueas oxidan el tiosulfato y producen ácido sulfúrico, contribuyendo a incrementar la acidez del medio, y no acaba aquí la cosa, ya que la hidrólisis del ión férrico libera aún más protones, lo que incide en el proceso de acidificación de este tipo de ambientes:

$$Fe^{3+} + H_2O \longrightarrow Fe(OH)_3 + H^+ + \varepsilon$$



© Ediciones Pirámide

2.2.3 Tipos metabólicos fundamentales en ambientes anaeróbicos

En determinadas condiciones ambientales que estudiaremos en capítulos sucesivos, puede ocurrir que el aporte de materia orgánica hacia un determinado compartimento o subsistema (las aguas profundas de un lago, el interior del sedimento, el estómago de rumiantes, etc.) sea superior a la cantidad de oxígeno libre disponible para su oxidación o mineralización, por lo que llega un momento en que este elemento se agota, creándose un ambiente anaeróbico (cuadro 2.5). En estas condiciones (que, de hecho, eran las reinantes en las etapas iniciales de la biosfera) tanto la síntesis como la respiración de materia orgánica siguen operando, aunque con una eficiencia energética y una importancia cuantitativa comparativamente menores que en ambientes oxigenados. Sin embargo, estos procesos implican la movilización de una diversidad de materiales muy superior a la propia de los procesos que tienen lugar bajo condiciones oxigenadas, por lo que su relevancia biogeoquímica es de primer orden.

CUADRO 2.5

Anaerobiosis, anoxia y otros términos

En este libro se usan indistintamente los términos anaeróbico, anaerobio o anóxico, términos cuya definición es relativa y dependiente del límite de detección de los métodos de medida del oxígeno libre. De hecho, algunos microorganismos se ven afectados por oxígeno a concentraciones por debajo del límite analítico de detección. Por otro lado, desde una aproximación macroscópica, la tasa respiratoria de los animales decrece y pueden morir a concentraciones de oxígeno muy por encima del límite de detección. Se pueden asignar valores para clasificar los ambientes como aeróbicos (más de 1 ml l^{-1}), disaeróbicos o disóxicos (hasta 0,1 ml l^{-1}) o anóxicos a concentraciones menores. En estudios fisiológicos se habla de hipoxia con relación a aquellas condiciones que limitan la tasa de respiración. En el mundo de los microbios la situación es más complicada porque el valor al cual los anaerobios facultativos pasan de la respiración aeróbica a la fermentación varía entre especies. Muchos anaerobios resultan inhibidos a concentraciones extremadamente bajas, mientras que algunos facultativos pueden vivir bajo condiciones casi normales de oxigenación [7].

Síntesis de materia orgánica: fotosíntesis anoxigénica y quimiosíntesis anaeróbica

Allá donde alcanza la radiación luminosa y el oxígeno está ausente, algunos procariotas utilizan el sulfhídrico como dador de electrones en lugar del agua, en un proceso que no libera O_2 (como era el caso de la fotosíntesis oxigénica de los eucariotas y las cianobacterias) sino azufre, que se acumula en el exterior o interior de las células. El equipo pigmentario está compuesto fundamentalmente por clorofilas que absorben principalmente en la banda entre 700 y 1.000 nm (frente al rango 400-1.100 nm de las clorofilas de eucariotas) y, además, está organizado en un único fotosistema, razón por la que sólo puede alcanzar el potencial suficiente para oxidar el sulfhídrico (la combinación de dos fotosistemas en la fotosíntesis oxigénica permite alcanzar mayores diferencias de potencial). El proceso puede resumirse:

$$CO_2 + H_2S + \varepsilon_{luz} \longrightarrow C(H_2O) + S^0$$

O también, cuando el carbono inorgánico está en forma de ión bicarbonato:

$$HCO_3^- + H_2S + \varepsilon_{luz} \longrightarrow C(H_2O) + SO_4^{2-}$$

Los organismos responsables pertenecen a dos grupos: i) clorobacteriales, o bacterias verdes del azufre *(Chlorobium, Pelodictyon),* sin capacidad de movimiento y capaces de soportar un amplio rango

© Ediciones Pirámide