ECOLOGIA

420 - 451
504

HAI EXCOMUNION
RESERVADA A SU SANTIDAD
CONTRA CUALESQUIERA PERSONAS
QUE QUITAREN, DISTRAXEREN O DE OTRO QUALQUIER MODO
ENAGENAREN ALGÚN LIBRO,
PERGAMINO O PAPEL
DE ESTA BIBLIOTHECA
SIN QUE PUEDAN SER ASSUELTAS
HASTA QUE ESTA ESTE PERFECTAMENTE REINTEGRADA

Ex-libris
Juan M. Gastó Coderch

© Editorial Universitaria, S.A., 1979
Inscripción N° 49.831
Derechos exclusivos reservados para todos los países

Texto compuesto con fotomatrices Photon Baskerville 10/11
Se terminó de imprimir esta 1ª edición en los talleres de
EDITORIAL UNIVERSITARIA
San Francisco 454, Santiago de Chile,
en el mes de diciembre de 1980
1.500 ejemplares

Proyectó la edición *Mauricio Amster*
Dibujos Arturo Arriaza
Fotografía de la cubierta: *Waldo Oyarzún*

IMPRESO EN CHILE / PRINTED IN CHILE

ECOLOGIA

El hombre y la transformación de la naturaleza

Juan M. Gastó Coderch

Ingeniero Agrónomo
Profesor de Ecología

EDITORIAL UNIVERSITARIA

La conquista de la naturaleza ha sido aceptada como una de las prerrogativas del hombre; pero el hombre es una parte de la naturaleza, la cual es a la vez su medio ideal. A menos que logre ubicar el lugar que le corresponde en ella, sus esperanzas de sobrevivencia son escasas. El comportamiento actual del hombre, más se parece al de un parásito muy exitoso, el cual al matar su hospedal, alcanza también su propia muerte.

F. ALBRECHT, 1956

Contenido

Prólogo 8
Agradecimientos 12
Introducción 13
Ecología silvoagropecuaria 13
Niveles de integración 17
Ciencia silvoagropecuaria 23
Bibliografía 25

Primera Parte
DESARROLLO 27
I
Perspectiva ecológica de la historia 28
Proceso de evolución ecosistémica 29
Etapas de desarrollo 49
Bibliografía 75

Segunda Parte
EL ECOSISTEMA 79
II
La Unidad ecológica 80
Fenómeno de imagen 81
Modelos 83
Arquitectura 87
Funcionamiento 93
Estado y cambio de estado 96
Armonía, Estilo y Periodicidad 99
Ecosistema - Origen 99
Valores y deberes 100
Bibliografía 102
III
Regulación 104
Factores limitantes 104
Adaptación al medio 118
Ajuste al medio 132
Tolerancia ambiental 133
Interacción 136
Incrementos decrecientes 140
Ecocibernética 144
Bibliografía 146
IV
Metodología clínica 149
Examen clínico 150
Diagnóstico 191
Tratamiento 208
Estrategia 215
Comprobaciones 216
Bibliografía 216

Tercera Parte
ARQUITECTURA 219
V
Poblaciones 220
Regulación antropogénica 222
Regulación natural 251
Crecimiento y equilibrio 264
Distribución geográfica 289
Bibliografía 296
VI
Biocenosis 300
Especiación y evolución 300
Diversidad, estabilidad y dominancia 313
Consortismos 324
Bibliografía 342

Cuarta Parte
FUNCIONAMIENTO 347
VII
Agua 348
Proceso 348
Eficiencia 363
Variaciones de precipitación 373
Bibliografía 383
VIII
Descripción del funcionamiento 386
Proceso 387
Empleo del modelo 410
Bibliografía 417

Quinta Parte
CAMBIO DE ESTADO 419
IX
Singenética 420
Proceso 421
Modelos sucesionales 427
Cambios sucesionales 441
Singenética silvoagropecuaria 456
Rotaciones 480
Bibliografía 489
X
Transformaciones 492
Alternativas 493
Alteración de la biocenosis 501
Eliminación de la arquitectura original 507
Edificación de la nueva arquitectura 526
Bibliografía 544

Sexta Parte
COMENTARIOS FINALES 549
XI
Presente y futuro 550
Problema 551
Tendencia 555
Bibliografía 558
Glosarios 561

Prólogo

La Ecología es la ciencia que estudia la arquitectura y funcionamiento de la naturaleza en su concepción más amplia. En las últimas décadas ha pasado a ser uno de los fundamentos del desarrollo agrícola para luego transformarse, durante la década del setenta, en la base de un modelo general de desarrollo y al mismo tiempo, en instrumento para la obtención del mismo.

La evolución y ampliación de los alcances del concepto ecológico es el producto del desarrollo de las ramas biológicas que enfatizan el estudio de los organismos en su medio natural. Así la Ecología se enfrenta con la dura realidad de un mundo de escasez y contaminación sin permanecer en actitud contemplativa o de admiración sino muy al contrario, como ciencia operativa que busca la transformación en vías de un ecosistema óptimo. Es decir, un hábitat que permita la supervivencia y desarrollo de la especie humana. Es así como se pueden distinguir ecología urbana, ecología social, ecología agropecuaria o rural y otras que conforman un macro ecosistema que es la tierra.

En los últimos veinte años, la tendencia general de la Ecología se ha orientado a otorgarle una importancia similar tanto al organismo o al conjunto de organismos, como al medio en que se desarrollan, simultáneamente con enfatizar las relaciones recíprocas entre ambos. A través de los avances que día a día aporta la literatura científica, las contribuciones de la ecología a la mejor comprensión del medio ambiente son cada vez más obvias. Esto resulta de muy fácil percepción al habitante urbano y bastante claro cuando se refiere a la Ecología Silvoagropecuaria.

Ante la certidumbre del problema, se desarrolla como tendencia muy generalizada dentro de algunos especialistas, el retorno a un primitivismo. Así la naturaleza, por medio de mecanismos singenéticos, es decir, de sucesiones ecológicas naturales, se encauzarían en un proceso de convergencia ecológica, lo cual llevaría finalmente al clímax natural, vida natural o *wild life*, semejante al de hace alrededor de diez mil años, cuando el hombre sólo se comportaba como un animal más. Es evidente que ello no es posible en la actualidad, porque la población del globo terrestre que entonces sólo alcanzaba a diez millones, llega a cuatro mil millones y a fines de siglo alcanzará a cerca de siete mil millones de habitantes.

En el extremo opuesto se hallan algunos grupos de economistas escépticos y creyentes en resultados providenciales. Los unos piensan que los precios señalarán qué investigar o simplemente ignorar el factor medio ambiente porque miran en menos a las ciencias biológicas. Los otros, con un mayor sentido fatalista, creen que como el hombre siempre ha solucionado sus problemas en su oportunidad, la escasez será obviada; es evidente que este planteamiento constituye una mal disimulada evasión del problema.

El aumento de la capacidad sustentadora antrópica del globo terráqueo ha sido el producto de la capacidad de transformación de éste por parte del hombre. Las ciencias que estudian el desarrollo de los ecosistemas naturales y su transformación en modelos diseñados *ad hoc*, para satisfacer los requerimientos de la población, son las ciencias forestales, pratenses, zootécnicas, de cultivos y otras, que han sido agrupadas bajo la denominación de ciencias silvoagropecuarias o agronómicas, siguiendo una terminología que ya es común en Chile y en otros países de habla hispana.

La Ecología requerida por los especialistas agronómicos, es decir, por los especialistas en el manejo y utilización de los ecosistemas naturales para su modelación y transformación en antrópicos es, en lo fundamental, análoga a la enseñanza a nivel general; pero difiere en el énfasis que se le da a los diversos acápites. El mayor énfasis en la Ecología Agronómica se halla en la transformación de los ecosistemas naturales en modelos optimizadores desde el punto de vista de la sustentación humana; en cambio los naturalistas presentan la conflictiva tendencia a un conservacionismo de santuario. He aquí el punto de conflicto entre los ecólogos naturalistas y los antropogénicos.

En medio de este conflicto, las diversas Escuelas y Facultades donde se enseña las profesiones silvoagropecuarias, han introducido dentro de sus programas de estudio un amplio género de asignaturas ecológicas y así se han recargado aún más los programas de enseñanza. Las promociones de profesionales egresados de estos institutos han recibido nociones fundamentales de Ecología y, en forma ocasional, han llegado a transformarse en ecólogos.

El objetivo fundamental de la enseñanza de materias ecológicas en los centros universitarios relacionados con la ciencia silvoagropecuaria, no debiera ser la formación de ecólogos, sino la preparación de profesionales que tengan una actitud ecológica para encarar los problemas del agro. Uno de los objetivos de este trabajo es, precisamente, presentar material didáctico de naturaleza agronómica, analizarlo y discutirlo con un enfoque ecológico.

La sobrevivencia del hombre sobre la tierra depende de su capacidad de transformar, de manera adecuada y al menor costo posible, el ecosistema natural. Algunas transformaciones y modelaciones de ecosistemas naturales en silvoagropecuarios antropogénicos, pueden aparecer como aconsejables y fáciles de comprender para un profesional del agro, pero no así para los agricultores. Un ejemplo que refleje la actitud de hombres de campo frente a algunas transformaciones ecosistemáticas, aparece en la obra *Vida de don Quijote y Sancho* (Unamuno, 1938) que dice "Id por esos campos y proponed a un labrador una mejora de cultivo o la introducción de una nueva planta o una novedad agrícola y os dirá: Eso no pinta aquí. Y no sabe si pinta o no pinta, porque no lo ha probado, ni lo ensayará nunca. Lo probaría estando de antemano seguro del buen éxito pero ante la perspectiva de un fracaso y tras él la burla y chacota de sus convecinos, tal vez el que le tengan por loco, por iluso o por mentecato, ante esto se arredra y no ensaya. Y luego se sorprende del triunfo de los valientes de los que arrastran motejos, de los que no se atienen a él; en donde fueres haz lo que vieres, ¿A dónde vas Vicente? A donde va la gente, de los que se sacuden del instinto rebañego".

A menudo se culpa con frivolidad a los agricultores de no querer seguir los consejos de los especialistas, cuando en realidad es posible que esos consejos pudieran llevarlos a la ruina. También se les culpa de ser insensibles a las políticas gubernativas de incentivos cuando, en realidad, sólo se trata de espejismos económicos. ¿Por qué un agricultor ha necesariamente de seguir consejos de personas, que aunque vayan respaldadas por títulos o aureolas universitarias, pudieran desconocer una realidad o, simplemente, interpretar en forma errónea las transformaciones ecosistémicas? ¿Por qué va a ser obligado a adoptar tecnologías antieconómicas o que lleven a un gran riesgo? Si un agricultor ha manejado su ecosistema a su manera, siguiendo la tradición con cierta pobreza pero sin llegar a la quiebra ¿va a correr el riesgo que no le da un grado de certeza de éxito económico?

Sobre el aspecto de la eficiencia de los agricultores de países subdesarrollados, es importante recordar el pensamiento de T. W. Schultz: *La Crisis Económica de la Agricultura* (Alianza Editorial, 1969), cuando sostiene que los agricultores de los países pobres *no son ineficientes*, en general, en la aplicación (distribución) de los recursos de que disponen, puesto que desde hace mucho tiempo ha alcanzado una situación de equilibrio económico. De la misma manera desde el punto de vista de la inversión los productores de una agricultura tradicional han agotado, en general, todas las oportunidades a su alcance.

Señala Schultz que la clave para que la agricultura sea una fuente de crecimiento económico, está en mejorar la calidad de los medios de producción agrícola y en asignarles precios que permiten a los agricultores adquirirlos con provecho y aprender a utilizarlos eficientemente. Pero las empresas con fines lucrativos son demasiados débiles para esta misión si no están asistidas por la enseñanza, la investigación agronómica y la extensión agraria. Lo que se quiere decir con esto es que no basta la economía de mercado pura.

Es necesario hacer ciertos cambios en las prácticas y objetivos que tienden a la transformación de los ecosistemas, pero ellos no pueden ser atolondrados y significar modificaciones violentas en el manejo acostumbrado que den como resultado un abandono del ecosistema o inversiones sin rentabilidad. A menudo se aconseja, para salvar el ecosistema de las comunidades de Coquimbo, eliminar los caprinos sin señalar cuál va a ser la empresa que proporcionará el sustento de los habitantes de esa región; su administración con el criterio agrícola de la zona central chilena, la transformaría en un tonel sin fondo en cuanto a inversiones. De aquí la necesidad de un criterio ecológico circunstanciado.

Por otra parte, tampoco es aceptable un perfeccionamiento tal que hace actuar demasiado tarde.

El empleo de los conocimientos científicos disponibles en la planificación o elaboración de modelos ecosistémicos, que puedan ser utilizados en las políticas agrarias y/o económicas, resultaría la solución para obviar medidas precipitadas o excesivamente lentas.

La Agronomía pueden presentarse por la fórmula:

$$E_i \xrightarrow{\pi_{io}} E_o$$

donde E_i es el ecosistema en el estado inicial y E_o es el ecosistema en el estado óptimo buscado a través de π_{io} que son los elementos de transformación u operador de transformación.

Un ecosistema está formado por cuatro subsistemas:

$$E_i = \{ E_{Si}, E_{Hi}, E_{Ai}, E_{Ii} \}$$

en donde:

E_{Si} =tierra, clima, plantas, animales

E_{Hi} =es el hombre organizado social, cultural y políticamente, representa por ejemplo los sistemas de tenencia de la tierra.

E_{Ai} =ambiente que rodea el ecosistema; contaminación o deterioro ambiental.

E_{Ii} =que representa los insumos que llegan; fertilizantes (N,P,K) agua, energía (petróleo, carbón), etc.

Mediante estos símbolos se busca responder tres preguntas fundamentales:

¿Dónde estamos? ¿E_i?
¿A dónde debemos ir? ¿E_o?
¿Cómo vamos a llegar? ¿$\tilde{N}_{io}$?

Las políticas económicas en general y las agrícolas en particular afectan los factores; si se hace una reforma agraria o se organizan los agricultores en cooperativas se están afectando E_{Hi}. Las políticas de precios o existencias de fertilizantes, la crisis energética, una sequía o ineficiencia en el riego altera E_{Ii}.

La estrecha relación entre los conceptos ECOLOGIA, ECOSISTEMA y ECONOMIA se puede encontrar desde su origen etimológico. El segmento ECO proviene del griego, OIKOS y significa casa. Así tenemos:

Ecología	:	estudio de la casa
Ecosistema	:	organización de la casa
Economía	:	administración de la casa.

En el libro, *Ecología, el hombre y la transformación de la naturaleza* del Dr. Juan Gastó Coderch, profesor de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile, se pretende dar los antecedentes y fundamentos de la Ecología y las características del ecosistema, a fin de que los científicos, incluso los economistas, puedan tener los elementos para la mejor administración de los recursos naturales de la gran casa que es un país, un continente o la tierra misma.

Desde las primeras etapas de la independencia, nuestro país se preocupó del estudio de recursos naturales. Esta labor se constata en las obras que realizaran diversos y distinguidos naturalistas chilenos y extranjeros; estos últimos, contratados por el gobierno de Chile, para que efectuaran junto con los primeros una labor de envergadura, como es el caso de Claudio Gay y Rodulfo A. Philippi. Dentro de estas actividades cabe destacar la creación del Museo de Historia Natural, que ha sido tradicionalmente uno de los más importantes del continente americano.

El Instituto Agronómico y posteriormente la Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile, desde su fundación, se relacionaron en forma estrecha con la labor de los naturalistas del Museo de Historia Natural; los ha unido el mutuo interés por el estudio de los recursos naturales y la búsqueda de mejores alternativas para el progreso del medio rural chileno.

El académico de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile, Ing. Agr. MS Edmundo Pisano Valdés, quien creó la Cátedra de Ecología en el decenio de los cincuenta, fue un investigador del Museo de Historia Natural.

Este libro de Ecología del profesor Gastó es una contribución más de la Universidad de Chile, a través de su Facultad de Agronomía, tendiente hacia un más riguroso conocimiento científico y, por tanto, al mejoramiento del manejo y utilización de los recursos naturales renovables, acción que, tradicionalmente, está comprendida entre las actividades del Museo Nacional de Historia Natural.

En esta oportunidad la Facultad de Agronomía adhiere a la celebración del sesquicentenario de la fundación del Museo de Historia Natural a través de esta obra, que, por su indudable trascendencia, complementa la labor de los investigadores del Museo dándole una dimensión ecológica de optimización en el uso de los recursos que la naturaleza proporciona al hombre. Esto puede lograrse a través de la aplicación de principios y leyes ecológicas tendientes a la búsqueda de una mayor armonía y equilibrio entre los componentes del ecosistema natural y su productividad para el beneficio del hombre a largo plazo.

JOSÉ GARRIDO ROJAS
Decano
Facultad de Agronomía
Universidad de Chile

Agradecimientos

Las personas y entidades que en una u otra forma han contribuido a hacer posible la publicación de esta obra son numerosas, y no sería fácil expresar a cada una de ellas los agradecimientos del autor. Sin embargo, se estima que es necesario hacer mención y agradecer especialmente:

A la Universidad de Chile que otorgó las facilidades para la elaboración de este texto y a su Facultad de Agronomía en la persona de su Decano, ingeniero agrónomo José Garrido Rojas por su apoyo personal y a través de la Institución que dirige, como asimismo al ex Decano, ingeniero agrónomo Ruy Barbosa.

A la Fundación Rockefeller y a su representante en Chile Dr. Joseph A. Rupert (Q.E.P.D.), por el otorgamiento de las becas que permitieron al autor realizar estudios conducentes a la obtención de los grados de *Master of Science* y *Doctor of Philosophy* en Colorado State University y Utah State University, respectivamente, período en los cuales se inició la preparación del manuscrito. Asimismo, a la Fundación Ford por el apoyo recibido, al otorgar al autor la posibilidad de permanencia durante un año en los Estados Unidos de Norteamérica, donde utilizó abundante material de bibliotecas.

Al Colegio de Graduados de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, de Saltillo, Coahuila, México, por el apoyo otorgado al autor durante los dos años en que se desempeñó como profesor e investigador de esa Institución; asimismo, a los profesores señores Roberto Armijo Támez y Roberto Nava Coronel, físico-matemático e ingeniero agrónomo, respectivamente, por sus sugerencias en la elaboración del manuscrito. Asimismo, al profesor, ingeniero agrónomo Mario González Espinosa, del Colegio de Graduados de la Universidad Nacional Agraria de Chapingo, México.

Al señor Carlos Ruiz-Tagle por su labor editorial y al profesor don Raúl Enríquez por su colaboración en la revisión de una parte del manuscrito.

A los ingenieros agrónomos señores Elías Letelier Almeyda y Edmundo Pisano Valdés quienes, como profesores del autor en la Universidad de Chile lo inspiraron en la visión y formación profesional ecológica en una época en que esta disciplina estaba en sus albores en el país. En igual forma al ingeniero agrónomo señor David Contreras Tapia, profesor de la Universidad de Chile por sus sugerencias, estímulo y colaboración desde los inicios de la preparación de este texto.

A los ingenieros agrónomos Ximena García Ferrada, Roberto Neira, Raúl Cañas Cruchaga y a los Médicos Veterinarios Nelson Barría y Jorge Gastó por la colaboración prestada en la revisión del manuscrito y sugerencias para manejarlo. A los doctores: William H. Weir, Ernesto H. Cáceres y Luciano Campos Street por su apoyo para concretar la finalización del manuscrito.

Al señor Luis Muñoz Aceval, quien colaboró como dibujante técnico del texto.

A los estudiantes de las Facultades de Agronomía y de Ciencias Forestales de la Universidad de Chile y de la Universidad Autonoma Agraría Antonio Narro de México que, durante muchos años, han estimulado al autor en su labor docente y en discusiones que lo han motivado y alentado para continuar la labor iniciada.

Al los editores y responsables de las publicaciones citadas en el texto, sin lo cual hubiera sido difícil presentar los fundamentos teóricos de las materias planteadas.

A mi esposa, Thelma Workman Clark quien supo comprender en muchos instantes de la vida la trayectoria y proyección de este trabajo y sin cuyo entusiasmo y adhesión durante cinco años en la tarea mecanográfica no habría sido posible contar con el original.

Santiago, mayo de 1977

Introducción

La verdad simple y llana es que con los conocimientos presentes, es posible transformar la producción de alimentos del mundo. La tierra podría producir en la actualidad más del triple de lo que produce en la superficie dedicada a la agricultura siguiendo métodos convencionales de producción. La barrera que limita esta expansión es el hombre mismo, sus prejuicios, sus informaciones erróneas, su falta de educación y su incapacidad de utilizar los conocimientos científicos y tecnológicos de que dispone.

J. G. HARRAR, 1963
Presidente de la Fundación Rockefeller

Durante la última década, la ecología ha pasado a constituir una de las ramas de la ciencia que mayor atención ha recibido de parte del público general, de intelectuales y dirigentes. A pesar del interés y de la difusión del término, que ha llegado a ser de uso diario, su significado no se comprende claramente y, a menudo, se le emplea con acepciones erróneas o parciales.

Ecología es el estudio de la estructura y funcionamiento de la naturaleza (Odum, 1953). La comprensión de esta definición requiere de una explicación más detallada del significado de tres términos: estructura, funcionamiento y naturaleza. Estructura se refiere al diseño anatomorfológico de las unidades estructurales ecológicas o arquitectura. Es la forma y características que tienen los componentes del ecosistema en su estado natural, o bien, luego de ser transformado por algún agente externo. Funcionamiento es el modo de operar del sistema ecológico de arquitectura definida, al hacer variar los ingresos y egresos de recursos. La Naturaleza es el conjunto integrador de la arquitectura y el funcionamiento; es el ecosistema en su estado real. La ecología agrícola, según Azzi (1954), es la rama de la ecología que estudia el medio abiótico en relación al desarrollo de los cultivos y en relación a su producción cuantitativa, cualitativa y generativa.

El hombre, en su afán de conocer la naturaleza, comenzó a estudiarla analizándola en fragmentos cada vez más pequeños. Desarrolló herramientas científicas y tecnológicas que le permitieron conocer en detalle algunas características imposibles de detectar a simple vista. Mientras más profundizaba en el conocimiento de la naturaleza, más se alejaba de su comprensión total. El análisis profundo y detallado de la naturaleza llegó hasta el punto de atomizar o pulverizar la unidad en componentes con características diferentes a las de la unidad ecológica fundamental.

No todo el esfuerzo de atomización de la naturaleza se ha perdido. Sin embargo, la incapacidad de percatarse que estos componentes corresponden a una unidad mayor, de comprenderlos y unificarlos en torno a un todo, los hace inservibles o les disminuye su valor y significado.

En ciencias se piensa que la precisión cuantitativa es el arma más poderosa de progreso. Ello, en verdad, le da a las ciencias su capacidad de precisión en la predicción y en el control de eventos. Sin embargo, para que las mediciones tengan algún significado, deben hacerse donde, cuando y como corresponda ya que la entificación es más importante que la cuantificación (Gerard, 1965).

El desarrollo de la ecología como ciencia se remonta al siglo pasado. En 1886 se definió el significado del término que había sido creado en 1869, utilizando la raíz *oikos* que significa casa. En ese entonces ya existía interés por estudiar ordenadamente y comprender los organismos en su medio o casa. También existía el interés opuesto: estudiar el medio en relación a los organismos.

La unidad ecológica fundamental es el ecosistema. El estudio y comprensión integral de esta unidad global debe incluir desde las unidades más pequeñas hasta las más grandes. Siguiendo el esquema tradicional de presentación del espectro biológico de Odum (1953), las unidades son las siguientes: protoplasma, célula, tejido, órgano, sistema de órganos, organismo, población, biocenosis, ecosistema y biósfera. Teóricamente, este espectro podría continuarse hasta el infinito, en ambas direcciones.

El ecosistema silvoagropecuario no está en la actualidad bien conocido, al menos desde un punto de vista cuantitativo. Las razones presentadas por Detwyler (1971) para explicar la pobre comprensión que se tiene de los recursos naturales pueden agruparse en tres categorías:

las ciencias naturales han sido estudiadas ignorándose la presencia del hombre como un componente de la naturaleza, de la cual él es el principal agente causal de los cambios;
el medio ha sido dividido artificialmente en sus componentes para su estudio, y
la manifiesta negligencia en las investigaciones relacionadas con el medio humano.

Ecología silvoagropecuaria

El hombre primitivo evolucionó en el medio natural, el cual actuó como mecanismo seleccionador en la formación de la especie. Simultáneamente,

el hombre formaba parte del medio donde el resto de los componentes del ecosistema evolucionaban. La resultante fue la formación de un modelo ecosistémico estabilizado, del cual el hombre era sólo un elemento más. Era el hombre-animal, que utilizaba algunos de los alimentos y recursos producidos por el ecosistema del cual dependía, pero al cual no regulaba (Flornoy, 1945).

El nicho ocupado por la especie humana en la naturaleza permaneció inalterado durante más de un millón de años, cambiando sólo cuando se hizo cazador y pescador. Desde ese entonces comenzó a regular la naturaleza en intensidades cada vez mayores. La caza y pesca con implementos *ad hoc* elaborados como resultante de su inteligencia, constituye de por sí la primera gran revolución en el manejo y utilización de los recursos naturales.

El aumento selectivo de la presión de caza redujo las densidades poblacionales de algunas especies animales, estimuló la ocupación de los territorios y nichos desocupados por otras especies, alteró la presión de pastoreo de los herbívoros que cazaba y de los que se beneficiaban con la menor competencia. Se podría aún ir más allá y llegar a las transformaciones ecotópicas, consecuencia de su acción sobre la biocenosis. No es el objetivo de este capítulo analizar en detalle la acción reguladora y transformadora del hombre cazador y pescador. Sólo se pretende hacer resaltar el cambio gradual en la incidencia de la acción reguladora antropogénica.

La segunda gran revolución silvoagropecuaria fue la invención de la ganadería. El hombre, que en la etapa anterior, sólo se había dedicado a usurpar una parte del territorio y del nicho que originalmente ocupaban otras especies de carnívoros y omnívoros, comprendió que podía ir más allá en la transformación del modelo original de la naturaleza y se hizo ganadero.

La regulación antropogénica del modelo ganadero primitivo le permitió utilizar con su ganado una parte de la productividad primaria que, originalmente, era compartida con otros herbívoros. La regulación sobre la zoocenosis, hizo que se desplazara una proporción muy alta de los carnívoros competitivos del hombre. El conocimiento incipiente del fuego y de la transformación de biomas forestales clímax en praderas, le permitió aumentar el territorio ganadero, al crear nuevas praderas que le aportaban suministro extra de forraje.

El grado de regulación de la naturaleza fue siendo cada vez mayor; pero la productividad bruta del ecosistema raramente aumentó bajo la influencia del hombre, como tampoco ha aumentado en la actualidad. La productividad neta canalizable hacia el hombre, en cambio, ha ido paulatinamente aumentando, a medida que la acción reguladora antropogénica se intensifica.

El cuarto nivel de regulación antropogénica del ecosistema natural es la agricultura de cultivos. La invención de la agricultura es probablemente el éxito más grande alcanzado por el hombre en el conocimiento y transformación de la naturaleza. Dos hechos debieron combinarse para que ello ocurriera: uno es la domesticación de especies nativas hasta transformarlas en organismos con características de interés antropogénico y adaptables a medios diferentes y, el otro, es la capacidad de transformación del medio biótico y del ecotopo.

La energía producida por el ecosistema y concentrada en productos alimentarios era luego transformada en la energía mecánica necesaria para transformar el ecosistema. La propulsión de las herramientas de cultivo era originada por la tracción del hombre mismo. El sistema agrícola modelado le permitía ser autosuficiente. La productividad neta del sistema era en verdad la real, pues no se incluían aportes energéticos de otras fuentes.

Hace sólo 5000 años que se descubrió el empleo de la tracción animal en las labores de transformación del ecosistema, lo cual significó un cambio fundamental para modelar sistemas agrícolas, pues se empezó a trabajar con energía importada desde otros ecosistemas circundantes. Las praderas productoras del forraje consumido por el ganado estaban modeladas para exportar la energía mecánica requerida para laborar las tierras de cultivos. Sólo en épocas recientes se introdujo el uso de combustibles fósiles en las labores de transformación y mantenimiento de ecosistemas silvoagropecuarios.

El sexto nivel de regulación de la naturaleza creado por el hombre es el nivel industrial. La intervención antropogénica en términos de la extracción de recursos y elementos del ecosistema aquí se maximiza. El aporte de residuos industriales, de elementos y circunstancias que polucionan el medio es elevado, hasta el punto que termina por destruir la arquitectura y el funcionamiento de los modelos que no han sido afectados en forma directa en el proceso de intervención.

La urbanización de ciudades y pueblos es el séptimo nivel de intervención antropogénica. El reemplazo o transformación de los componentes naturales del ecotopo, flora y fauna es total. El ecosistema queda completamente modificado, hasta el punto que el hombre es su único rector (Dansereau, 1957). El octavo y último grado de intervención es el del hombre del espacio, donde los límites de intervención antropogénica van más allá de la biósfera terráquea. A pesar de la intensificación de la acción del hombre sobre el recurso natural, sus características biológicas siguen siendo fundamentalmente las mismas.

Los seres humanos son animales, a pesar del esfuerzo intelectual realizado por filósofos y teó-

logos a través de los tiempos para demostrar lo contrario. Sólo la actividad intelectual del hombre, según Thompson (1970), le diferencia de otros animales. El hombre moderno ha dejado de ser un elemento integrante del sistema; pero no ha sido capaz de liberarse de la dependencia de él para su subsistencia y parcialmente como un componente de su ambiente. Cada día se hace más independiente, ya que su capacidad intelectual y la disponibilidad de elementos mecánicos le permiten modificar al sistema adaptándolo a sus necesidades y conveniencias.

Ninguno de los elementos que constituye el ecosistema donde el hombre vive o del cual usufructúa es estático. Cualquier ecosistema es susceptible de ser modificado dentro de ciertos límites sin destruírsele. El hombre moderno necesita, para su subsistencia, modificar los elementos ecológicos integrantes de la biocenosis. Pero esta transformación debe ser inteligente, que redunde en una mayor productividad del elemento requerido por el ser humano, ya sea que se trate de algún recurso, del hábitat, o bien de simples transformaciones estéticas que le hagan

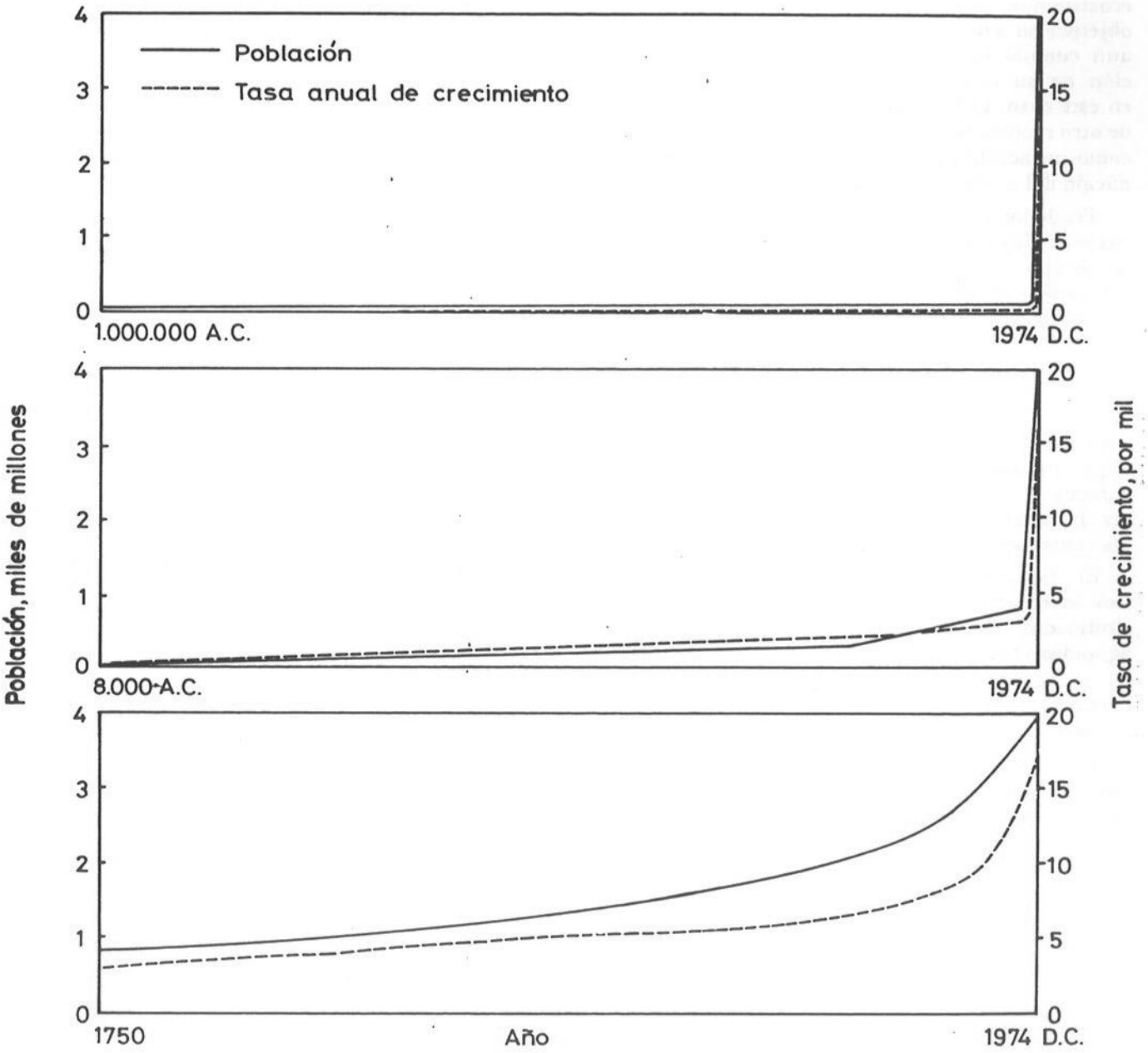


Figura I-1. *Crecimiento y tasa de cambio de la población humana. Desde la emergencia del hombre sobre la tierra hace un millón de años (gráfico superior); desde la invención de la agricultura (gráfico del centro) y desde 1750, fecha en que se inicia el crecimiento acelerado de la población mundial (gráfico inferior), según Coale, 1974.*

la vida más placentera. Todas esas transformaciones deben realizarse con un criterio conservacionista, es decir, que no signifiquen una destrucción del recurso o del hábitat, sino una simple transformación en otro sistema de arquitectura y funcionamiento diferente, pero mejor adaptado a satisfacer las necesidades humanas. Los fundamentos de estas transformaciones constituyen la base de las ciencias silvoagropecuarias.

Existe una diferencia fundamental entre los objetivos tradicionales de utilización y transformación del ecosistema y los que deben buscarse en los fundamentos teóricos de la modelación de ecosistemas optimizados. Tradicionalmente, el objetivo ha sido maximizar la cosecha del sistema, aun cuando ello haya redundado en la degradación de su arquitectura. El modelo final no es, en este caso, el fruto de la planificación o ejecución de otro modelo mejor, sino que debe ser considerado como un accidente o residuo de la cosecha y eliminación del modelo original.

Tradicionalmente se ha supuesto que las fuerzas que tienden a la convergencia ecológica, dado el tiempo necesario, son capaces de reconstruir un modelo ecosistémico análogo al original. Frecuentemente este no es el caso, o el lapso requerido para la reconstrucción sobrepasa los límites aceptables por la especie humana. Hasta las décadas más recientes, se ha considerado en forma generalizada que los recursos del globo y de las naciones son inagotables y que el avance tecnológico es más rápido que el aumento de las necesidades de recursos, por lo cual la meta debería ser la maximización de la cosecha, sin importar las consecuencias conservacionistas.

El panorama actual es bastante diferente. Los inventarios de recursos muestran que las posibilidades de expansión y exploración están agotadas. El incremento de la demanda originado en la explosión demográfica y aumento de las necesidades *per cápita* debe ser satisfecho con otros mecanismos (Figura I-1).

El tiempo requerido para duplicar la población del mundo se ha reducido considerablemente durante los últimos años. Hasta hace alrededor de 10.000 años, cuando se inventó la agricultura, la tasa de crecimiento de la población era de 0,02 por mil al año, por lo cual se requería de 35.000 años para duplicar la densidad humana (figura I-2). Con la tasa de aumento que existe en la actualidad, que es de aproximadamente 2,0 por ciento, sólo se requiere de 35 años para duplicar la población (Coale, 1974).

Las ciencias silvoagropecuarias ofrecen a la humanidad las herramientas científicas y tecnológicas fundamentales para la idealización de modelos antropogénicos, que además de conservar el recurso, maximicen su productividad y eficiencia. No es posible, en la actualidad, que con

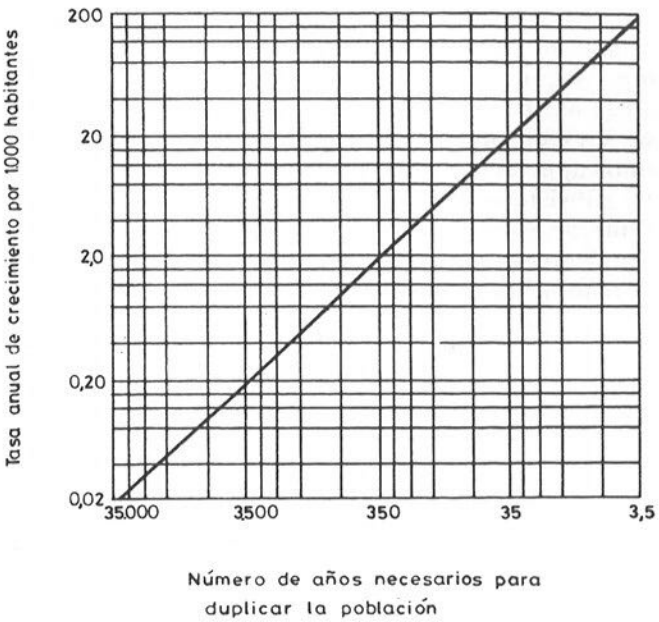


Figura I-2. *Relación entre la tasa anual de crecimiento de la población humana y el número de años necesarios para doblar su densidad (Coale, 1974).*

la excusa de preservar los recursos naturales, se pretenda volver a un primitivismo.

Algunos abogan por reducir el nivel de intervención o regulación antropogénica del sistema a cero, lo cual equivale a sacar al hombre de la naturaleza y mantener los recursos naturales como verdaderas piezas de museo. Evidentemente que esa no es la solución, pues ya se conoce que la capacidad sustentadora de la biósfera natural, sin regulación antropogénica es de sólo diez millones de personas y la población del mundo actual se aproxima a los cuatro mil millones de personas, esperándose que alcance a seis mil setecientos millones al término del siglo (Brown, 1967).

La respuesta a este problema tiene que ser conservacionista. El significado del término indica que el recurso natural debe ser mantenido sin deteriorarse o incluso mejorársele, además de maximizar su productividad y eficiencia. El objetivo de este trabajo es, precisamente, proporcionar los fundamentos ecológicos de la modelación de ecosistemas eficientes, productivos y estables.

Los principios ecológicos descubiertos y enunciados por los especialistas que han estudiado la estructura y el funcionamiento de la naturaleza son el producto de un largo proceso sucesional y evolutivo que, luego de un período de tres mil millones de años condujo, finalmente, al desarrollo de sistemas ajustados al medio.

Las circunstancias actuales son diferentes a las que encontró el hombre primitivo al hacer su aparición sobre el planeta hace más de un millón de años. El hombre, que originalmente era sólo un elemento integrante del ecosistema natural,

dejó de serlo y se transformó paulatinamente en su rector y modelador. El beneficiario del proceso funcional del sistema, hacia el cual se canaliza la productividad, es el hombre; al contrario de lo que ocurría en el sistema original. La modelación del sistema original era sólo la resultante del proceso de adaptación y ajuste ecológico al medio, consecuencia de la convergencia natural que tiende a equilibrar recursos y fuerzas.

Niveles de integración

Las ciencias silvoagropecuarias persiguen como meta la optimización de la arquitectura y funcionamiento de sistemas ecológicos, cuyo beneficiario es la especie humana. Una condición *sine qua non* del sistema debe ser su estabilidad. La transformación endógena o exógena de la arquitectura del sistema no debe llegar más allá de los niveles requeridos para optimizar el funcionamiento, manteniendo el carácter conservacionista del modelo silvoagropecuario.

La resolución científica de problemas de producción silvoagropecuaria requiere de un conocimiento profundo del ecosistema. El estudio del sistema puede hacerse a tres niveles diferentes de integración (Tricart, 1973), lo cual involucra esfuerzos y resultados variables. El éxito que se logra en la resolución de problemas es variable, de acuerdo al nivel de integración que se analice.

El primer nivel de integración es el de la materia. Las sustancias que componen los organismos vivos pueden ser estudiadas en detalle por físicos y químicos y analizar sus características con niveles de precisión que hace sólo unos años habría parecido imposible de alcanzar. El estudio del ecosistema al primer nivel de integración es difícil y complicado, además de requerir elaborados equipos de investigación y laboratorios que demandan de inversiones costosas de dinero y esfuerzo.

El progreso alcanzado por la física y la química, durante los últimos años, ha sido tan grande que las dos ciencias se fusionaron, ya que en sus fundamentos corresponden a una sola disciplina, y se las ha denominado ciencias de la materia o fisicoquímicas.

La sofisticación de los laboratorios, equipos y medios de investigación ha atraído la atención de muchos directivos de instituciones silvoagropecuarias y de políticos que a menudo no comprenden los fundamentos de la producción del agro. Algunos problemas específicos, sin embargo, pueden ser resueltos con estas ciencias. La aplicación de los fundamentos fisicoquímicos a problemas de otros niveles puede ser de valor en la interpretación de relaciones causativas en los niveles superiores de integración. La información fundamental que se logra a través de investigaciones de la materia resultaría valiosa en la resolución de problemas a otros niveles de integración; pero puede también conducir a errores si la atomización o pulverización de la información del ecosistema no es posteriormente empleada con un criterio sintetizador.

El objetivo primordial y la justificación de desarrollar las ciencias de la materia, no fue la actividad silvoagropecuaria. Fueron las instituciones armadas y la actividad industrial quienes dedicaron mayor atención, esfuerzo y dinero en investigaciones que les permitieran conocer más a fondo la materia. De su conocimiento ha resultado la invención de armas y equipos de guerra cada vez más poderosos. La industria ha aumentado su capacidad productiva, elaborando nuevos productos y, con ello, aumentando sus utilidades (Tricart, 1973). La industria, además, tiene interés en vender equipo de laboratorio para la agricultura. A menudo se presiona a los institutos de investigación y universidades para que inviertan sus presupuestos en la adquisición de equipo de investigación que, a veces, no necesitan para estudiar y resolver los problemas de los recursos naturales. Ello hace que en ecosistemas silvoagropecuarios, al investigar los modelos ecológicos, se le dé frecuentemente al nivel de la materia una importancia mayor que la que le corresponde.

El segundo nivel de integración es el de la naturaleza. El ecosistema natural está compuesto de recursos abióticos, fitocenosis y zoocenosis, además del hábitat y biotopo que actúan como catalizadores. Se introduce aquí un nuevo elemento: la vida. El funcionamiento de la naturaleza es diferente al de la materia y no se rige por las mismas leyes y principios. De allí que no tenga valor estudiar la materia hasta niveles muy grandes de profundidad, si la información luego se aplica directamente, en lugar de interpretarla y adaptarla al segundo nivel, o nivel de la naturaleza. La integración en el segundo nivel es más compleja, ya que cuando dos entidades se combinan a un nivel superior de integración, no todas las propiedades de la nueva entidad son necesariamente una consecuencia lógica o predecible de las propiedades de los componentes (Mayr, 1961).

La materia se organiza en los organismos vivos de manera diferente que en las sustancias abióticas. La naturaleza sin los seres vivos no existe, pues deja de ser naturaleza y se transforma en materia, por lo cual cesa de interesar a los ecólogos. Esta afirmación llega aún más lejos. La materia inerte o componente abiótico del ecosistema opera de manera distinta cuando se encuentra como constituyente ecosistémico que cuando se lo separa de él. No puede estudiarse la materia, ni los organismos y obtenerse una respuesta integral y válida, si el estudio, en alguna de sus fases, no considera al elemento estudiado dentro de la unidad ecosistémica a la que pertenece. A pesar de las

la vida más placentera. Todas esas transformaciones deben realizarse con un criterio conservacionista, es decir, que no signifiquen una destrucción del recurso o del hábitat, sino una simple transformación en otro sistema de arquitectura y funcionamiento diferente, pero mejor adaptado a satisfacer las necesidades humanas. Los fundamentos de estas transformaciones constituyen la base de las ciencias silvoagropecuarias.

Existe una diferencia fundamental entre los objetivos tradicionales de utilización y transformación del ecosistema y los que deben buscarse en los fundamentos teóricos de la modelación de ecosistemas optimizados. Tradicionalmente, el objetivo ha sido maximizar la cosecha del sistema, aun cuando ello haya redundado en la degradación de su arquitectura. El modelo final no es, en este caso, el fruto de la planificación o ejecución de otro modelo mejor, sino que debe ser considerado como un accidente o residuo de la cosecha y eliminación del modelo original.

Tradicionalmente se ha supuesto que las fuerzas que tienden a la convergencia ecológica, dado el tiempo necesario, son capaces de reconstruir un modelo ecosistémico análogo al original. Frecuentemente este no es el caso, o el lapso requerido para la reconstrucción sobrepasa los límites aceptables por la especie humana. Hasta las décadas más recientes, se ha considerado en forma generalizada que los recursos del globo y de las naciones son inagotables y que el avance tecnológico es más rápido que el aumento de las necesidades de recursos, por lo cual la meta debería ser la maximización de la cosecha, sin importar las consecuencias conservacionistas.

El panorama actual es bastante diferente. Los inventarios de recursos muestran que las posibilidades de expansión y exploración están agotadas. El incremento de la demanda originado en la explosión demográfica y aumento de las necesidades *per cápita* debe ser satisfecho con otros mecanismos (Figura I-1).

El tiempo requerido para duplicar la población del mundo se ha reducido considerablemente durante los últimos años. Hasta hace alrededor de 10.000 años, cuando se inventó la agricultura, la tasa de crecimiento de la población era de 0,02 por mil al año, por lo cual se requería de 35.000 años para duplicar la densidad humana (figura I-2). Con la tasa de aumento que existe en la actualidad, que es de aproximadamente 2,0 por ciento, sólo se requiere de 35 años para duplicar la población (Coale, 1974).

Las ciencias silvoagropecuarias ofrecen a la humanidad las herramientas científicas y tecnológicas fundamentales para la idealización de modelos antropogénicos, que además de conservar el recurso, maximicen su productividad y eficiencia. No es posible, en la actualidad, que con

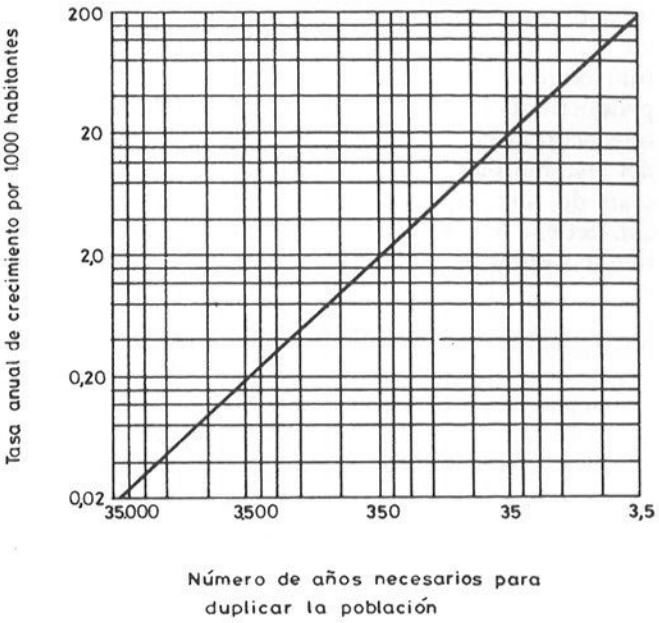


Figura I-2. *Relación entre la tasa anual de crecimiento de la población humana y el número de años necesarios para doblar su densidad (Coale, 1974).*

la excusa de preservar los recursos naturales, se pretenda volver a un primitivismo.

Algunos abogan por reducir el nivel de intervención o regulación antropogénica del sistema a cero, lo cual equivale a sacar al hombre de la naturaleza y mantener los recursos naturales como verdaderas piezas de museo. Evidentemente que esa no es la solución, pues ya se conoce que la capacidad sustentadora de la biósfera natural, sin regulación antropogénica es de sólo diez millones de personas y la población del mundo actual se aproxima a los cuatro mil millones de personas, esperándose que alcance a seis mil setecientos millones al término del siglo (Brown, 1967).

La respuesta a este problema tiene que ser conservacionista. El significado del término indica que el recurso natural debe ser mantenido sin deteriorarse o incluso mejorársele, además de maximizar su productividad y eficiencia. El objetivo de este trabajo es, precisamente, proporcionar los fundamentos ecológicos de la modelación de ecosistemas eficientes, productivos y estables.

Los principios ecológicos descubiertos y enunciados por los especialistas que han estudiado la estructura y el funcionamiento de la naturaleza son el producto de un largo proceso sucesional y evolutivo que, luego de un período de tres mil millones de años condujo, finalmente, al desarrollo de sistemas ajustados al medio.

Las circunstancias actuales son diferentes a las que encontró el hombre primitivo al hacer su aparición sobre el planeta hace más de un millón de años. El hombre, que originalmente era sólo un elemento integrante del ecosistema natural,

dejó de serlo y se transformó paulatinamente en su rector y modelador. El beneficiario del proceso funcional del sistema, hacia el cual se canaliza la productividad, es el hombre; al contrario de lo que ocurría en el sistema original. La modelación del sistema original era sólo la resultante del proceso de adaptación y ajuste ecológico al medio, consecuencia de la convergencia natural que tiende a equilibrar recursos y fuerzas.

Niveles de integración

Las ciencias silvoagropecuarias persiguen como meta la optimización de la arquitectura y funcionamiento de sistemas ecológicos, cuyo beneficiario es la especie humana. Una condición *sine qua non* del sistema debe ser su estabilidad. La transformación endógena o exógena de la arquitectura del sistema no debe llegar más allá de los niveles requeridos para optimizar el funcionamiento, manteniendo el carácter conservacionista del modelo silvoagropecuario.

La resolución científica de problemas de producción silvoagropecuaria requiere de un conocimiento profundo del ecosistema. El estudio del sistema puede hacerse a tres niveles diferentes de integración (Tricart, 1973), lo cual involucra esfuerzos y resultados variables. El éxito que se logra en la resolución de problemas es variable, de acuerdo al nivel de integración que se analice.

El primer nivel de integración es el de la materia. Las sustancias que componen los organismos vivos pueden ser estudiadas en detalle por físicos y químicos y analizar sus características con niveles de precisión que hace sólo unos años habría parecido imposible de alcanzar. El estudio del ecosistema al primer nivel de integración es difícil y complicado, además de requerir elaborados equipos de investigación y laboratorios que demandan de inversiones costosas de dinero y esfuerzo.

El progreso alcanzado por la física y la química, durante los últimos años, ha sido tan grande que las dos ciencias se fusionaron, ya que en sus fundamentos corresponden a una sola disciplina, y se las ha denominado ciencias de la materia o fisicoquímicas.

La sofisticación de los laboratorios, equipos y medios de investigación ha atraído la atención de muchos directivos de instituciones silvoagropecuarias y de políticos que a menudo no comprenden los fundamentos de la producción del agro. Algunos problemas específicos, sin embargo, pueden ser resueltos con estas ciencias. La aplicación de los fundamentos fisicoquímicos a problemas de otros niveles puede ser de valor en la interpretación de relaciones causativas en los niveles superiores de integración. La información fundamental que se logra a través de investigaciones de la materia resultaría valiosa en la resolución de problemas a otros niveles de integración; pero puede también conducir a errores si la atomización o pulverización de la información del ecosistema no es posteriormente empleada con un criterio sintetizador.

El objetivo primordial y la justificación de desarrollar las ciencias de la materia, no fue la actividad silvoagropecuaria. Fueron las instituciones armadas y la actividad industrial quienes dedicaron mayor atención, esfuerzo y dinero en investigaciones que les permitieran conocer más a fondo la materia. De su conocimiento ha resultado la invención de armas y equipos de guerra cada vez más poderosos. La industria ha aumentado su capacidad productiva, elaborando nuevos productos y, con ello, aumentando sus utilidades (Tricart, 1973). La industria, además, tiene interés en vender equipo de laboratorio para la agricultura. A menudo se presiona a los institutos de investigación y universidades para que inviertan sus presupuestos en la adquisición de equipo de investigación que, a veces, no necesitan para estudiar y resolver los problemas de los recursos naturales. Ello hace que en ecosistemas silvoagropecuarios, al investigar los modelos ecológicos, se le dé frecuentemente al nivel de la materia una importancia mayor que la que le corresponde.

El segundo nivel de integración es el de la naturaleza. El ecosistema natural está compuesto de recursos abióticos, fitocenosis y zoocenosis, además del hábitat y biotopo que actúan como catalizadores. Se introduce aquí un nuevo elemento: la vida. El funcionamiento de la naturaleza es diferente al de la materia y no se rige por las mismas leyes y principios. De allí que no tenga valor estudiar la materia hasta niveles muy grandes de profundidad, si la información luego se aplica directamente, en lugar de interpretarla y adaptarla al segundo nivel, o nivel de la naturaleza. La integración en el segundo nivel es más compleja, ya que cuando dos entidades se combinan a un nivel superior de integración, no todas las propiedades de la nueva entidad son necesariamente una consecuencia lógica o predecible de las propiedades de los componentes (Mayr, 1961).

La materia se organiza en los organismos vivos de manera diferente que en las sustancias abióticas. La naturaleza sin los seres vivos no existe, pues deja de ser naturaleza y se transforma en materia, por lo cual cesa de interesar a los ecólogos. Esta afirmación llega aún más lejos. La materia inerte o componente abiótico del ecosistema opera de manera distinta cuando se encuentra como constituyente ecosistémico que cuando se lo separa de él. No puede estudiarse la materia, ni los organismos y obtenerse una respuesta integral y válida, si el estudio, en alguna de sus fases, no considera al elemento estudiado dentro de la unidad ecosistémica a la que pertenece. A pesar de las

dificultades y molestias que origina el estudio de la naturalza en su medio natural, ningún resultado que no considere, en alguna etapa del estudio esta fase de integración, tiene en sus conclusiones una interpretación valedera.

Las técnicas y métodos empleados en estudios de la naturaleza no son, a menudo, de la sutileza de los empleados en estudios de la materia. Presentan otros inconvenientes, tales como sus dificultades de entificación y de cuantificación. A pesar del grado de progreso alcanzado en el estudio de las ciencias de la naturaleza, aún no se llega a tener la precisión y universalidad de principios, como la alcanzada en las ciencias matemáticas y en las de la materia.

Antes de continuar escudriñando y cuantificando la naturaleza en investigaciones del segundo nivel de integración, se debe estudiar el valor y significado de las entidades que se están cuantificando. Frecuentemente, se miden y analizan parámetros que en el contexto ecosistémico son de importancia mínima, son ya conocidos, o bien no tienen incidencia directa en el funcionamiento de la naturaleza.

El tercer nivel de integración es el de la naturaleza organizada alrededor de algún organismo que la dirige y regula. En el caso de la biósfera terráquea es en torno al hombre organizado, social, cultural y conscientemente. La acción del hombre sobre el medio, del cual depende y al cual regula o transforma, es variable de acuerdo a su organización. Mientras los tecnólogos han adaptado el medio para el hombre, los científicos han ignorado el estudio de los efectos del hombre en el medio (Detwyeer, 1971).

La organización del hombre en grupos que corresponde a la acción de poblaciones locales sobre el sistema natural, es variable de acuerdo a las características y antecedentes del grupo humano. El objetivo de este trabajo no es estudiar la organización del grupo humano, pues ello es materia que debe ser tratada por sociólogos y otros especialistas; se pretende, en cambio, analizar al sistema ecológico tal como es o como podría serlo.

El tratamiento que recibe el ecosistema es diferente de acuerdo al grupo humano que lo maneja, a su actitud frente a éste, a la presión o intensidad de explotación del sistema, y a los productos que se cosechan. En los diversos capítulos de este trabajo se analiza la reacción del ecosistema frente al medio, en el cual se incluye al hombre como causal mediata de algunas de las transformaciones y al biotopo general como la causal de otras reacciones.

Las alternativas de manejo elegidas por cada grupo humano son la resultante del proceso histórico de transformaciones tecnológicas, del avance científico y de las necesidades y actitudes frente al medio. El manejo de los recursos naturales ha sido, con frecuencia, la resultante del proceso de cosecha, cuyo único fin ha consistido en la extracción maximizada de los recursos exportables y arquitectónicos del sistema, no habiendo existido un objetivo conservacionista de manejo. La situación arquitectónica y funcional actual, por lo general, es sólo el producto casual de la intervención antropogénica, pues, en general, ha existido un objetivo claro en la destrucción del modelo original que no ha venido acompañado de objetivos tan claros en la construcción del nuevo modelo. Frecuentemente, la nueva arquitectura es fruto de la autoconstrucción singenética generada endógenamente, de acuerdo con las características del ecosistema destruido y de las condiciones del medio.

La explosión demográfica y el aumento de las necesidades de alimentos y otros productos de la naturaleza, ha hecho que las necesidades de alimentos y otros productos de la tierra sobrepasen a la oferta o producción (Cuadros I-1 e I-2). Las hipótesis y estrategias para la solución de estos problemas son de naturaleza muy variada, siendo una de las explicaciones más socorridas para interpretar la crisis de producción de alimentos, la del tamaño de la propiedad agrícola. Se ha dicho y establecido como un principio general de la regulación de ecosistemas que la productividad del recurso natural es inversamente proporcional al tamaño de la propiedad agrícola. De allí que se inviertan enormes sumas de dinero y esfuerzo en dividir propiedades agrícolas y, en muchos casos, se llegue incluso a atomizarles, como una estrategia de aumento de la productividad. Desgraciadamente, se ha invertido un exceso de tiempo en estudiar y aplicar una solución simplista en demasía, la cual, además, no es la causa inmediata del problema que se pretende resolver, dejándose de lado o restando importancia a otros factores ambientales y de manejo, que son de mayor incidencia directa en la productividad.

En general, se puede afirmar que existen dos escuelas de pensamiento en la resolución de los problemas de la naturaleza. Una de ella podría denominarse escuela política socioeconómica y la otra escuela ecológica (Figura I-3). Los especialistas que pertenecen a la primera afirman que previamente deben resolverse los problemas sociológicos y económicos de la organización de la población humana. La optimización o el simple mejoramiento de la organización de la población humana origina automáticamente un mejoramiento del ecosistema antropogénico y del recurso natural en general. A su vez, este mejoramiento de la naturaleza trae como consecuencia mayor bienestar a la población humana.

Quienes sostienen esta hipótesis concentran su atención en los problemas político-socioeconómicos de la población. Han dictado leyes tendientes a la optimización de la organización de la

Cuadro I-1. Situación de la población humana mundial en el año 1973 según datos de las Naciones Unidas (Freedman y Berelson, 1974)

Area	*Población*	*Natalidad anual*	*Mortalidad anual*	*Crecimiento anual*
	millones	*por mil*		%
Mundo	3.860	33	13	2,0
Naciones desarrolladas	1.120	17	9	0,8
Naciones en desarrollo	2.740	39	14	2,5
Africa	375	46	19	2,7
Asia (excluyendo Japón)	2.100	38	14	2,4
América latina (tropical)	265	38	8	3,0
Estados Unidos de América	210	15	9	0,6
Japón	108	19	7	1,2
Europa	472	16	11	0,5
U R S S	250	18	8	1,0
Canadá, Australia, Nueva Zelandia y Zona Templada de América Latina	80	22	8	1,4

Cuadro I-2. Tasa anual de cambio de los rendimientos del cultivo de arroz trigo y maíz y de la población humana de los principales países productores de granos, según Brown, 1965; y otras características de la población humana.

País	*Cultivo*	*Tasa anual de cambio rendimientos*	*Tasa anual de cambio población humana*	*Diferencia entre las dos columnas anteriores*	*Población humana en año* 1970	2000	*Aumento población humana*
			%		*millones*		
Estados Unidos	Maíz	3,7	1,7	+2,0	205,2	292,4	87,2
México	Trigo	3,3	3,1	+0,2	50,7	123,1	72,4
Estados Unidos	Trigo	2,7	1,7	+1,0	205,2	292,4	87,2
Canadá	Trigo	2,3	2,2	+0,1	21,4	37,0	15,6
Francia	Trigo	2,3	1,0	+1,3	51,1	68,5	17,4
Canadá	Maíz	2,2	2,2	0,0	21,4	37,0	15,6
Portugal	Maíz	2,1	0,8	+1,3	9,6	12,5	2,9
Francia	Maíz	2,0	1,0	+1,0	51,1	68,5	17,4
Grecia	Trigo	2,0	0,9	+1,1	8,9	11,9	3,0
Gran Bretaña	Trigo	2,0	0,7	+1,3	56,0	68,0	12,0
Estados Unidos	Arroz	1,9	1,7	+0,2	205,2	292,4	87,2
México	Maíz	1,8	3,1	−1,3	50,7	123,1	72,4
Italia	Maíz	1,7	0,5	+1,2	53,7	72,0	18,3
Unión Soviética	Maíz	1,6	1,7	−0,1	242,6	347,0	104,4
Australia	Trigo	1,5	2,2	−0,7	12,5	22,6	10,1
Alemania Occidental	Trigo	1,5	1,2	+0,3	58,6	73,6	15,0
Rumania	Maíz	1,4	0,9	+0,5	20,3	31,6	11,3
Marruecos	Trigo	1,3	2,8	−1,5	15,7	38,1	22,4
Bulgaria	Maíz	1,2	0,9	+0,3	8,5	11,4	2,9
Yugoeslavia	Trigo	1,2	1,1	+0,1	20,6	27,3	6,7

País	Cultivo	Tasa anual de cambio rendimientos	Tasa anual de cambio población humana	Diferencia entre las dos columnas anteriores	Población humana en año 1970	Población humana en año 2000	Aumento población humana
Sudáfrica	Maíz	1,1	2,6	−1,5	20,1	40,9	20,8
España	Maíz	1,1	1,0	+0,1	33,2	47,1	14,2
Argentina	Trigo	1,0	1,7	−0,7	24,3	39,8	15,5
Japón	Arroz	1,0	0,9	+0,1	103,5	152,8	49,3
China Nacionalista	Arroz	0,9	3,7	−2,8	14,0	27,5	13,5
Yugoeslavia	Maíz	0,9	1,1	−0,2	20,6	27,3	6,7
Chile	Trigo	0,8	2,4	−1,6	9,8	19,3	9,5
Italia	Trigo	0,8	0,5	+0,3	53,7	72,0	18,3
Sudáfrica	Trigo	0,8	2,6	−1,8	20,1	40,9	20,8
Egipto	Arroz	0,8	2,5	−1,7	33,9	74,6	40,7
Algeria	Trigo	0,7	1,9	−1,2	14,0	33,7	19,7
Colombia	Maíz	0,7	2,2	−1,5	21,4	51,9	30,5
Hungría	Trigo	0,7	0,5	+0,2	10,3	12,0	1,7
India	Arroz	0,7	2,2	−1,5	554,6	1170,8	616,2
Corea del Sur	Arroz	0,7	2,9	−2,2	32,1	66,4	34,3
Polonia	Trigo	0,7	1,4	−0,7	33,0	45,8	12,8
Burma	Arroz	0,6	2,1	−1,5	27,7	53,9	26,2
India	Trigo	0,6	2,2	−1,6	554,6	1170,8	616,2
Rumania	Trigo	0,6	0,9	−0,3	20,3	31,6	11,3
Brasil	Arroz	0,5	3,1	−2,6	93,0	204,6	111,6
India	Maíz	0,5	2,2	-1,7	554,6	1.170,8	616,2
Indonesia	Arroz	0,5	2,3	-1,8	121,2	272,7	151,5
Pakistán	Maíz	0,5	2,1	−1,6	136,9	332,5	195,6
Pakistán	Trigo	0,5	2,1	−1,6	136,9	332,5	195,6
Hungría	Maíz	0,4	0,5	−0,1	10,3	12,0	1,7
Argentina	Maíz	0,3	1,7	−1,4	24,3	39,8	15,5
Filipinas	Arroz	0,3	3,3	−3,0	38,1	92,5	54,4
España	Trigo	0,2	1,0	−0,8	33,2	47,4	14,2
Bulgaria	Trigo	0,1	0,9	−0,8	8,5	11,4	2,9
Turquía	Trigo	0,1	2,9	−2,8	35,6	76,7	41,1
Irak	Trigo	0,0	3,3	3,3	9,7	23,6	13,9
Filipinas	Maíz	0,0	3,3	−3,3	38,1	92,5	54,4
Unión Soviética	Trigo	0,0	1,7	−1,7	242,6	347,0	104,4
Brasil	Maíz	−0,1	3,1	−3,2	93,0	204,6	111,6
Brasil	Trigo	−0,1	3,1	−3,2	93,0	204,6	111,6
Indonesia	Maíz	−0,2	2,3	−2,5	121,2	272,7	151,5
Tailandia	Arroz	−0,3	3,0	−3,3	36,2	87,9	51,7
Congo	Maíz	−0,5	2,4	−2,9	17,4	33,7	16,3
Egipto	Maíz	−0,7	2,5	−3,2	33,9	74,6	37,7
Turquía	Maíz	−0,8	2,9	−3,7	35,6	76,7	41,0
Guatemala	Maíz	−1,0	3,1	−4,1	5,1	11,3	6,2
Tunisia	Trigo	−1,1	1,7	−2,8	5,1	11,5	6,4

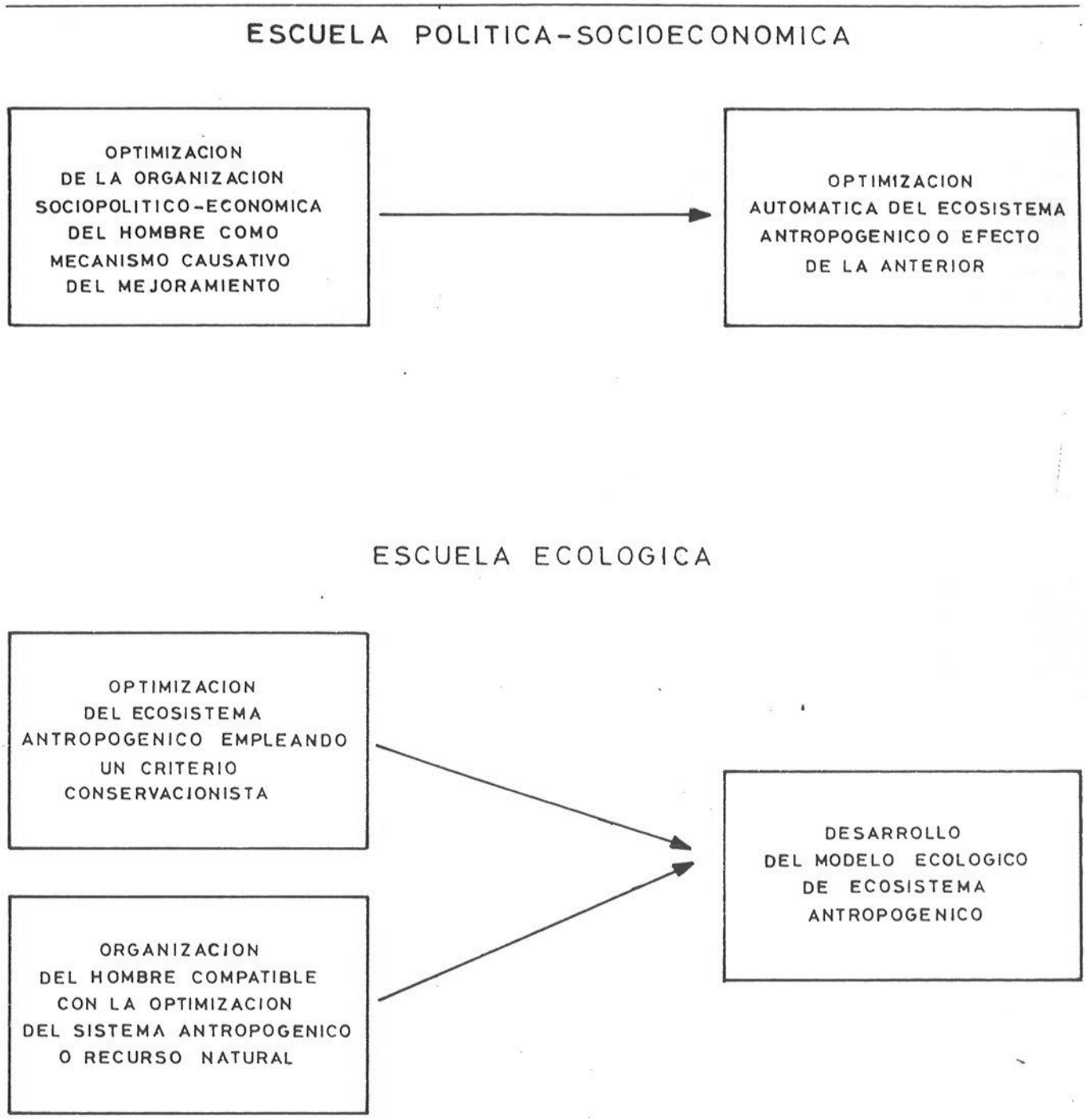


Figura I-3. *Esquema de las hipótesis y etapas de mejoramiento y optimización del ecosistema antropogénico de acuerdo a dos escuelas de pensamiento.*

población humana, su situación económica y esperan que esta mejor organización sea la causa del mejoramiento y optimización del ecosistema antropogénico. Sí así fuera, y sólo se requiera modificar al hombre en su organización para mejorar la estructura y el funcionamiento del ecosistema, los profesionales del agro no tendrían ninguna función que cumplir. Serían los políticos, sociólogos y economistas del tercer nivel de integración los que deberían dar solución a los problemas silvoagropecuarios. Los intereses de la población humana, sin embargo, son a menudo antagónicos con los de la naturaleza y los del sistema antropogénico silvoagropecuario.

Los especialistas de la escuela ecológica opinan que la solución del problema de manejo y de transformaciones del ecosistema antropogénico, debe resolverse considerando en la primera fase al ecosistema mismo. Las posibilidades de funcionamiento y arquitectura del sistema establecen los

fundamentos y las factibilidades reales de producción. La organización de la población humana debe estar circunscrita dentro de los límites de optimización del ecosistema antropogénico. En la organización del ecosistema antropogénico, el hombre organizado es su rector y arquitecto; y quienes pertenecen a la escuela ecológica afirman que la naturaleza tiene un límite máximo y un óptimo que no coincide necesariamente con los intereses y requerimientos de la población humana. Más aún, son generalmente antagónicos, vale decir, que algunos de los atributos favorables al sistema ecológico son nocivos a la población humana o a los individuos y viceversa.

La explosión demográfica, a pesar de ser un problema cuyo origen es humano, debe ser estudiado integradamente con otros especialistas de la naturaleza, especialmente de ciencias silvoagropecuarias. No es posible pensar que, en la actualidad, el déficit de alimentos del mundo se solucione con bancos de alimentos, lo cual, lejos de resolver el problema, contribuiría a dilatarlo o a agravarlo (Hardin, 1974), tal como se indica en la figura I-4.

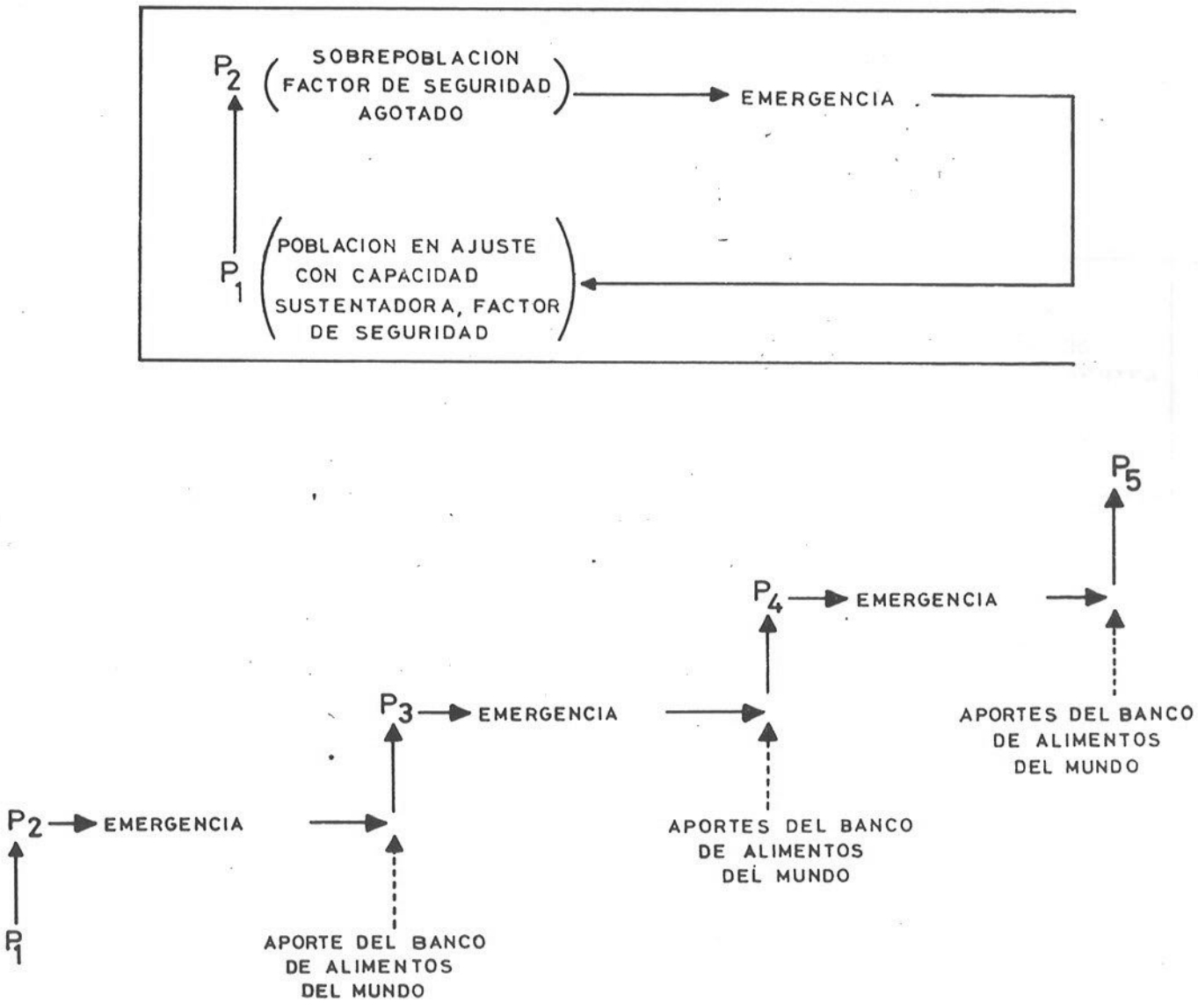


Figura I-4. *Ciclo de población de una nación sin control consciente efectivo y que no recibe alimentos suplementarios externos $P_2 > P_1$ (gráfico superior). En el gráfico inferior, el banco mundial de alimentos evita el ciclo normal de la población impidiendo que se complete. $P_{n+1} > P_n$ formándose así una escala ascendente de necesidades, donde las emergencias y poblaciones son cada vez mayores hasta que el sistema completo se autodestruye (Hardin, 1974).*

Ciencia silvoagropecuaria

La ciencia silvoagropecuaria establece los fundamentos necesarios para optimizar el funcionamiento, arquitectura y transformación de los ecosistemas naturales, de acuerdo con las conveniencias e intereses permanentes del hombre organizado sociál y culturalmente, empleando su capacidad tecnológica y conocimientos científicos en beneficio de la especie humana y de los individuos. Algunas especies de organismos son necesarias para el normal funcionamiento del sistema antrópico, pero otras lo perjudican. Como se ha afirmado anteriormente, la categorización de los organismos, poblaciones, sinusias o estratas en perjudiciales o beneficiosas es arbitraria, y sólo corresponde a los intereses de una de las tantas especies que existen sobre el planeta, el hombre.

La enseñanza y estudio de los sistemas antrópicos incluye los tres niveles de integración: el de la materia, el de la naturaleza y el de la naturaleza conjuntamente con el hombre organizado. Los profesionales del agro, o quienes manejen los recursos naturales, deben tener un conocimiento integral de los tres niveles, aunque conozca en mayor profundida algún aspecto particular del ecosistema. En la Figura I-5 se presenta un esquema general de las etapas que se siguen en el conocimiento del sistema silvoagropecuario y en la enseñanza de estas disciplinas.

La primera etapa de educación y de investigación debe centrarse en el estudio del primer nivel de integración, el de la materia. Simultáneamente, se entregan los fundamentos de otras ciencias básicas que contribuyen a explicar los atributos del ecosistema, las que, aunque no sean necesariamente ciencias básicas, conducen a la ecología fundamental, que organiza a los componentes del sistema en tres categorías fundamentales, además de incluir un catalizador general. Los recursos, la fitocenosis y la zoocenosis son los componentes fundamentales del sistema y el hábitat es el catalizador general que afecta directamente a los componentes.

Los especialistas en manejo y transformación de recursos silvoagropecuariòs deben iniciar su preparación profesional con el estudio del primer nivel de integración o ciencias de la materia. Simultáneamente, debe complementarse con las ciencias básicas silvoagropecuarias. Entre ellas se incluye química, física, cálculo, matemáticas, geología, climatología, meteorología, pedología y otras afines. El conocimiento de estas ciencias permite conocer más a fondo los recursos abióticos y el hábitat. Simultáneamente, el estudio de fisiología, genética, fito y zoosociología, morfología, anatomía, embriología y taxonomía, además de física, química, matemáticas y cálculo, dan las bases para la comprensión de la fitocenosis y zoocenosis.

El conocimiento aislado o analítico de estas ciencias o el estudio analítico del sistema ecológico no capacita al profesional para comprender el sistema, ni para hacer recomendaciones que conduzcan a mejorarlo. Por eso es necesario preparar al estudiante en el segundo nivel de integración, que es el conocimiento del sistema integrado, en el cual los componentes abióticos y bióticos se integran en una sola unidad.

No se trata, en esta etapa, de preparar ecólogos, sino que de preparar profesionales con conocimientos silvoagropecuarios, que tengan una actitud ecológica. Las asignaturas que debe conocer un ecólogo son muy diferentes a las que debe conocer un profesional del agro con actitud ecológica. La enseñanza de la ecología es algo muy diferente a la formación de especialistas integradores, capaces de comprender e interpretar al ecosistema, simultáneamente con tener un conocimiento detallado de cada una de sus partes.

En la tercera etapa de educación debe enseñarse ecología aplicada que corresponda también al segundo nivel de integración. Las asignaturas aplicadas son la resultante de todo este proceso didáctico de enseñanza de las ciencias de la naturaleza el cual se ha ido integrando en sistemas cada vez más complejos. A manera de ejemplo pueden citarse algunas de las especialidades integradoras: cultivos, horticultura, viticultura, entomología, patología, ecología vegetal y animal, entomología, bovinotecnia, ovinotecnia, silvicultura y otras.

En el último nivel de integración se conjugan las ciencias aplicadas con las del hombre organizado como grupo. La resultante de la adición de las ciencias socioeconómicas establece los fundamentos de la preparación que debe tener el profesional del agro. La agronomía, ingeniería forestal y zootecnia no son otra cosa que esta integración.

La solución de los problemas del agro incluye en su estudio, en alguna de las etapas, todo este conjunto de ciencias y disciplinas que dan la base del conocimiento del ecosistema. No se pretende formar profesionales que conozcan en detalle cada una de ellas. Se pretende, sí, formar profesionales con un conocimiento general del sistema, y que conozcan con mayor detalle alguna de sus fases. Los estudios integrados al agro se logran mediante estudios interdisciplinarios y cooperativos de diversos especialistas y no basados en la formación de generalistas que pretenden conocer en detalle cada una de las especialidades de una ciencia tan amplia.

Tampoco se quiere formar sociólogos o economistas puros que a medida que profundizan en el conocimiento socioeconómico se alejan del sistema ecológico fundamental. La sociología y la economía establecen las bases de integración del

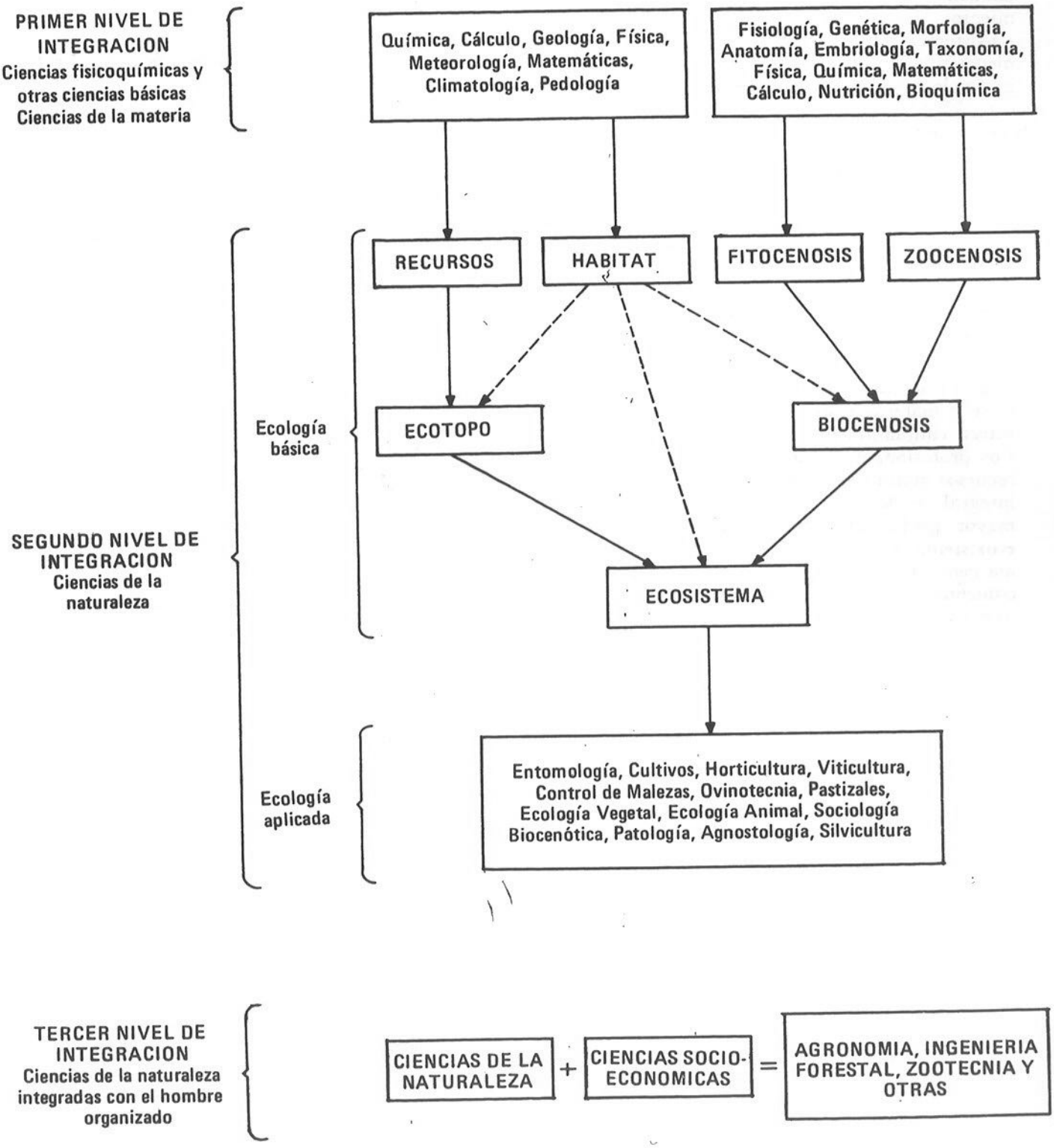


Figura I-5. *Esquema de los niveles de integración y de las etapas y niveles en la enseñanza silvoagropecuaria.*

hombre con el segundo nivel o nivel de la naturaleza. Pretender organizar al hombre ignorando al ecosistema que le rodea y la organización fundamental de la naturaleza que corresponde a su segundo nivel de integración, es una utopía que concluye en el fracaso.

El hombre organizado y la naturaleza se unen formando una unidad más compleja. Esta debe ser modelada considerando otros aspectos que los afectan, entre los cuales se incluyen: las disponibilidades de energía, industria, artesanía, defensa de la nación, vivienda, urbanismo y antropología neurológica. En el presente trabajo sólo se considera el aspecto silvoagropecuario, dentro del marco de la convivencia e integración general del hombre y el medio.

Bibliografía

Azzi, G. 1954. *Ecología agrícola*. Caracas.

Brown, L.R. 1965. *Population growth, food needs and production problems*. En: *World population and food supplies*, 1980. Amer. Soc. of Agronomy. Special Publication 6: 3-22.

Brown, L.R. 1967. *The world outlook for conventional agriculture*. Science 158: 604-611.

Coale, A.J. 1974. *The history of human population*. Sci. Amer. 231: 41-51.

Dansereau, P. 1957. *Biogeography, an ecological perspective*. Ronald 394 p. N.Y.

Detwyler, T.R. 1971. *Modern man and environment*. En: T.R. Detwyler, (ed). *Man's impact on environment*. McGraw-Hill. N.Y. : 2-9.

Flornoy, B. 1945. *Voyages en Haut-Amazone*. Rio de Janeiro. 293 p.

Freedman, R. y B. Berelson. 1974. *The human population*. Sci. Amer. 231: 31-39.

Gerard, R. W. 1965. *Intelligence, information and education*. Science 148: 762-765.

Hardin, G. 1974. *Living on a lifeboat*. Bio Science 24: 561-568.

Harrar, J.G. 1963. *Bread and peace*. Conference at spring meeting. Talk given at the Nutrition Foundation. Marzo, 1963. Rockefeller Foundation. 16 p.

Mayr, E. 1961. *Cause and effect in biology*. Science 134: 1501-1506.

Odum, E.P. 1953. *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders. Philadelphia. 384 p.

Thomson, J.M. 1970. *The ecological backlash. Nature versus man*. Univ. Queensland Press. Queensland, Australia.

Tricart. 1973. Conferencia en la Facultad de Ingeniería Forestal de la Universidad de Chile.

Primera Parte

DESARROLLO

Un observador sin prejuicios proveniente de otro planeta, si observara al hombre tal como es en la actualidad, teniendo en su mano un producto de su inteligencia, como es una bomba atómica, y en su corazón la fuerza agresiva heredada de sus antecesores antropoides, agresividad que esta misma inteligencia no es capaz de controlar, no pronosticaría una larga vida para la especie.

KONRAD LORENZ, 1963

Tradicionalmente se ha supuesto que las fuerzas que tienden a la convergencia ecológica, dado el tiempo necesario, son capaces de reconstruir un modelo ecosistémico análogo al original. Frecuentemente este no es el caso, o el lapso requerido para la reconstrucción, sobrepasa los límites aceptables por la especie humana. Hasta décadas más recientes se había considerado en forma generalizada que los recursos del globo y de las naciones eran inagotables y que el avance tecnológico era más rápido que el aumento de las necesidades de recursos, por lo cual la meta debería ser la maximización de la cosecha, sin importar las consecuencias conservacionistas.

El panorama actual es bastante diferente. Los inventarios de recursos muestran que las posibilidades de expansión y exploración están próximos a agotarse (Le Houérou, 1973). El incremento de la demanda originado en la explosión demográfica y aumento de las necesidades per cápita debe ser satisfecho con otros mecanismos.

El tiempo requerido para duplicar la población del mundo se ha reducido considerablemente durante los últimos años. Hasta hace alrededor de 10.000 años, cuando se inventó la agricultura y ganadería, la tasa anual de crecimiento de la población era de 0,02 por mil, por lo cual se requería de 35.000 años para duplicar la densidad humana. Con la tasa de aumento que existe en la actualidad, que es de aproximadamente de 2,0 por ciento, sólo se requiere de 35 años para duplicar la población (Coale, 1974).

El objetivo principal de la investigación de los recursos naturales debe estar orientado hacia la resolución práctica de los problemas del hombre organizado dentro del ecosistema origen y en ello radica el énfasis que debe dársele a los estudios experimentales y de simulación. Las Universidades e Institutos de Investigación deben estar conscientes del papel que les corresponde en la resolución de los problemas ecosistémicos, planteando en forma integrada los fundamentos en los cuales debe basarse y enmarcarse la investigación tendiente a resolver de manera científica, los problemas de índole práctica (Nava, Gastó y Armijo, 1976).

Existe una diferencia fundamental entre los objetivos tradicionales de utilización y transformación del ecosistema y los que deben buscarse en los fundamentos teóricos de la modelación de ecosistemas optimizados. Tradicionalmente, el objetivo ha sido maximizar la cosecha del sistema, aun cuando ello haya redundado en la degradación de su arquitectura. El modelo final no es, en este caso, el fruto de la planificación o ejecución de otro mejor, sino que debe ser considerado como un accidente o residuo de la cosecha y eliminación del modelo original.

La solución del problema del manejo y transformación del ecosistema antrópico, debe resolverse considerándose en la primera etapa, al ecosistema mismo. La organización de la población humana debe estar circunscrita dentro de los límites de optimización de su ecosistema. En la organización del ecosistema antrópico, el hombre organizado es su rector y arquitecto. La naturaleza tiene un límite máximo y un óptimo que no coincide necesariamente con los intereses y requerimientos de la población humana. Más aún, son generalmente antagónicos, vale decir, que algunos de los atributos favorables al sistema ecológico son nocivos a la población humana o a los individuos y viceversa.

El nivel tecnológico de una agricultura es el resultado de dos grupos de causas diferentes. Uno de ellos está dado por las condiciones generales de la región y país donde se hace la agricultura siendo el otro la capacidad máxima cultural y tecnológica de la población para trabajar a un nivel más alto. En el momento histórico actual, la sola aplicación de una mayor tecnología para incrementar la producción de alimentos no es en ningún caso toda la solución. El éxito de la revolución verde, además de efímero es inadecuado, pues no existen los recursos necesarios para su generalización (Hardin, 1974).

Las ciencias silvoagropecuarias ofrecen a la humanidad las herramientas científicas y tecnológicas fundamentales para la idealización de modelos ecológicos antrópicos, que además de conservar el recurso, maximicen su productividad y eficiencia. No es posible, en la actualidad, que

con la excusa de preservar los recursos naturales se pretenda volver a un primitivismo.

Las circunstancias actuales son diferentes a las que encontró el hombre primitivo al hacer su aparición sobre el planeta hace más de un millón de años. El hombre, que originalmente era sólo un elemento integrante del ecosistema natural, dejó de serlo y se transformó paulatinamente en su rector y modelador. El beneficiario del proceso funcional del sistema, hacia el cual se canaliza la productividad es el hombre, al contrario de lo que ocurría en el modelo original. La modelación del sistema original era solo la resultante del proceso de adaptación y ajuste ecológico al medio, consecuencia de la convergencia natural que tiende a equilibrar recursos y fuerzas.

I
PERSPECTIVA ECOLOGICA DE LA HISTORIA[1-2]

No podemos mirar al futuro y juzgarlo acertadamente mientras no poseamos una comprensión equilibrada de lo que ha ocurrido en el pasado.

CURWEN, 1953

La configuración actual de los ecosistemas es el resultado de un largo proceso de transformaciones (Urey, 1952), en el cual han intervenido procesos internos de la corteza terráquea, la evolución y transformación propia de la biocenosis a través de más de dos mil millones de años y la aparición reciente del hombre hace apenas un millón de años. La vida de los pueblos no se mide, como la de los individuos, por años sino que por siglos o fracciones de siglo (Correa, 1938). La comprensión de la evolución de las comunidades bióticas hasta alcanzar su estructura y funcionamiento actual son el resultado de un proceso recíproco en el cual el medio ha modelado al hombre. Al mismo tiempo, la acción del hombre sobre el medio ha ido intensificándose con su evolución biológica, social, tecnológica y demográfica, hasta alcanzar una etapa en que ha llegado a ser el verdadero rector de las transformaciones ecosistémicas.

Es preferible pensar en el concepto de sellos múltiples según el cual la introducción de un nuevo elemento, requiere para resolverse favorablemente de la concomitancia de otros factores, lo cual, en conjunto, da transformaciones bruscas o revoluciones (Dovring, 1969).

El hombre primitivo apareció sobre el planeta con posterioridad a las biocenosis terrestres. Fue una consecuencia del medio, y como tal se presenta como un organismo adaptado a vivir en las condiciones naturales existentes sobre el planeta. En esta primera etapa, el hombre no fue más que un componente del ecosistema, igual como lo eran las otras especies de mamíferos. Su acción sobre el medio era la de ocupar los nichos que le correspondían en el ecosistema natural, complementándose así con las demás especies animales y vegetales.

La acción desempeñada por el hombre en la modelación de los ecosistemas es el punto de partida de varias causas que han operado simultáneamente. La acción no intencionada del hombre primitivo es comparable a la de otros animales omnívoros que existían y existen sobre el planeta en densidades poblacionales muy bajas. En esta primera etapa evolutiva, el hombre era un vertebrado más, otro elemento de la zoocenosis y, como tal, un integrante del ecosistema. Esta etapa se podría definir como la de adaptación de la población humana al medio.

Desde el momento en que el hombre conquistó la tierra se ha transformado en un factor ecológico adicional a los existentes. La evolución dirigida por el hombre es un proceso rápido (Baker, 1971); resulta difícil o imposible interpretar los sistemas ecológicos contemporáneos sin considerar al hombre como un elemento importante en su modificación. La acción del hombre no es de degradación del sistema, sino que de destrucción y rotura del equilibrio natural y de su reemplazo por otro temporal o permanente (Mangenot, 1963). Durante los últimos diez milenios la intensidad de su acción ha sido mayor y más sistemática, diferenciándose de la anterior en que dejó de ser un organismo más y pasó a ser el rector de las transformaciones arquitectónicas de los sistemas, las que, a la vez, regulan su comportamiento. En esta última etapa, el hombre organizado cultural y socialmente, y utilizando su inteligencia, ha aprendido a vivir usufructuando al máximo de los sistemas naturales y transformándolos para satisfacer sus necesidades.

El hombre es una parte integral del ecosistema o medio natural donde vive (Mangenot, 1963).

[1] El objetivo de este capítulo es presentar una interpretación ecológica de la historia, por lo cual sólo se ha tratado de integrar una serie de eventos aparentemente aislados en una unidad ecológica coherente. El material y los hechos presentados corresponde a los trabajos citados en el texto; el cual, en el presente estudio sólo se le ha interpretado ecológicamente.

[2] El presente capítulo fue elaborado con la colaboración del médico veterinario Jorge Gastó Coderch.

La interacción recíproca entre el hombre y su medio se ha traducido en que su cultura le ha permitido transformarse en una especie generalista, que se puede adaptar a una amplia gama de ambientes específicos (Hester, 1970).

Diversas estrategias han sido utilizadas en este proceso de adaptación y ajuste, las cuales conviene conocer y analizar en detalle si se desea continuar regulando la estructura de los sistemas, pero esta vez con una base más ecológica y mejor fundamentada. La acción del hombre sobre las comunidades vegetales y animales ha sido directa como predator y cosechador de comunidades. Su acción ha sido a través de la remoción de huéspedes, la alteración de hábitats y, mediante la introducción de especies de animales y de plantas exóticas, simultáneamente con la dispersión de enfermedades y otras plagas, en las más variadas regiones del mundo. La acción del hombre ha sido frecuentemente accidental y sólo ocasionalmente planeada, pero el rango de su acción ha sido más bien amplio, circuscribiéndose dentro de márgenes estrechos sólo en contadas situaciones (Hester, 1970). Las escasas áreas vírgenes que encuentran en la actualidad, representan áreas inhabitables en su mayoría, por razones climáticas, dificultades de acceso o tamaño restringido (Mangenot, 1963).

No es posible ignorar el origen animal del hombre, aunque ello se haya intentado. La especie necesita alimento para vivir, oxígeno para respirar, espacio y tiempo para eliminar y degradar los desperdicios de los procesos biológicos y requerimientos de espacio, ya que no se puede tener una vida agradable si la densidad de la población es demasiado elevada (Thomson, 1970).

La acción antropogénica se ha ejercido con un criterio de explotación más bien que de manejo del sistema ecológico. Sólo durante los últimos años, se ha comenzado a tomar conciencia que la resultante, si se continúa prolongadamente, puede concluir por dañar en tal grado al sistema que al final lo haga intolerable para los requerimientos antropogénicos. Existe en la actualidad, una gran diferencia entre la actitud de los pueblos frente al medio en que habitan y las acciones que toman en el manejo y utilización de los recursos (Tuan, 1970).

La adaptación del hombre a los más variados ambientes que existen sobre el planeta ha sido más bien cultural que física (Hester, 1970). La acción prolongada de explotación, transformación y eliminación de desperdicios antropogénicos puede concluir en una transformación ambiental de tal intensidad que lo haga sobrepasar los límites de tolerancia ambiental de la especie humana. La destrucción del sistema puede también conducir a una caída de la productividad, incompatible con los requerimientos de la creciente población humana.

Las relaciones con el medio deben ser analizadas desde dos ángulos diferentes; uno es el del hombre-animal con todas sus necesidades y acciones sobre el medio, y el otro es el del hombre-inteligente organizado socialmente en grupos y naciones. La realidad silvoagropecuaria actual no es consecuencia del azar sino que de un proceso de transformaciones del recurso natural influido por las características propias del medio y la actitud de los pueblos que han ejercido su acción sobre él.

Las estrategias utilizadas para modificar el ecosistema y lograr cambios que conduzcan a un funcionamiento diferente, son variadas; distintos pueblos, en diversas épocas y lugares geográficos han actuado en varias formas, aunque se presenten algunas características en común (Dansereau, 1957). Hay pueblos que han tenido más éxito que otros en la modificación del ecosistema, transformando los atributos que era factible y conveniente hacerlo. Otros pueblos, en cambio, no han sido capaces de ejecutar inteligentemente estos cambios y continúan viviendo en el subdesarrollo, ya que el grado de desarrollo silvoagropecuario de un pueblo se mide por su capacidad de manejar eficientemente los ecosistemas.

Algunos de los cambios que ocurren en las revoluciones se deben a transformaciones graduales que han operado a lo largo de un prolongado proceso evolutivo, que se resuelve en un corto lapso (Dovring, 1969). En la actualidad, sigue siendo posible mejorar sustancialmente los ecosistemas agrarios (Keller, 1956).

Proceso de evolución ecosistémica

Evolución de la biocenosis

La historia de la aparición y evolución de la vida en el planeta se incia hace más de 2000 millones de años, cuando la tierra era sólo una masa esférica de material que se encontraba a temperaturas muy altas, incompatibles con la vida. Fue necesario que pasaran varios millares de años para que la temperatura se redujera a niveles que permitiera alguna forma de vida (Figura I-1).

Los primeros organismos que hubo sobre la tierra fueron sólo segmentos de protoplasma sin estructuras sólidas o esqueletos que pudieran dejar una huella fosilizada del pasado. Los antecesores de los primeros organismos que hoy se encuentran fosilizados en las rocas, aparecieron mucho después que dichas partículas de protoplasma. La era en que se desarrollaron corresponde al Arqueozoico o Era del comienzo de la vida.

Los seres vivos se adaptan al medio en forma individual modificando su morfología, tamaño o funcionamiento interno, lo cual se denomina plasticidad ecológica. Es una característica propia de cada individuo, pero su margen de plasticidad potencial está fijado al momento de nacer de acuerdo a su estructura genética. Las poblaciones

de organismos de la misma especie necesitan, además, adaptarse ecológicamente, lo que se logra a través de la selección y evolución de ellos que conduce finalmente al desarrollo de estructuras genéticas capaces de producir poblaciones de organismos mejor ajustados al medio. Un tercer mecanismo de adaptación al medio es a través de las sucesiones ecológicas. Los ecosistemas naturales se van modificando a través del tiempo y ajustando los grupos de organismos y proporción de ellos, de acuerdo al medio donde se desarrollan, lo cual es, en verdad, una adaptación integral de la comunidad.

El medio físico terrestre ha ido cambiando gradualmente en el transcurso del tiempo y al cabo de un período muy largo se presenta un panorama ya muy diferente. Los organismos, que originalmente se encontraban adaptados a un medio determinado, tuvieron que cambiar y adaptarse al nuevo medio o desaparecer.

Algunos no fueron capaces de cambiar, lograron persistir por períodos más largos de tiempo migrando hacia otros lugares donde existían condiciones de hábitat compatibles con sus límites de tolerancia. Otros, en cambio, lograron modificarse y adaptar su anatomía y comportamiento a las condiciones del medio cambiante. Los que no lograron adaptarse en el lugar ni al que migraron desaparecieron, dejando en este proceso sus nichos y hábitats desocupados. Ellos fueron posteriormente ocupados por otros organismos ya existentes en el lugar, los cuales ampliaron su nicho, o bien, fueron reemplazados por nuevos organismos.

Durante el Proteozoico, la Era siguiente, que corresponde a lo que se ha denominado de la iniciación de la vida, algunos organismos muy simples se desarrollaron. Sólo se han encontrado fosilizadas algunas algas y otros organismos inferiores pero son actualmente escasos y difíciles de descubrir.

Durante el Paleozoico, desde hace 500 millones a 375 millones de años, predominaban sobre el planeta grupos inferiores de organismos que pueden ser clasificados en una sola gran categoría, la de los invertebrados. Eran, sin embargo, menos evolucionados, habían logrado adaptarse al medio existente en aquel entonces y constituyen la base del desarrollo posterior de otros grupos de organismos. Entre los fosilizados, los más antiguos que existían en esa Era corresponden a representantes de algunos de los grupos que aún existen tales como langostas, jaivas, almejas, corales y pulpos.

Luego de una prolongada dominancia, que se extiende hasta hace 375 millones de años, durante la misma Era del Paleozoico, la Edad de los invertebrados abre paso a la Edad de los peces. Aparecieron los peces propiamente tales, los tiburones y otros grupos. Finalmente, la Era concluye con la Edad de los anfibios, luego que algunos de los organismos de la etapa anterior migraron hacia la tierra que ya estaba poblada por algunas especies vegetales y por insectos. Dicha etapa se prolonga de 300 millones de años hasta 200 millones de años atrás.

El ambiente terráqueo continúo cambiando y los organismos que existían sobre la tierra continuaron evolucionando. Cada etapa evolutiva significaba un avance en las posibilidades genéticas de evolución de otros organismos mejor adaptados. El Mesozoico, de menor duración que la Era anterior, se prolongó hasta hace 60 millones de años y es la Edad de los reptiles, donde aparecen especies terrestres gigantes que terminaron por dominar el planeta. Los bosques de coníferas, palmeras y Ginko bilobas estaban habitados por dinosaurios y otras especies relacionadas de tamaños variables desde el de un ave de corral hasta los gigantes que habitaban los bosques y que alcanzaban a pesar hasta 60 toneladas (Sparre, 1956). En esta Era comenzaron a aparecer las especies vegetales modernas que se caracterizan por reproducirse por semilla.

Todos estos cambios, tanto los de naturaleza geomorfológica y climática, como los debidos a la biocenosis, fueron modelando un nuevo ambiente. La evolución de nuevas especies encontraba como marco y fuerza seleccionadora ecosistemas muy diferentes a los de las Eras anteriores. El Cenozoico es la Era más reciente y de mayor importancia para la especie humana, pues aparecen sobre la tierra los mamíferos que luego dominarían el planeta durante todo los Períodos Terciario y Cuaternario. Desde hace 60 millones de años hasta hace un millón de años, los mamíferos dominan la biósfera.

Los cambios climáticos y geológicos ocurridos al comienzo del Período Terciario cambiaron la faz de la tierra, pues no sólo el medio cambió, sino que la vegetación y la flora también se transformaron sustancialmente. Hace 60 millones de años, al entrarse al Período Terciario, durante el Eoceno, la fauna cambió. Los grandes reptiles se extinguieron definitivamente para que los mamíferos comenzaran a evolucionar hasta que lograran finalmente dominar la tierra. Durante el Cretáceo, otro gran cambio había ocurrido sobre la tierra, cual es el de reemplazo de las gimnospermas por las angiospermas (Sparre, 1956).

Durante el Eoceno, el clima se mantuvo muy parecido y la flora no cambió considerablemente. En la Patagonia, la flora era casi subtropical con vegetación muy similar a la del norte de Argentina y sur de Brasil. La Antártica estaba cubierta de bosques de *Nothofagus* (robles, raulíes y coigües) y de *Araucaria*. Después, durante el Oligoceno el clima cambió bruscamente, se hizo más frío, y las floras se transformaron, cambios que

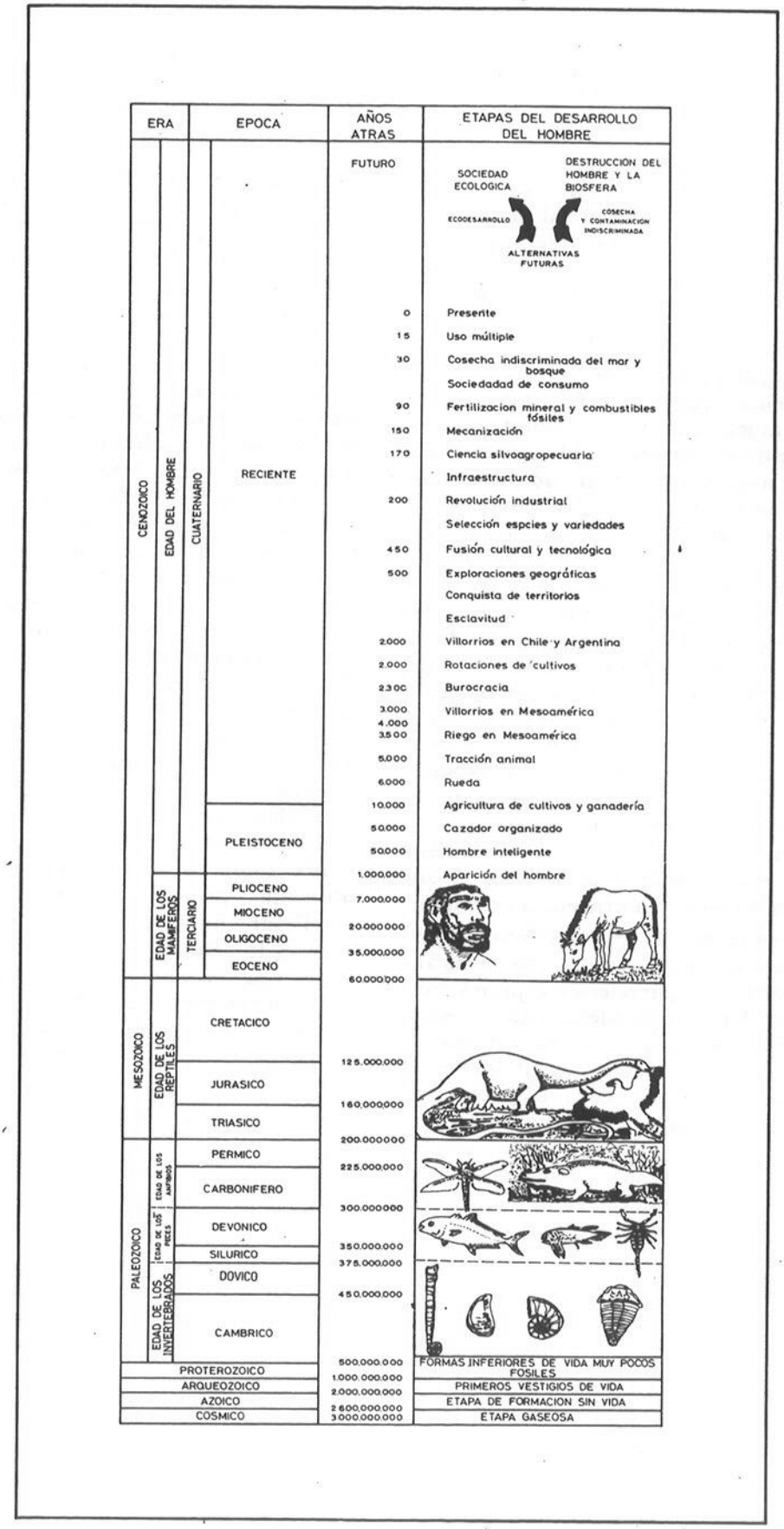


Figura I-1. *Tiempo geológico y etapas del desarrollo del hombre.*

se continuaron hasta el término del Terciario (Sparre, 1956).

Durante el Pleistoceno hubo cuatro glaciaciones que se denominan Gunz o inicio glacial, Mindel o daniglacial, Riss o gotiglacial y Wurm o finiglacial. Según el mismo autor, los hielos llegaron hasta Santiago, lago Nahuel-Huapi y Península de Valdés. La vegetación de la zona austral migró hacia el norte, hasta una latitud difícil de precisar pero que se presume que corresponde aproximadamente a la del Río Elqui. Junto al aspecto climático, el plegamiento andino continuó durante todo el Terciario y el Cuaternario, lo cual circunscribió aun más las migraciones florísticas y contribuyó a la desertización del norte de Chile.

En la región norte, según Sparre (1956), existe una vegetación atacameña y otra antofagasteña que migraron desde el noreste, desde centros más evolucionados. Estos, en la actualidad, se hallan situados a mayores altitudes que al momento de ocurrir las migraciones. Hacia el sur, desde Coquimbo a Linares, la vegetación es de origen similar pero está fuertemente mezclada con elementos australes incorporados durante las migraciones pleistocenas. Los bosques de Fray Jorge y de Talinary, en la provincia de Coquimbo, donde predominan *Aetoxicum punctatum, Drimys winteri, Rhaphithamnus spinosus* y *Myrceugenia corraefolia,* son elementos australes que, debido a condiciones mesoclimáticas especiales, han logrado permanecer ocupando el extremo septentrional de su área de distribución. No son, por lo tanto, verdaderos relictos de vegetación, aunque más hacia el sur los elementos australes comiencen a dominar.

El Cenozoico es la Era de los mamíferos pequeños, los que luego ganaron estatura hasta alcanzar el tamaño actual. Aparecieron especies herbívoras que habitaban las praderas que ya existían sobre la faz de la tierra, las cuales utilizaban como estrategia defensiva la velocidad que eran capaces de desarrollar, para evadir a sus predatores. Los mamíferos demostraron estar mejor adaptados que otros grupos de animales, pues además corresponden a una etapa más avanzada de evolución. Se desarrollaron también, además de los grandes herbívoros, los carnívoros y otros animales que continuán habitando las selvas.

El hombre-animal

La huella dejada por la familia a la cual el hombre pertenece, Homonidae, puede ser trazada desde hace alrededor de un millón de años. Las semejanzas y analogías del *Homo sapiens* u hombre moderno con las de otras especies encontradas y estudiadas en el proceso de evolución del hombre son muy marcadas (Weckler, 1957; Brown, 1949). Los seres humanos son animales, a pesar del esfuerzo intelectual desplegado por filósofos y teólogos a través de los tiempos para demostrar lo contrario. Es sólo en su intelecto que el hombre se diferencia de otras especies animales, pero si se considera que el intelecto es uno de los atributos de la mente, esta diferencia es sólo en magnitud y no en calidad (Thomson, 1970). El protohombre del Pleistoceno era probablemente sociable, formaba grupos familiares estables y era, además, territorial (Bartholemew y Birdsell, 1953).

Los atributos biológicos del hombre en relación al ambiente en que vive emanan de sus características anatómicas, fisiológicas y de comportamiento, que son fundamentalmente similares a las de los otros mamíferos. Desde el punto de vista ecológico, el hombre-animal no pasa de ser otra especie más de la zoocenosis. Sus rasgos anatómicos y morfológicos son similares a los de otras especies animales con las cuales está emparentada desde su origen. Sus requerimientos alimenticios y nutritivos son similares a los de otras especies animales con las cuales ha competido tradicionalmente, en la utilización de los limitados recursos disponibles.

El sistema circulatorio y digestivo de la especie humana y su aparato bucal presentan mucha similitud con otras especies animales, siendo su sistema nervioso también semejante como asimismo el sistema de locomoción y su estructura ósea. Las necesidades de recursos y de hábitat semejantes a los de otras especies origina algunos de los problemas ecológicos que el hombre, desde un comienzo, debió enfrentar.

El hombre primitivo apareció tardíamente sobre el planeta. Hace apenas un millón de años existe sobre la tierra deambulando en busca de alimentos, protección y condiciones que le permitan llevar una vida más exitosa. Como especia animal, es la resultante de un largo proceso evolutivo en el cual diversos grupos de organismos fueron apareciendo y evolucionando y, a menudo, desapareciendo luego de una larga permanencia en la tierra.

Las relaciones ecológicas con su medio eran las de predator omnívoro que debía buscar su alimento y colectarlo sin la ayuda de herramientas ni de armas elaboradas por él mismo. El hombre primitivo y sus antecesores utilizaban para la captura del alimento, su capacidad biológica respecto a velocidad ý a fuerza para atrapar, utilizando primordialmente sus extremidades y su boca en la acción de dominar a la presa. Sólo lograba capturar a algunas especies animales que estaban a su alcance y dentro de los límites de tolerancia de su capacidad biológica. Los frutos vegetales, que además de ser alimentariamente compatibles con sus atributos biológicos estaban ubicados al alcance del hombre o de sus sentidos, podían ser colectados por el bípedo.

Según Clark (1960), el hombre del Pleistoceno era omnívoro en algunos casos, y en otros vegetariano, y vivía en campos abiertos, organizado

en grupos sociales. Parte de su alimento consistía en los órganos subterráneos de las plantas para lo cual debía cavar la tierra. Desde entonces ya influía en la formación del suelo tanto al removerlo como al hacer las veces de agente de erosión.

La evolución, desde su antecesor de la misma familia Hominidae al hombre moderno *(Homo sapiens),* ocurrió en algún momento no determinado aún, pero que se presume acaeciera hace cincuenta o cien mil años atrás. (Thomson, 1970).

La acción del hombre sobre el medio natural que le rodeaba fue escasa. Ello se debe a que la densidad poblacional era bajísima por su incipiente adaptación al medio, a su incapacidad de incrementar la cosecha de alimentos unido a otras circunstancias requeridas para la reproducción y espacio vital. Debió competir con otros predatores carnívoros, herbívoros y omnívoros. Además era constantemente afectado por otros elementos de la biocenosis que predaban sobre él, fuera de parasitarle y causarle enfermedades. El medio abiótico, los accidentes y la intensidad de los factores ambientales también le afectaban. El resultado evolutivo final se revela por la acción progresiva de adaptación de su intelecto (Mallowan *et al.*, 1946), genotipo, fenotipo y modelo de comportamiento y aprendizaje al medio donde evolucionó (Hester, 1970).

La acción del medio sobre el hombre, a través de la modelación evolutiva fue mayor que la del hombre sobre el medio, la que difícilmente se hizo sentir en la modelación de un funcionamiento y arquitectura del sistema centrado en el hombre. Otras especies animales eran, por ese entonces, tanto o más importantes que el hombre.

Tecnología de caza y recolección

La primera gran revolución tecnológica del hombre *(Homo sapiens)* para eliminar inteligentemente las limitantes que regulaban su capacidad de utilizar el ambiente natural donde evolucionó, fue la tecnificación de la cosecha. Hasta ese entonces, su densidad poblacional estaba limitada por su capacidad de cosecha que era equivalente a la de otras especies animales que existían sobre el planeta y que ocupaban la biocenosis natural.

En una primera etapa, la incidencia del hombre sobre el ecosistema fue ejercida a través de la caza, pues practicaba una ganadería de vida silvestre no domesticada. Reguló en forma selectiva algunas especies, controlando algunas y estimulando a otras. El desarrollo de este tipo de ganadería, no se conoce en detalle y sólo se dispone de una información muy vaga. La estrecha gama de poligástricos unidos a la baja densidad poblacional que existía, por ejemplo, en Chile conducen a la interpretación de la existencia de una producción precaria.

La caza con ayuda de piedras y palos de la manera más rústica utilizada en la captura de presas o de las mismas herramientas empleadas en la recolección y cosecha de frutos le dieron a la especie humana una ventaja muy grande sobre otros animales competitivos. El desarrollo de herramientas y armas más eficientes fue aumentando su capacidad de cosecha. En América, la habilidad y capacidad del indio como cazador, habitante de las grandes llanuras americanas se incremento considerablemente al introducir el equino (Farlo, 1968).

La etapa de tecnología de caza y recolección marca el comienzo de la diferenciación del hombre animal, pues en ella se inicia la adaptación del medio al hombre. Al contrario de lo sucedido en la etapa anterior, cuando el hombre sólo se limitaba a cosechar los productos del ecosistema natural, sin introducirle cambios dirigidos a modificar el medio, en este período de su desarrollo se caracteriza por independizarse del sistema ecológico natural. Deja de ser un componente interno y se transforma en el mecanismo que regula, dirige y orienta los cambios ejercidos sobre él. Se transforma de cosechador natural en cosechador organizado y, desde ese momento es responsable de las modificaciones de la productividad y estabilidad del sistema silvoagropecuario (Figura I-2).

Los restos fósiles encontrados en las excavaciones donde se han estudiado las huellas del hombre primitivo, indican que pueden distinguirse varias etapas de desarrollo tecnológico dentro de un período que se inició presumiblemente hace menos de cincuenta a cien mil años, cuando la modelación evolutiva fundamental del *Homo sapiens* ya había ocurrido.

El resultado final de la aplicación de mayor tecnología a la cosecha, considerada desde un punto de vista ecológico, fue que la limitante del ecosistema, estimado desde un punto de vista antrópico, dejó de ser la capacidad de captura y comenzó a ser la capacidad productiva de la biocenosis natural. La densidad de la población humana aumentó hasta alcanzar un equilibrio con la capacidad productiva del sistema. La presión de caza fue tan alta, que incluso se ha llegado a culpar al hombre primitivo de la extinción de algunas especies animales que en el pasado eran abundantes; mientras los frutos vegetales se cosechaban también en forma intensiva (Martin y Wright, 1967).

La capacidad sustentadora de la biósfera se copó y la población humana no pudo incrementar su densidad más allá del número que podía ser alimentado con la productividad neta de productos utilizables por el hombre. Las prácticas de conservación y almacenamiento de los alimentos cosechados eran también rudimentarias o simplemente no existían, y por ello una alta proporción

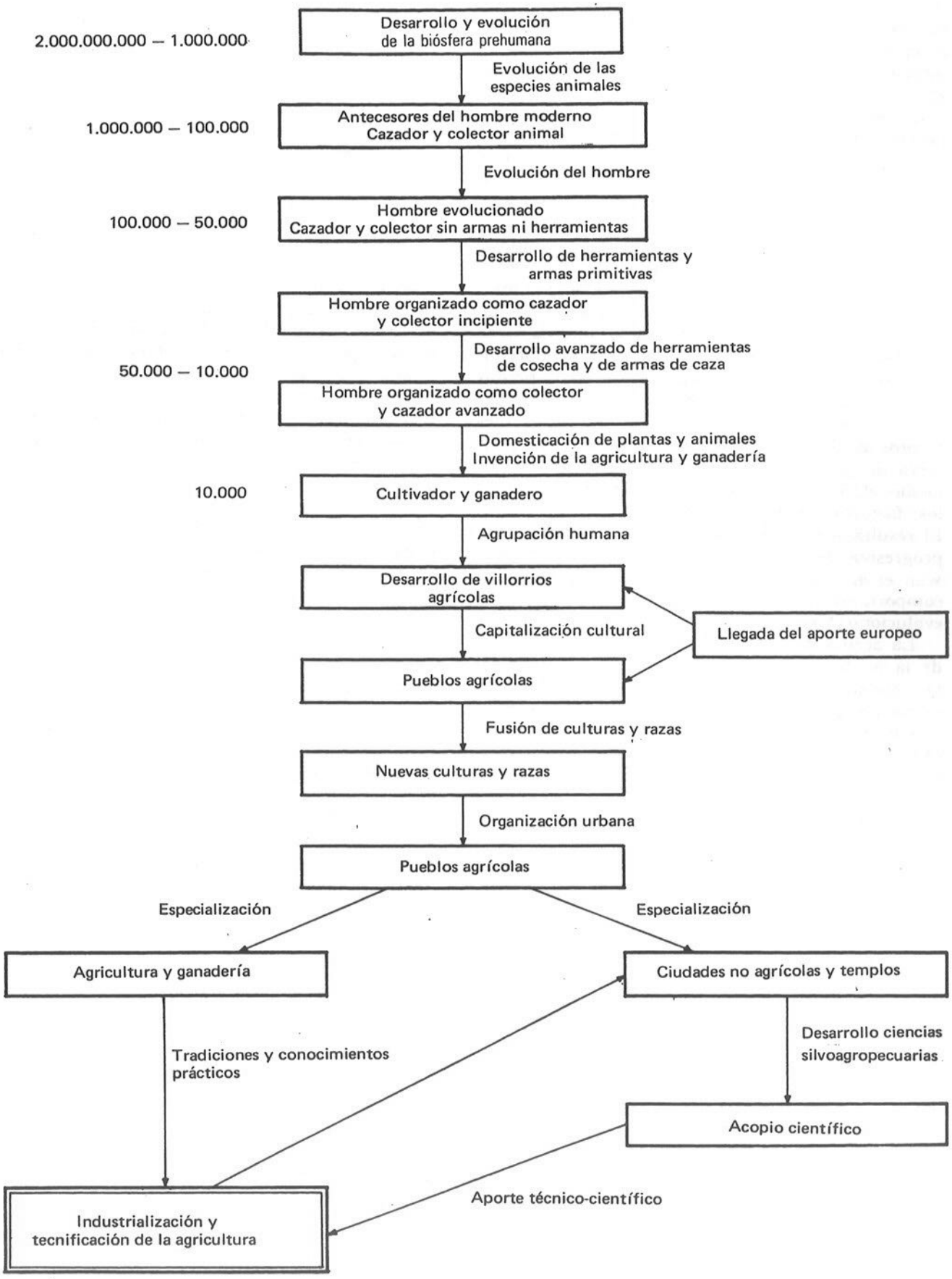


Figura I-2. *Etapas del desarrollo silvoagropecuario.*

de la productividad debía perderse (Wheat, 1967).

La influencia más marcada de la acción del hombre sobre el medio fue la eliminación de los grandes herbívoros, reduciendo así la presión de pastoreo y permitiendo el desarrollo de especies leñosas en la pradera. La promoción del fuego tuvo el efecto contrario, al aumentar el área de praderas (Baker, 1971).

Los cálculos más optimistas indican que la productividad de los ecosistemas naturales de la época, habría correspondido a los requerimientos alimentarios de una persona por cada 500 hectáreas. Las estimaciones de la población total humana que podría haber ocupado la tierra, en aquel entonces indican que no sobrepasaba los diez millones de habitantes (Thomson, 1970). La densidad humana debió haber permanecido en esa cifra durante un período muy prolongado de tiempo, pues el hombre no conocía otras estrategias para eliminar las limitantes de productividad de las biocenosis.

A medida que se fueron controlando las limitantes ecosistémicas, la productividad de alimentos antropogénicos fue aumentando hasta alcanzar el equivalente a una capacidad sustentadora de 30 millones de personas en la etapa de agricultor y ganadero. En tiempos del Imperio Romano, se calcula que la población mundial alcanzaba ya a 200 millones. Posteriormente, en el año 1600 d.C., había en el mundo una población de 500 millones de habitantes, la mitad de los cuales vivían en Asia. En 1800 la población se había duplicado alcanzando ya a los 1.000 millones de habitantes.

La regulación de la población humana se hizo en función de las limitadas disponibilidades de alimentos, por medio de mecanismos tales como las tradiciones tribales y algunos tabúes como la prohibición de tener relaciones sexuales durante el período de lactancia de la madre, el aborto compulsivo, infanticidios, sacrificios humanos, expediciones de cazadores de cabezas de las tribus vecinas y otras prácticas. El advenimiento de la revolución agrícola ocurrido hace 8.000 a 10.000 años elevó considerablemente las limitantes en la producción de alimentos y no hubo, por lo tanto, razón de controlar la población a niveles bajo el tamaño de la tribu (Wynne-Edwards, 1964).

Willey (1960) divide las etapas en los tres períodos que se ha hecho mención en los párrafos anteriores. La primera es la de juntadores de alimentos y predator natural, etapa en la cual los implementos tecnológicos empleados en la recolección de los alimentos demuestra una falta de especialización. Los restos encontrados junto a las osamentas de mamíferos del Pleistoceno indica, en alguna medida, la captura de los grandes animales existentes en ese entonces. Los artefactos y los remanentes encontrados en América son equivalentes a los del Paleolítico en el Viejo Mundo. No existe suficiente información de fechas al respecto, pero algunos antecedentes sitúan ciertas evidencias en el año 22.000 a.C. (Willey, 1960).

La segunda etapa de este período, según Willey (1960), es la de cazadores del Pleistoceno. Durante la última porción del Período Interglacial de Wisconsin, en Norteamérica, el hombre se transformó en un eficiente cazador de los grandes mamiferos del Pleistoceno o Edad de Hielo tales como mamuts, mastodontes, camellos y búfalos. Las etapas de la transición desde el período anterior no están claras, ni tampoco la coincidencia de etapas con el Viejo Mundo, ya que las herramientas utilizadas no corresponden a las de los otros continentes. Presumiblemente, los instrumentos de caza son invenciones del Nuevo Mundo donde, a su vez, evolucionaron independientemente. Algunos de los instrumentos de caza y de preparación del animal son evidencias de este período y datan de entre los años 15.000 a.C. y 7.000 a.C., pero en otros estudios datan entre los años 9.000 a.C. y 5.000 a.C.

Los eventos que pusieron fin a esta época de cazadores están mejor delimitados que sus inicios. Después del período de recesión de los hielos se redujo considerablemente el área de dispersión de los grandes mamíferos, ya que la tierra comenzó a hacerse más árida. En el año 5.000 a.C. los grandes mamíferos estaban concentrados en las praderas de norte y Sudamérica y los cazadores ya se habían especializado en la captura de animales en esos hábitats.

La tercera etapa, según el mismo autor, es la de recolección de alimentos y cazador organizado. El hombre primitivo de América, en esta etapa de desarrollo, había logrado un avance tecnológico tal que le permitía mayor eficiencia en la explotación de ambientes regionales. Es una etapa más avanzada que la de simple predator, en la cual el hombre ya había logrado juntar mayor riqueza material, formar comunidades mayores y disponer de poblaciones más estables, lo cual ocurrió en su mayor parte entre los años 6.000 a.C. y 2.000 a.C. con algunas excepciones que datan del año 8.000 a.C.

La etapa del Paleolítico, representada por el hombre como cosechador de alimentos, concluyó en el Cercano Oriente en el año 9.000 a.C. Las personas que representan esta etapa eran cazadores y colectores que vivían primariamente en cuevas (Wright, 1970). En otras regiones del mundo, la etapa concluyó en épocas diferentes. En las diversas localidades de América concluyó en años muy distantes, de acuerdo a lo presentado por Willey (1960) y que se puede observar en la Figura I-3.

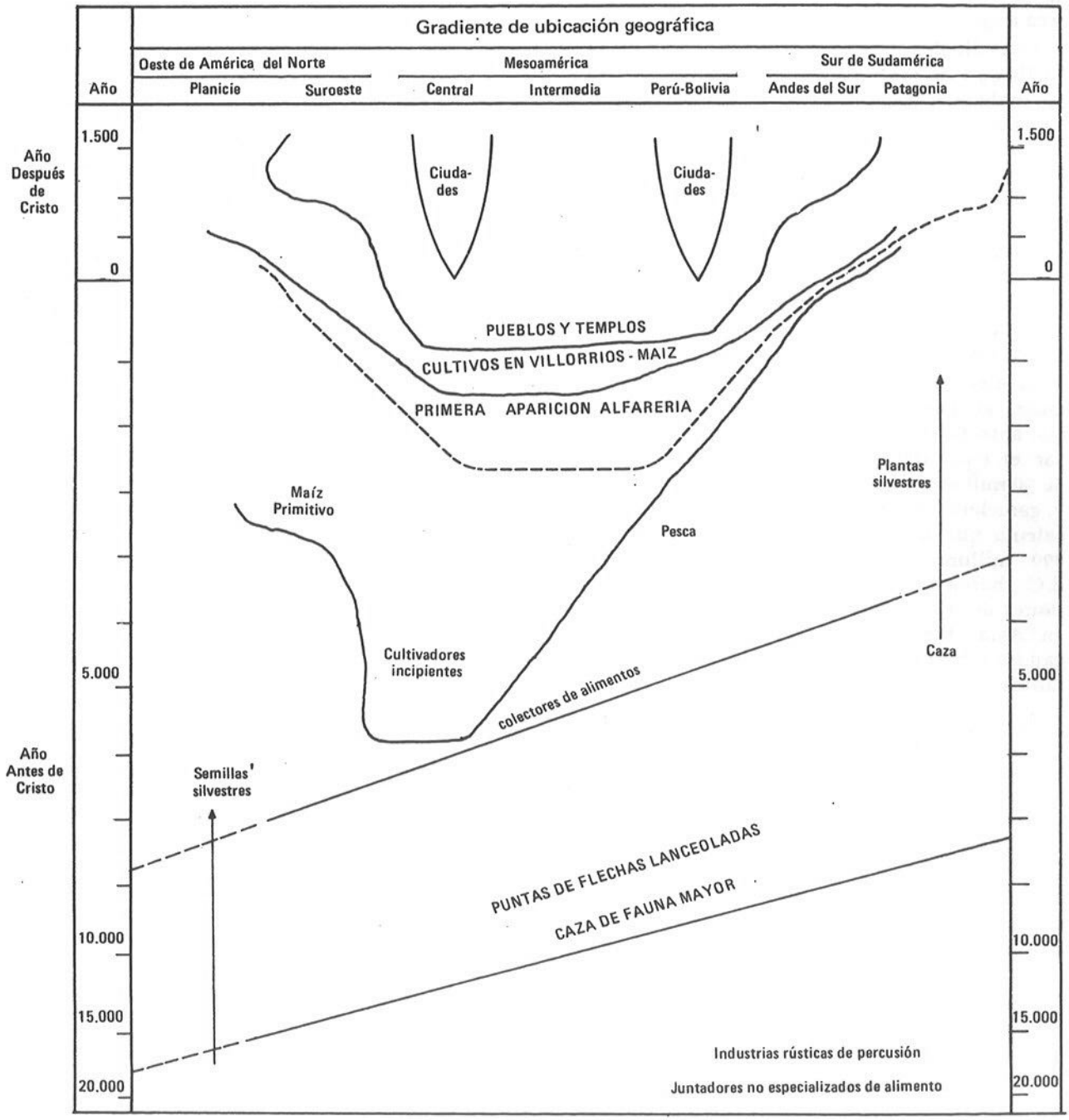


Figura I-3. *Tipos de agricultura en América, de acuerdo a la ubicación geográfica y período (Willey, 1960).*

Solheim (1972) presenta un esquema de las etapas de transición que ocurrieron en el Sudeste Asiático. El Lítico, que corresponde al Paleolítico Medio e Inferior, es la Edad de Piedra en la cual las astillas de piedra se utilizaban como herramientas, período que concluyó aproximadamente en el año 40.000 a.C. El siguiente período es el Lígnico o Edad de la Madera. En él, la madera se hizo más importante que la piedra, y el bambú especialmente, reemplazó a la piedra. Los límites arbitrarios establecidos son entre los años 40.000 a.C. y 20.000 a.C. Al tercer período se le designa como de Cristalización, durante el cual las culturas locales comenzaron a tomar forma o a cristalizar, prolongándose hasta el año 8000 a.C. En la primera parte de este período aparece una agricultura incipiente, para que luego, en el año 13.000 a.C. apareciera la cerámica y la domesticación de plantas y animales. Disponían de cerdos domesticados y de perros y, además, tenían un elevado conocimiento de las prácticas hortícolas básicas. El cuarto período corresponde al período Extensionista, denominación que se refiere a la tendencia general del período, en la cual los montañeses de la época anterior se dirigieron a colonizar los hábitats habitables de las tierras bajas. El Período Extensionista se inicia en el año 8.000 a.C. y se prolonga hasta comienzos de la Era Cristiana. Se caracteriza por la sofisticación de los decorados en la cerámica, por la metalurgia del bronce y del cobre y por el cultivo del arroz. La época se inició con la conclusión de Pleistoceno o Edad del Hielo.

Las opiniones en torno a la actitud de las tribus primitivas frente a la naturaleza están divididas. Algunos opinan que era diferente de la del hombre moderno, tanto en lo que se refiere a distancias, tiempo, prediciones del futuro, como a la hostilidad del mundo exterior (Simpson, 1964). El hombre primitivo convivía con la naturaleza y tenía otro concepto de lo que era y de la utilidad que prestaba siendo su acción, en algunos casos, similar a la del hombre moderno (Kluckhohn y Murray, 1970).

El hombre primitivo no tenía, según Güthrie (1971) una mejor actitud hacia el medio natural que le rodeaba que la del hombre moderno. Es una distorsión de los hechos atribuirle al hombre primitivo una actitud que le permitía vivir en armonía con la naturaleza (Love, 1961; Childe, 1954; Clarke, 1947; Malin, 1953).

Se ha insistido que el hombre primitivo vivía en armonía con el medio (Roszak, 1969; Fertig, 1970), pero no es así. El hombre comparte con otros animales su falta de preocupación por los efectos de su acción sobre el medio, y no existe a este respecto diferencia entre la acción del hombre primitivo y la del moderno. Su actitud respecto a la naturaleza no ha cambiado desde que evolucionó el hombre primitivo; sólo el tamaño de la población y la sofisticación tecnológica son diferentes (Güthrie, 1971).

La escasez de recursos naturales pecuarios era superior a la capacidad tecnológica de los habitantes primitivos de mejorar su producción. Con el material genético que contaban y el avance tecnológico de la época, no habrían podido mejorar esa agricultura y ganadería de vida silvestre, en forma tal que hubiere significado una cosecha sostenida mucho mayor. La estrategia ganadera, basada únicamente en la caza de vida silvestre y recolección de frutos naturales, completó una etapa del desarrollo silvoagropecuario del país. Alcanzó ciertos límites sobre los cuales era difícil que esos pueblos primitivos pudieran pasar, pues eran necesarias otras estrategias y un desarrollo cultural más avanzado.

Cultivos y ganadería

La transformación del hombre desde colector de alimentos a productor constituye, de por sí, una revolución cuya importancia para la humanidad es difícil exagerar (Love, 1961; Iversen, 1956). La etapa de cultivadores y ganaderos que ocurrió entre los años 9.000 a.C. y 7.000 a.C. en el Viejo Mundo, fue caracterizada por un mayor uso de vegetales que en el Paleolítico, aunque no existe evidencia de domesticación de plantas (Harlan, 1969; Braidwood, 1962). El principal alimento durante dicha etapa lo constituían las ovejas, pero se desconoce si éstas eran domesticadas o no.

La domesticación de especies o la introducción desde regiones vecinas, vino en ese entonces a aportar una solución al problema silvoagropecuario, que posiblemente existió e hizo crisis en aquella época. Se desarrolló una ganadería de vida silvestre y ganado doméstico de uso múltiple y una agricultura de cultivos. En esta forma fue posible ocupar una mayor diversidad de nichos ecológicos y de regiones naturales y tener, por lo tanto, una mejor eficiencia y productividad silvoagropecuaria.

Fue necesario domesticar o incrementar las especies ya domesticadas debido a las mayores necesidades de la población, originadas en el rápido desarrollo cultural de los pueblos. Además, el avance en el grado de organización de estos pueblos y las mayores necesidades de vestuario, transporte y tracción, crearon una creciente demanda de subproductos silvoagropecuarios.

Bajo condiciones de equilibrio mantenido y bien logrado, las culturas prehistóricas no habrían evolucionado nunca (Maruyama, 1963). La necesidad de disponer de suficiente cantidad de los alimentos requeridos por la especie humana ha sido uno de los mecanismos reguladores de su comportamiento y actitud frente al medio natural que le rodea. La escasez y variabilidad anual de la productividad de alimentos de las poblaciones naturales, debió haber motivado al hombre a

recurrir a fuentes adicionales que ofrecieran mayor capacidad productiva y consistencia. El ímpetu en la domesticación de plantas fue la necesidad humana de colectar el máximo de alimentos con el mínimo de esfuerzo (Helback, 1959).

En el desarrollo de la domesticación deben ser consideradas las circunstancias existentes al momento de iniciar la producción de alimentos. De acuerdo con Wilke *et al.* (1972) el modelo cibernético propuesto por Flannery (1968) es de la mayor utilidad en la explicación de origen de la agricultura, en circunstancias de que existía un sistema donde estaban en equilibrio medio con la cultura. Este equilibrio se rompió debido a un proceso de selección amplificadora de algunos cultivos que terminaron por transformarse genotípicamente y producir cambios positivos que condujeron a una alteración del ecosistema de toda la región.

El origen de la motivación del hombre al desarrollo de cultivos y ganadería, debió también haber estado relacionado con la necesidad de producir sus alimentos en sitios contiguos a sus moradas donde estaban mejor protegidos de los ataques de tribus enemigas. Los estudios demográficos y geográficos muestran, en general, que existe una marcada tendencia a concentrar las poblaciones humanas en lugares próximos a los centros de producción, donde además de las facilidades de cosecha se defiende el territorio de la ocupación por otros grupos o tribus que buscan cosechar los productos de la bioma.

Queda una pregunta por resolver, una pregunta que las excavaciones y la historia han sido incapaces de contestar. La revolución agrícola, que posiblemente existió, ¿fue el resultado de cambios climáticos que obligaron al hombre a adaptarse a nuevas condiciones o el de la inventiva humana aplicada a la resolución de problemas del agro? Previo a la etapa de revolución agrícola durante el Paleolítico, los cambios fueron lentos (Wright, 1970).

No basta con que exista la necesidad de resolver algún problema para que éste se resuelva; es necesario que se establezcan también las relaciones causales entre la producción agrícola y los mecanismos que la regulan. El hombre primitivo debió haber descubierto la consistencia de las relaciones causativas entre la especie y la productividad de elementos de interés antrópico, como también las relaciones entre la especie y el ambiente requeridos para que se desarrolle. Algunos hábitats demostraron ser más favorables para el desarrollo de la especie que otros. Las tierras circundantes a las orillas de los ríos y quebradas son los lugares más adecuados y lógicos para el desarrollo de la agricultura. La presencia de agua asegura la propagación de plantas y la supervivencia durante la sequía (Wright, 1963). Otros autores, en cambio, discrepan al afirmar que la domesticación tuvo su origen en regiones áridas montañosas o de lomajes (Flannery, 1965; NacNeish, 1964).

La agricultura fue inventada por lo menos dos veces. Las plantas y los animales se domesticaron en el Viejo Mundo y el proceso se repitió luego de manera independiente algunos milenios más tarde en el Nuevo Mundo (Solheim, 1972). Los estudios relacionados con la transición desde la etapa del hombre cazador y cosechador hasta su transformación en domesticador de plantas y animales, indican que la transición ocurrió varias veces y en varios lugares diferentes y distantes. Los mecanismos de ella son complejos y, a pesar de existir condiciones similares favorables, la transición ocurrió en algunas regiones pero no en otras (Wilke, *et al.*, 1972). Solheim (1972) sostiene que las evidencias actuales indican que además de las revoluciones agrícolas registradas en Asia Menor y en Mesoamérica, un proceso análogo ocurrió cinco mil años antes en el Sudeste Asiático.

La transformación del hombre en cultivador y ganadero es la resultante de un proceso complejo que involucra varias etapas de transformación de la biocenosis y de los demás componentes del sistema. La forma de alcanzar la máxima productividad fue estimulando el crecimiento por medio de labores del suelo, concentración del crecimiento a través de la siembra, remoción de la competencia de otras plantas, y protección del cultivo contra el daño de animales (Helback, 1959). En la primera etapa se incluye la elección de especies de interés antropogénico consideradas valiosas por la magnitud de su productividad o bien por la calidad del producto obtenido. La elección no pudo haber sido masiva, pues sólo se eligió a aquellas especies que durante la etapa de cosechador y cazador presentaban mayor interés. El punto de partida fueron las especies, que a través del proceso de evolución natural concluyeron por transformarse en organismos productores de algún tipo de tejido que fuera de mayor interés antropogénico, ya sea que se tratara de animales o de vegetales. Tanto la cebada como las dos especies de trigo fueron primero cosechadas en estado silvestre en su región de distribución natural, mucho antes que las prácticas de su cultivo se iniciaran (Harlan y Zohary, 1966).

Luego de elegidas las especies fue necesario colectarlas, en el caso de los vegetales o capturarlas, en el caso de los animales. El ambiente o territorio donde el organismo debía desarrollarse debió modificarse dentro de los límites que permitiera la supervivencia de las especies colectadas. La transformación ecosistémica pudo haber sido el fruto del impacto casual de la acción antropogénica sobre el medio, o bien una acción dirigida hacia algún objetivo preconcebido.

El hombre primitivo derribó y quemó árboles y luego preparó la tierra para cultivos o bien la utilizó con praderas y ganadería. Las praderas de Europa son, en una alta proporción, la resultante de la transformación de terrenos forestales en pratenses y de cultivos (Love, 1961). Para que exista domesticación, primero debe haberse establecido la práctica de cultivación, lo cual involucra tanto a las labores de suelo, como al control de los predatores y la reducción de la competencia de las malezas. La cuarta etapa incluye la introducción de la especie al nuevo ambiente y territorio de naturaleza antropogénica.

El cuidado y manejo de los organismos debió haber sido diferente de acuerdo a las circunstancias locales y a las tradiciones y costumbres de la época. Bajo el nuevo marco antropogénico, las especies seleccionadas debieron evolucionar hasta producir nuevas variedades, estirpes o razas más productivas o mejor adaptadas a algún ambiente determinado. Una de las primeras modificaciones antropogénicas de las especies fue la alteración de los organismos para que se ajusten a sus necesidades (Heiser, 1969). Asimismo una de las etapas más cruciales en la historia de los pueblos de América, como también del Viejo Mundo, fue la de su transformación en agricultores y ganaderos (Figura I-4). En esta etapa se reemplazaron los alimentos silvestres por los producidos en una agricultura y ganadería incipientes (Coe y Flannery, 1964).

La domesticación de plantas y animales mantenidos y manejados en ambientes antropogénicos constituyen una revolución real de la agricultura. Es interesante notar la coincidencia entre la domesticación de plantas y la de animales, las cuales ocurrieron en la misma época (Love, 1961). Su resultado fue el mayor control ambiental y la producción posterior de cambios culturales acelerados (Wright, 1970). Nunca existió, según Coe y Flannery (1964), una revolución agrícola en Mesoamérica, pero tampoco en el Viejo Mundo. La adición gradual de especies domesticadas tales como maíz, fréjoles y zapallos o calabazas en la dieta, y de especies silvestres de animales y plantas fue cambiando gradualmente la vida de los pueblos. La introducción del riego del maíz en Mesoamérica, alrededor del año 1500 a.C. terminó con el nomadismo y las tribus se transformaron en sedentarias (Coe y Flannery, 1964).

Algunas tribus, sin embargo, aprendieron a cuidar el ganado en su trashumancia y deambular en busca de su alimento, y son las tribus nómades; mientras otros pueblos dependían primeramente de los cultivos, y se transformaron, por lo tanto, en sedentarios (Love, 1961).

La mayor influencia humana sobre el ecosistema se logró cuando el hombre se hizo agricultor y ganadero. La elección de especies y su selección para la alteración de frutos, semillas o partes vegetativas condujo hacia el desarrollo de variedades y especies más productivas y mejor adaptadas al medio de influencia humana. Asimismo, la detoxificación de las porciones comestibles y la adaptación al método de cosecha, al seleccionar especies vegetales anuales versus perennes y formas vitales de matas en lugar de lianas, que era lo prevalente en la naturaleza, condujo a la modelación de otras fisonomías y arquitecturas fitocenósicas (Baker, 1971).

La importancia ecológica de la domesticación radica en el traslado de la especie hacia nichos y hábitats donde originalmente no se adaptaba y en la remoción de la presión ambiental natural sobre el proceso de selección y evolución, lo cual permite la supervivencia de fenotipos originalmente eliminados en las poblaciones naturales, simultáneamente con la eventual selección de características no convenientes para la población natural o silvestre (Flannery, 1965).

Según Willey (1960) existen cuatro orígenes de agricultura incipiente en América, y algunas de las especies que aún se consumen fueron domesticadas en esta época. Entre los años 7.000 y 5.000 a.C. se domesticó en México y Guatemala al zapallo y posiblemente pimientos, calabazas y fréjoles. En la fase siguiente, se domesticó definitivamente los fréjoles entre los años 5.000 y 3.000 a.C. y luego, entre los años 3.000 a.C. y 2.000 a.C. el maíz.

La costa de Perú es el segundo centro de tradiciones de la agricultura incipiente. Los remanentes encontrados datan por lo menos del año 2.000 a.C., e incluyen conchas marinas, zapallos cultivados, pimientos, calabazas, algodón y fréjoles *(Canavalia),* además de raíces y frutos silvestres, pero se desconoce si hubo conecciones entre los primitivos agricultores de Perú y los de América Central. En el año 700 a.C. aparecen, sin embargo, las primeras conexiones con el Perú, al introducirse el maíz, lo cual se hizo como una introducción de una variedad mejorada, al contrario de lo sucedido en la región norte de Mesoamérica (Willey, 1960).

La tercera tradición de agricultura incipiente es la de los bosques tropicales de Sudamérica, donde se domesticó la mandioca *(Manihot utilissima* y *M. api)* y el camote *(Ipomea batata).* La evidencia indica que ello ocurrió en las tierras bajas de Venezuela con anterioridad al año 1.000 ó 2.000 a.C.

La cuarta tradición es la del valle de Mississippi, alrededor del año 1.000 a.C., que incluyen la maravilla o girasol *(Helianthus annus), Chenopodium* sp. y zapallo *(Cucurbita* sp.). Esta tradición puede haberse generado de manera independiente o haber sido estimulada por la tradición mesoamericana (Willey, 1960).

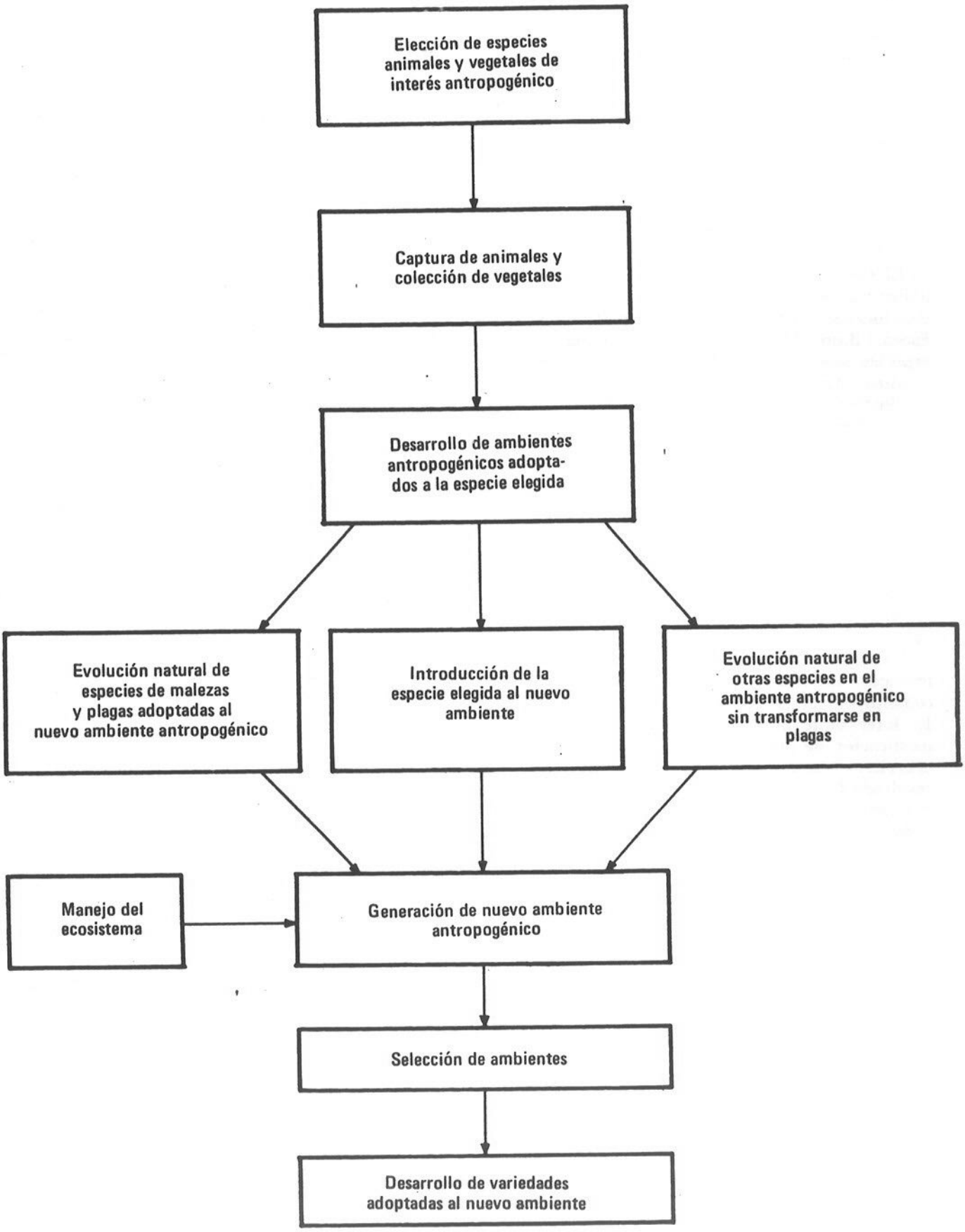


Figura I-4. *Etapas en la transformación del hombre en cultivador y ganadero.*

La primera aparición del trigo cultivado, en el Viejo Mundo, es 7.000 años a.C. en Jarno en las tierras altas de Irak-Kurdistán, y se trata de *Triticum dicoccum* derivado del silvestre *Triticum dicoccoides* y *Triticum monoccoides* derivado de *T. aegilopoides*. En el sexto milenio, ya existía en Matarrah, en las tierras altas de Kurdistán, trigo cultivado y durante el quinto milenio a.C. se colonizó las planicies aluviales de Irak donde algunos tipos de trigo se adaptaron bien, mientras otros no lo hicieron. De allí, durante el mismo milenio, se extendió a Egipto y a la cuenca del Danubio y del Rhin, en Europa. En el tercer milenio a.C. la colonización agrícola y el trigo se extendieron al resto de Europa Occidental, época en la cual, en Suiza, se cultivaba casi exclusivamente *Triticum compactum*. La misma especie se cultivaba también en Egipto, a fines del quinto milenio. En el tercer milenio se encuentra en Irak y en Asia Menor, aunque sólo en el año 1.000 a.C. logro desplazar a las variedades primitivas (Helback, 1959). A pesar del largo período de domesticación de la planta, aún puede ser mejorada por los genetistas (Mangelsdorf, 1953).

Siglos antes de la invasión incásica, los aborígenes de Chile conocían y practicaban la agricultura y ganadería. La transición de grupos nómades de cazadores a comunidades agrícolas estables apareció en el norte de Chile a fines del paleolítico (Wright, 1963). Sembraban varias especies de cultivos entre los que se incluyen el maíz, fréjol pallar, papa, zapallo, calabazas, quínoa, mango (cereal), madi y ají; las llamas y alpacas formaban la base de la ganadería (Encina, 1940-1952). El cambio de la vida nómade por otra sedentaria estuvo asociado con la captura y domesticación de la llama y alpaca (Wright, 1963). El riego artificial alcanzaba hasta el río Cachapoal, teniéndose sembrados de secano en aquellos sectores situados más al sur, en tanto que cada familia era dueña de un pedazo de tierra contiguo al hogar (Encina, 1940-1952).

La existencia de cerámica no está necesariamente relacionada con la agricultura, pero al menos es indicativo del desarrollo cultural y de un tipo de vida sedentaria. Las tradiciones de cerámica de Sudamérica datan desde aproximadamente el año 2.500 a.C., mientras que en la región boscosa de Norteamérica data del año 1.000 a.C. pero el origen de esta última tradición está, sin embargo, algo confuso. En otras regiones de América, esta tradición se introdujo con posterioridad, entre los años 200 a.C. y 300 d.C., mientras en Chile y en el norte de Argentina la tradición se introdujo sólo a comienzos de la Era Cristiana (Willey, 1960).

No está claro en qué ambiente el hombre sembró las primeras semillas. Pudo haber sido en los basurales (Anderson, 1952), lo cual habría sido ideal para las cucurbitáceas pero no así para los cereales. Las áreas alteradas contiguas a ríos constituyen lugares ideales donde se conjuga la existencia de humedad y las condiciones ambientales ideales para la plántula y la semilla (Flannery, 1965 y Smith, 1965). Las áreas quemadas pudieron también constituir lugares ideales (Heiser, 1969).

La diversificación microambiental crea condiciones más favorables para la domesticación, donde la oportunidad de seleccionar entre una gama más amplia de especies silvestres se incrementa (Coe y Flannery, 1964). Varias circunstancias debieron coincidir para que existiera el desarrollo agrícola. El hombre de finales del Neolítico, en los flancos semiáridos del oeste de los Andes descubrió el uso combinado de agua, suelo, planta y animal y pudo así llevar una vida agrícola sedentaria (Wright, 1963).

El agricultor primitivo de Atacama logró desarrollar una agricultura de jardines-terrazas (Wright, 1963), donde cada pedazo de suelo tenía un significado muy marcado para el agricultor, pues con una limitante tan marcada de superficie agrícola cada planta se cuidaba individualmente. De allí que se haya hecho una rigurosa selección individual de los fenotipos mejor adaptados y más productivos. No fue por casualidad que del paisaje rocoso e inhóspito de la región haya surgido una alta proporción de algunos cultivos tan populares en todo el mundo.

Las habitantes del Paleolítico, en la región que actualmente ocupa el Desierto de Atacama, eran nómades de la Edad de Piedra que habitaban moradas temporales de ramajes y escondites. Carecían de cerámica y de utensilios domésticos y eran activos cazadores (Wright, 1963).

El origen de la domesticación se centra en regiones áridas y de lomaje o montañosas, en terreno diversificado donde existía insuficiencia de alimentos para la población. No existe justificación de iniciar la agricultura en regiones donde exista abundancia de alimentos producidos en forma natural (Heiser, 1969; Harlan y Zohary, 1966).

La reducción constante de las precipitaciones del Desierto de Atacama condujo a la disminución del caudal de los ríos y al secamiento y salinización de los lagos. La consecuencia de las modificaciones climáticas fue la transformación de los ambientes favorables para la vida humana en medios donde la especie no lograba subsistir. El hombre que habitaba en los alrededores de los antiguos lagos de Atacama, ya en la etapa final de transformación en salares, debió emigrar. Los únicos lugares apropiados para ellos eran las quebradas profundas con sus riachuelos y vertientes de agua fría y dulce. En estos lugares, fue donde primero aparecieron las moradas permanentes con murallas de piedra y corrales para el ganado y las terrazas, atravesando el fondo de los valles. Allí se construyeron murallas para facilitar el rodeo de los animales, mura-

llas que durante el período de inundaciones de verano servían para atrapar las partículas de limo arrastradas por el agua. Cumplían, por lo tanto, tres funciones: provisión de agua, profundización del suelo y concentración de los recursos orgánicos producidos por el ganado (Wright, 1963).

La domesticación, en su forma mas simple, involucra una modificación por el hombre de la frecuencia de alelos de la planta o animal, pero ello no ocurre a no ser que exista aislación genética entre la población natural y la cultivada (Wilke *et al.*, 1972). La domesticación de las especies requiere trasladarse a hábitats más favorables tales como sectores planos y con suelos buenos, contiguos a las habitaciones naturales. Uno de los resultados de esta aislación es la selección, emergencia de mutaciones, nuevos híbridos, variedades y ecotipos (Cuadro I-1). La mayoría de las especies domesticadas eran de polinización cruzada, por lo cual fue necesaria cierta aislación en el desarrollo del cultivar (Hutchinson, 1965). La eliminación de las posibilidades de cruzamiento, al cultivar la especie en proceso de domesticación, hace posible la fijación de características de interés antropogénico y acelera el proceso de domesticación (Burkill, 1953).

No se trata, sin embargo, de eliminar completamente el flujo de genes de la población natural, pues en algunos casos como ocurrió con la domesticación del maíz, el continuo aporte de teosinte fue fundamental en la introgresión del maíz, ya que las combinaciones genéticas y la selección ocurren en torno a las preferencias humanas (Wilke, *et al.*, 1972).

Un requisito básico de persistencia que debe tener una especie silvestre, es su habilidad natural de extenderse sobre una amplia área de distribu-

Cuadro I-1. Resumen de las características principales de la transformación de especies vegetales silvestres en domesticadas, según varios autores (Baker, 1971; Heiser, 1969; Wilke *et al.*, 1972; Hartley y Williams, 1956)

Características
Detoxificación de porciones consumibles.
Transformación de plantas perennes en anuales para facilitar la cosecha.
Desarrollo y protección de órganos menos favorecidos en el proceso de selección natural.
Transformación de la forma vital de liana en plantas bajas y concentradas.
Autofecundación en especies cuyo producto es el fruto.
Eliminación de los mecanismos de autodispersión de semillas.
Eliminación de los mecanismos de dormancia seminal y reemplazo por otros de germinación rápida y simultánea.
Reducción o eliminación de la variabilidad genética de las variedades primitivas.
Creación antropogénica de nuevos hábitats y nichos. Estímulo a la evolución de malezas y plagas. Estímulo a la evolución natural de especies que ocupen estos ambientes pero que no constituyan ni plagas ni malezas de cultivos.
Mayores probabilidades de colección de fenotipos con mecanismos más imperfectos de diseminación.
Hibridación del cultivar con las poblaciones naturales, siendo la anterior y posterior aislación beneficiosa en la fijación de la estirpe.
Menor desgrane.
Inhabilidad de adaptarse al ambiente natural.
Poca importancia en ambientes naturales.
Resiembra natural baja o nula.
Dificultades de hibridación con especies naturales debido a diferencias en su área de distribución o algún mecanismo anatomogenético.
Mayor firmeza en el raquis lo cual les hace más adecuadas para la cosecha.

ción. Las gramíneas silvestres se caracterizan por tener espigas que se hacen frágiles con la madurez y caen, siendo los granos transportados por el viento y los animales. Algunos individuos, sin embargo, tienen una tendencia recesiva a desarrollar mayor firmeza en el raquis, lo cual es de interés para el hombre que los cosecha (Helback, 1959).

Las especies domesticadas poseen, en general, menor habilidad de dispersar sus semillas maduras, ya que el hombre ha tenido la tendencia a seleccionar aquellos fenotipos que retienen sus frutos al momento de la madurez. Las técnicas de cosecha han operado como un mecanismo selectivo en la domesticación de plantas, en las cuales los organismos colectados se supone que contienen genes responsables de su mayor resistencia al desgrane. Si este proceso se repite por varias generaciones, la resultante es el desarrollo de poblaciones que presentan un menor grado de desgrane o de desprendimiento de los frutos (Wilke, *et al.*, 1971). La selección natural en el proceso de domesticación favorece a los individuos que, en su hábitat natural, no tendrían oportunidad de subsistir (Helback, 1959).

La mayoría de las especies pratenses, de cultivos o de ganado que se utilizan en sistemas silvoagropecuarias desarrollados por la acción del hombre, tienen antecesores de escasa importancia en sistemas naturales, capaces de ocupar áreas de distribución restringida y comúnmente con valores relativos de importancia muy bajos. Las especies primitivas o silvestres, de donde se originaron las domesticadas, estaban mal adaptadas al medio natural o bien circunscritas a sectores más pequeños que los actualmente ocupados por la especie domesticada (Mangelsdorf, 1952). Hartley y Williams (1956) se refieren a esta afirmación y la confirman en el caso de especies pratenses. La mayoría de ellas, de importancia en sistemas cultivados, son de escasa significación en las praderas naturales o incluso, algunas provienen de biomas forestales o de ecotonos de bosque y pradera, pero muy pocas derivan de praderas. La siega de forraje, la quema de la biocenosis y el pastoreo, son factores importantes de selección de especies en las cuales el hombre interviene directamente (Mangenot, 1963).

Wilke *et al.* (1972), en un intento por explicar la domesticación de plantas enfatizan la necesidad de conocer los factores de selección que terminan por transformarse en una relación causativa de los cambios genéticos de los organismos. En este proceso, dos factores cobran mayor realce y son la importancia de la resiembra en poblaciones aisladas y la cosecha como un agente selectivo.

La dormancia seminal, que es una característica tan importante en especies nativas, se reemplaza por variedades sin latencia o dormancia, que presentan una germinación rápida y simultánea. Además se selecciona para altos rendimientos, comportamiento más predecible, mayor facilidad en el manejo del cultivo y menor variabilidad genética (Baker, 1971).

Las transformaciones generadas en el proceso de domesticación pueden llegar al extremo de hacer a la especie inadaptada al medio natural, aunque ello no siempre ocurra. La alteración del medio por el hombre multiplicó las oportunidades de desarrollo de especies colonizadoras o pioneras. Muchas de las especies cultivadas en la actualidad son pioneras. La maravilla o girasol silvestre *(Helianthus annus)* y el ají silvestre *(Capsicum annum)* son especies pioneras. Trigo, maíz, alfalfa, trébol rosado, frutales, tomate, repollo, lechuga y, en general, la mayoría de las hortalizas y otros cultivos que producen la mayor parte del alimento que el hombre consume son especies pioneras. El ganado doméstico también ha evolucionado en ambientes donde la fitocenosis, si bien es cierto que a menudo no es pionera, se comporta como disclímax o se halle en alguna etapa sucesional distinta del clímax.

En relación a la etapa sucesional del cultivo aparece una discrepancia muy grande entre los cultivos del Nuevo Mundo con los del Viejo Mundo. El desarrollo de condiciones ambientales simulando pionerismo de subseres involucra, fundamentalmente, dos tipos de transformaciones al ecosistema. La remoción del suelo origina una reducción de la competencia de malezas, al mismo tiempo que cumple modificaciones en las características edáficas. Los cultivos que evolucionaron independientemente en el Nuevo y en el Viejo Mundo, son diferentes no sólo específicamente sino que en sus modalidades de cultivo.

Sería interesante conocer si la diferencia fundamental existente entre la agricultura del Nuevo Mundo, donde se cultiva individualmente cada semilla o planta, se inició en esta forma o comenzó haciéndose al voleo, tal como ocurrió con los cereales en el Viejo Mundo. Tal vez fue problema del tamaño de las semillas, pues las cucurbitáceas, los fréjoles y el maíz son de semillas grandes. El cultivo de cereales pequeños requiere una preparación previa de suelos al momento de la siembra, o condiciones edáficas y culturales donde, por alguna razón, el suelo esté preparado (Heiser, 1969).

En la región de distribución natural del trigo, el reemplazo de la vegetación boscosa original condujo al desarrollo y aumento de las especies anuales residentes (Zohary, 1965). La destrucción masiva de los bosques europeos se inició alrededor del año 3.000 a.C. y el proceso ha continuado ininterrumpidamente hasta el presente (Mangenot, 1963).

Las primitivas culturas agrarias del Viejo Mundo cultivaban cebada junto a dos especies de trigo (Helback, 1959). Aun cuando las dos especies de trigo y la cebada fueron domesticadas en la misma región, los tres cereales fueron adaptados y desarrollados en distintas zonas (Harlan y Zohary, 1966).

El locus utilizado en la domesticación de plantas silvestres debe ser necesariamente del área de distribución de la planta. En esta forma, un grupo de personas que haya dependido, por ejemplo, de trigo silvestre, debe de haber desarrollado sus hábitos de subsistencia dentro de los límites de distribución de la especie (Helback, 1959).

Los restos más antiguos de maíz datan de los años 5.200 a 3.400 a.C., los cuales corresponden a maíz silvestre. Otros restos encontrados pertenecen a maíz cultivado (Mangelsdorf, MacNeish y Galinat, 1964). Los mismos autores sostienen que, a pesar del aumento espectacular del tamaño y productividad del maíz bajo la acción del proceso de domesticación, que contribuyó a hacer de este producto el principal alimento de las culturas precolombinas, no ha habido cambios substanciales en 7.000 años que alteren las características fundamentales de la planta.

El tiempo necesario para domesticar una especie puede ser muy variable, pero se presume que para las anuales bastó con unas pocas decenas o centenas de años; pero en las de reproducción vegetativa, el tiempo es mayor (Heiser, 1969). El hombre ha favorecido a algunas especies naturales que se desarrollan a expensas de otras, las cuales, a pesar de su buena adaptación al medio, no pueden soportar la competencia de las otras (Mangenot, 1963). La domesticación deliberada de plantas desarrolló hábitats y nichos donde evolucionaron involuntariamente malezas y otras plagas. La estrategia de desarrollar genotipos de fines múltiples permite a la especie tolerar una amplia gama de condiciones ambientales, lo cual les confiere preadaptaciones a la mayoría de los ambientes en que puede hallarse la plaga. Si la maleza permanece prolongadamente en un hábitat determinado, puede concluir en la formación de razas locales (Baker, 1971).

Las especies ruderales o malezas pueden tener forma vital de hierbas, lianas, arbustos o árboles pero, al mismo tiempo, son muy prolíferas y su presencia está estrechamente ligada a la del hombre. Entre ellas, se encuentran las heliófitas que invaden los bosques recién talados; aquellas adaptadas a las tierras abandonadas; a los barbechos; a las orillas de caminos, a los campos de cultivo de granos y a los basurales. Las especies de malezas, a las cuales se han hecho referencia, no existen o tienen escasa importancia en hábitats menos ligados a la acción antropogénica (Mangenot, 1963).

La acción destructora y modificadora de los recursos naturales bajo la presión del hombre es selectiva. Discriminadamente se eliminan algunas especies y, a la vez, se dejan sin tocar otras que se afectan por la modificación microambiental. La tala de los bosques, la quema de la vegetación y la acción del ganado afectan a unas especies más que a otras, al crear nuevos nichos y hábitats y al someter a los organismos a otras presiones (Mangenot, 1963).

El desarrollo de hábitats y nichos antropogénicos, diferentes a los hallados en sistemas naturales estimuló la evolución de otras poblaciones susceptibles de ocupar esos nichos. No todas las especies se comportan como plagas que compiten con los cultivos y las especies domésticas. Algunas especies animales y vegetales evolucionaron sus poblaciones para ocupar nichos y hábitats desocupados, pero sin interferir ni competir con las domesticadas.

El proceso de domesticación es la resultante de transformaciones integrales del ecosistema, que comprende transformaciones genéticas y evolutivas de las poblaciones que forman la comunidad. Incluye, además, modificaciones de los organismos que integran las poblaciones afectando sus características anatomomorfológicas, simultáneamente son su funcionamiento fisiológico. Finalmente incluye también transformaciones sucesionales intensivas que conducen al desarrollo de poblaciones y comunidades mejor adaptadas a las etapas sucesionales en que se maneja el ecosistema.

La transformación del ecosistema, originada en alteraciones antropogénicas, modifica a los tres grupos de organismos que integran la biocenosis: las especies productoras para las cuales se maneja el ecosistema, las malezas y plagas y las especies accesorias o complementarias que ocupan los nichos y hábitats desocupados. La acción modificadora humana es fundamental en el mantenimiento del ecosistema antropogénico, donde las especies domesticadas pueden alcanzar un grado tal de desarrollo y adaptación al medio creado, que su subsistencia se haga dependiente de las alteraciones del hombre (Helback, 1959).

Aun cuando el hombre primitivo logró transformar el ecosistema y hacer agricultura y ganadería, la intensidad y productividad del modelo desarrollado no logró sobrepasar ciertos límites que se consideran muy inferiores a los logrados en los años recientes (Figura I-5). La evolución de los cultivos y de la ganadería está asimismo íntimamente relacionada con el mantenimiento de la fertilidad. El éxito y persistencia de los modelos silvoagropecuarios desarrollados por las culturas del Viejo y del Nuevo Mundo tuvieron enfoques diferentes en torno a este problema. Los

pueblos del Viejo Mundo resolvieron el problema de la fertilidad del suelo desde cuatro ángulos diferentes: la aplicación de abonos verdes, la aplicación de guano de corral, las rotaciones y las leguminosas comestibles.

Varios autores romanos tales como Columella, Cato, Varno, Plinio y Paladio se refieren al cultivo de abonos verdes en las rotaciones, como un elemento mejorador de suelo. Las especies a que se hace referencia son lupino, fréjoles, arvejillas, lentejas, garbanzos y arvejas (White, 1969). La necesidad de abono verde tiene su origen en la degradación natural de la fertilidad de los suelos cultivados y en la incapacidad del ganado de producir todo el estiércol que los cultivos necesitan como fertilizante.

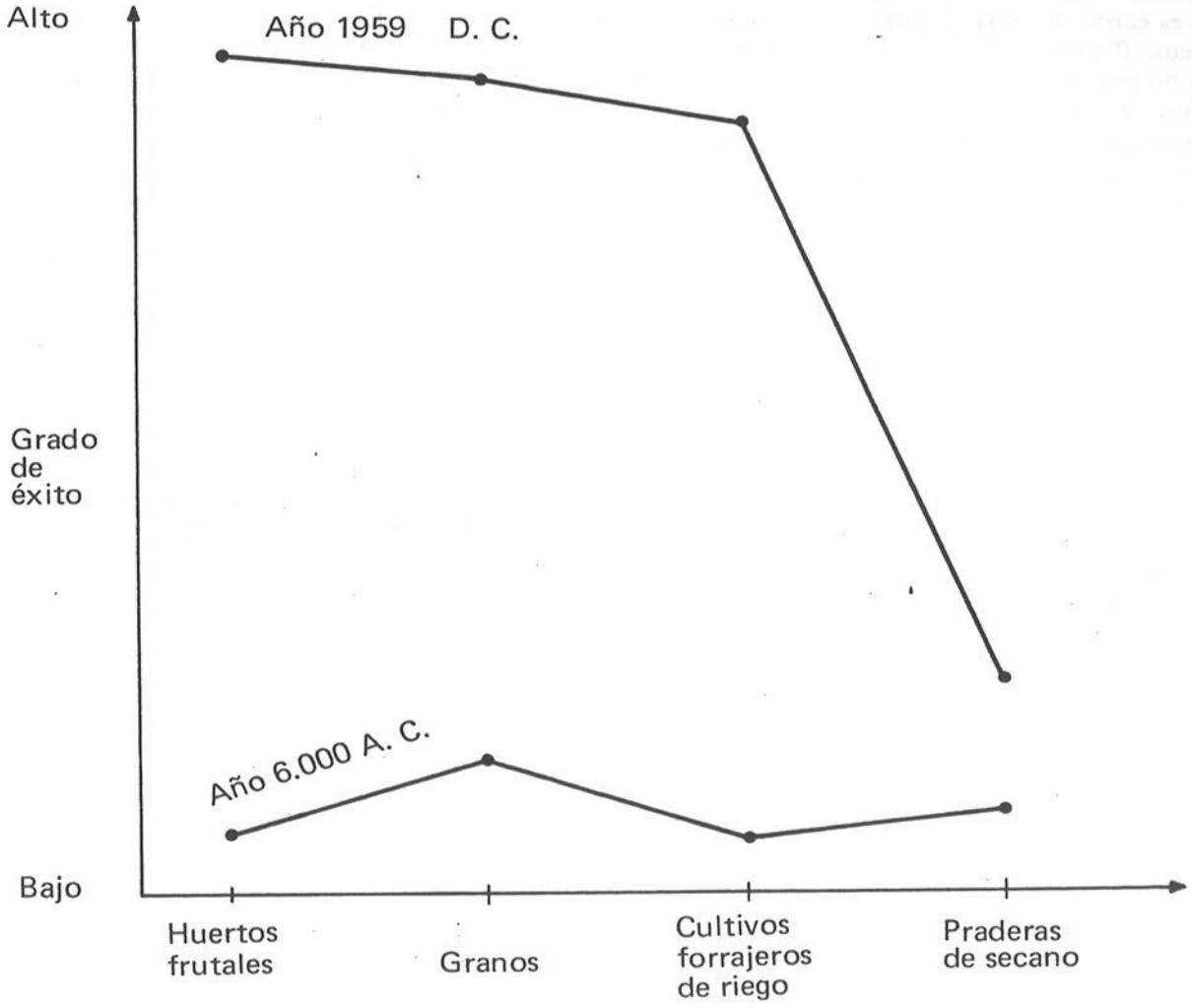


Figura I-5. *Diversidad de cultivos y grado de éxito en el control de limitantes de clima, suelo, pestes, variedades y dificultades de cosecha en el año 6000 a.C. y en el año 1959 d.C. según Love (1961), modificado.*

La inclusión parcial de leguminosas en la rotación fue una etapa importante en la historia del desarrollo agrícola durante los tiempos romanos (Hite, 1969). Columella menciona que la gran alternativa para mejorar la fertilidad y, por ende, los rendimientos de los cultivos cuando no se dispone de suficiente guano de corral, son los abonos verdes. La ausencia de raíces destinadas a la alimentación invernal de ganado acarrea la falta de guano y, ésta ocasiona, la baja en el rendimiento de los cultivos, y así sucesivamente (White, 1969).

La aplicación de guano de corral fue una solución interesante desde mucho antes del Imperio Romano. Desde un punto de vista cualitativo era la solución ideal, pero desde el punto de vista cuantitativo tenía, y sigue aún teniendo, serios problemas, pues la producción del fertilizante no es capaz de copar las demandas totales del producto. Por muy desarrollada que esté la ganadería no puede producir, a través de animales mantenidos en corrales, la cantidad necesaria del producto para mantener una alta fertilidad de las tierras arables utilizadas con cultivos. Era necesario otra solución que resolviera el problema en forma masiva. Ello fue logrado parcialmente con las rotaciones de cultivo, lo que posiblemente constituye uno de los descubrimientos más grandiosos alcanzados en el progreso agrícola del Viejo Mundo.

En tiempos romanos no fue posible eliminar el barbecho por tres razones principales: la escasez de suelos fértiles que pudieran ser cultivados año tras año y fertilizados con productos orgánicos, la escasez de lluvia que hacía necesario almacenar agua en el suelo de un año para otro y, por último, el fracaso de las siembras de primavera, lo cual hacía muy difícil las rotaciones de tres etapas (Parain, 1966).

Lo normal en tiempos romanos y griegos era el cultivo de cereal durante un año, seguido alternadamente por otro de barbecho (White, 1969). Algunos historiadores sostienen que, con anterioridad a la Edad Media, no se hacían rotaciones de tres etapas y muy raramente se dejaba de practicar la rotación cultivo-barbero en la forma sostenida por Parain (1966), pero según White (1969), no era así.

La práctica del barbecho llego a ser generalizada dentro de la agricultura que seguía el modelo romano. Quienes no practicaban el barbecho lo hacían por razones ajenas y antagónicas a la fertilidad. Probablemente algunas tierras de baja fertilidad no podían mantener cultivos continuados, debido a que el propietario necesitaba de la superficie y por ello no podía ocupar la parte del tiempo con barbecho (White, 1969).

Las alternativas de rotaciones eran muy amplias, aunque pueden circunscribirse a los cuatro tipos descritos por Plinio. Para suelos ricos recomienda (White, 1969):

- Cebada, milo, cebada o trigo.
- Trigo Emmer, 4 meses barbecho, *Vicia faba* (habas) o *Trigo emmer* sin barbecho, *Vicia faba*.

Para suelos muy ricos recomienda:

- Trigo, trigo, legumbre.

Para suelos normales:

- *Trigo emmer*, fréjoles u otra legumbre, barbecho.

Los autores que han estudiado la agricultura romana han dejado en la incógnita la relación que existía entre la realidad romana y las recomendaciones de sus agrónomos. Se desconoce con certeza las prácticas silvoagropecuarias del campo romano pero, en general, se acepta que los escritos de los intelectuales del agro o las recomendaciones que aquellos incluían reflejan, en alguna medida, las prácticas de campo. Algunas de ellas, tales como el abono verde, el barbecho descubierto y las rotaciones estaban generalizadas, pero en forma específica se desconoce con certeza cuáles eran las rotaciones más frecuentes.

El panorama del Nuevo Mundo resultaba diferente, pues no se habían descubierto los abonos verdes, lo cual hacía imposible utilizar esta estrategia tan importante de adición de fertilidad al suelo. Además, no se había descubierto tampoco el uso de la tracción animal en las labores agrícolas. Las culturas, en la época precolombina, andinas y las otras, carecían de animales de tiro y de cualquier tipo de carruaje (Hidalgo, 1972). No se conocía el arado ni la rastra, pues aún no se habían descubierto las posibilidades de utilizar los animales domésticos americanos en la propulsión del arado; podrían haberlo hecho, pero no lo hicieron. En el año 1615, por ejemplo, el alimirante holandés Spilberghr visitó la isla Mocha en el sur de Chile y vio a los indios cultivar la tierra con los camélidos domésticos que existían en Chile en la época, y que laboraban como si fueran bueyes o caballos (Correa, 1938). Por ello sus cultivos no pudieron ser al voleo, sino que tuvieron una modalidad diferente: se hacían por golpes, sistema mediante el cual la eficiencia del trabajo humano es mayor.

Los cultivos del Nuevo Mundo, sembrados por planta individual o por golpe, no habrían tenido éxito si no se hubieran hecho en terrenos modificados antropogénicamente para maximizar la productividad, eliminando las limitantes edáficas, hídricas y de cultivos. Las limitantes hídricas se eliminaron mediante el riego; así Chile, a pesar de tener una enorme extensión de territorio sin cultivar, disponía, al momento de su descubrimiento, de cincuenta mil hectáreas de riego. Las limitante de los cultivos se eliminaron a través del mejoramiento de las variedades cultivadas y la limitante edáfica se eliminó construyendo

suelos de buena calidad y haciendo lo que se ha denominado una agricultura de jardín (Wright, 1963).

El aspecto físico del suelo estaba resuelto, pero no el químico. El desconocimiento de las posibilidades de emplear la tracción animal en las labores de preparación de suelo, siembra y cultivo, impidió el desarrollo de grandes concentraciones de animales de trabajo. Ello habría acarreado la necesidad de cortar forraje y almacenarlo, con lo cual la producción de abono orgánico animal habría sido elevada. La ganadería era pastoril y la producción de guano era escasa.

En lugar de desarrollar la ganadería como una estrategia para solucionar el problema de la fertilidad del suelo, en la forma que se había hecho en el Viejo Mundo, en el Nuevo Mundo se recurrió a fertilizar con guano de aves marinas, con peces y con otros animales. Refiriéndose a la región andina, se indica que las siembras de maíz se hacían en grupos de 3 ó 4 semillas, que se fertilizaban, al momento de la siembra, depositando en cada golpe una anchoveta, que enterraban luego que el suelo había sido preparado (Molina, 1895).

Se desconoce las rotaciones que se hacían y la influencia que ellas pudieran haber tenido en el mantenimiento y mejoramiento de la fertilidad. En el Valle de Copiapó, por ejemplo, se hacía, según Molina, tres y cuatro cultivos al año, lo cual sólo podía lograrse con alta fertilización.

La agricultura romana evolucionó también en el desarrollo de cultivos intercalados. El cultivo de cereales progresó en términos de intercalar el cultivo con otros de formas vitales diferentes, orientados al incremento de la fertilidad y productividad. Los cultivos asociados más comunes eran el de trigo con olivos, en la forma mencionada por Columella, indicándose que era una práctica común, excepto en suelos muy pobres, que sólo permitían el cultivo de olivos. Las razones de hacer cultivos asociados pueden resumirse en dos: el añerismo en la producción del frutal, con años alternados de alta y de baja producción, y la posibilidad de cosechar el grano en primavera para luego cultivarlo y esperar hasta el otoño cuando llega la época de cosechar las olivas, ya que el cultivo del suelo antes de la cosecha del fruto es fundamental en el manejo del ecosistema. Los cultivos intercalados de granos, hortalizas o alimentos voluminosos con frutales y vides eran también ventajosos, aunque requerían del riego (White, 1969).

Desarrollo de villorrios y ciudades

Todas las etapas de desarrollo agrícola descritas anteriormente eran de subsistencia. El hombre cazaba o producía lo necesario para su propia subsistencia, puesto que el nicho de todos los hombres era ese. Aún no se había manifestado una diferenciación de los nichos, especializando a las personas en diversas actividades dentro del nicho que le corresponde desempeñar a la especie en el ecosistema, pues no existían todavía centros urbanos donde se originara algún poder de compra o de trueque.

El desarrollo de villorrios es la manifestación incipiente de agrupación humana. Inicialmente fue la resultante de varios procesos que actuando simultáneamente, indujeron a las poblaciones a concentrar sus habitaciones en territorios restringidos. Los hábitats más favorables para la producción agrícola se hallan ubicados en lugares específicos donde se conjugan condiciones edáficas, climáticas e hidrográficas para el desarrollo del cultivo o de la especie humana. Las condiciones fisiográficas, fitocenósicas y zoocenósicas son más favorables en algunos lugares que en otros para la producción silvoagropecuaria y para la construcción de moradas. Las necesidades de esfuerzo mancomunado en la producción agrícola y ganadera, como asimismo en la defensa de sus casas, cultivos y ganado, derivó en la vida sedentaria de villorrios.

De acuerdo con Willey (1960), las primeras evidencias de villorrios aparecieron en algunas regiones de Mesoamérica en el año 2.000 a.C. y en otras se continúo hasta el año 1.000 a.C. La agricultura de villorrios se difundió en toda la región de Mesoamérica donde el maíz, genéticamente desarrollado y económicamente exitoso, llegó a ser un elemento vital en la forma de vida del villorrio. En otras regiones, esta tradición se introdujo incluso con posterioridad, entre los años 200 a.C. y 300 d.C. En Chile y en el norte de Argentina la tradición empezó sólo a comienzos de la Era Cristiana.

La introducción del maíz en la zona tropical de América ocurrió en circunstancias en que la etapa de agricultura de villorrio ya existía desde el año 2.500 a.C. La agricultura del villorrio, estimulada en torno al cultivo de raíces y tubérculos, se desarrolló en algunos lugares entre el año 2.000 y 1.000 a.C. En algunos lugares de América se desarrolló, en cambio, una organización de villorrio sin que se hiciera agricultura, sólo practicando una economía de colectores de alimentos, tal como ocurrió en la costa y en los ríos.

Los estudios relacionados con la iniciación de la agricultura en el Viejo Mundo, efectuados durante los últimos años, indican que alrededor del año 7.000 a.C. se establecieron los primeros villorrios agrícolas en Khuzistan, en la región sudoccidental de Irán, hasta la región montañosa de Zagros, y en las montañas de Taurus en Irán, Irak y Turquía y en el centro de Anatolia y Palestina. La permanencia de estos villorios sólo fue posible luego de la domesticación de los cereales que tuvo lugar al aproximarse el año 7.000 a.C.

Las primeras especies domesticadas fueron cebada de dos hileras *(Hordeum vulgare)* y trigo *(Triticum dicoccum* y *Triticum monococcum),* según Harlan y Zohary (1966).

Las evidencias encontradas de culturas que datan del año 7.000 a.C. indican la existencia de una agricultura desarrollada. Los vestigios hallados dan cuenta de una producción de alimentos bien organizada, donde se cultivaba extensamente trigo y cebada y, además, se disponía de animales domesticados, tales como ovinos, caprinos, porcinos y caninos. Las poblaciones vivían en villorrios permanentes, con casas no muy diferentes de las que se encuentran en la región en la actualidad. La elaboración de herramientas de trabajo y el comercio con otras regiones ya estaban difundidos (Wright, 1970).

La diferencia fundamental entre las poblaciones que subsisten de alimentos silvestres y las que viven en villorrios permanentes, es que las primeras deben explotar una gran variedad de pequeños nichos ecológicos durante cada estación, además que los nichos se encuentran desparramados sobre una amplia gama de territorio que cubre áreas mayores. En contraste, las poblaciones que viven en villorrios tienen la mayor proporción de su producción efectiva de alimentos concentrada en unos pocos ambientes contiguos o muy próximos a sus residencias (Coe y Flannery, 1964).

La invención de la agricultura y de la ganadería produjo transformaciones nunca vistas en la vida de los pueblos. Estos lograron, por primera vez en la historia del hombre organizado, disponer de excedentes agrícolas y conocer la solución para incrementar sustancialmente la producción. El hombre estaba capacitado para aumentar la productividad de la tierra, pero la limitante era su capacidad de habilitar nuevas tierras, haciéndoles además las transformaciones necesarias para mantenerlas productivas, tales como riego y fertilización. Los excedentes de producción de la época tuvieron un efecto decisivo sobre los controles de la población humana.

Los primitivos controles reguladores de la tasa de crecimiento poblacional fueron gradualmente descartados y olvidados, luego de iniciada la revolución agrícola hace unos 10.000 años. El descubrimiento de prácticas agrícolas más avanzadas aumentó considerablemente las disponibilidades de alimentos, lo cual hizo que la tasa de crecimiento vegetativo de la población humana y de la familia fuera el resultado de decisiones individuales en lugar de estar controladas por la tribu, situación que ha continuado hasta el presente (Wynne-Edwards, 1964).

En Mesoamérica, el origen de los pueblos y ciudades fueron los villorrios que se concentraron en poblaciones mayores, especialmente en torno a los templos. Las ciudades y templos de Méjico y Guatemala datan del año 800 a.C., época que también corresponde a las ciudades y templos del Perú (Willey, 1960). En la región subandina, las ciudades y templos son también precolombinos. En el sector oriental y central de Norteamérica las ciudades datan del año 500 d.C. al 1.000 d.C. En ella el cultivo del maíz era una parte esencial del complejo urbano-agrícola.

El concepto de ciudad, siguiendo la definición de la Europa Occidental, se aplica también a la concentración de pobladores que se desarrolló en el Nuevo Mundo. Eran verdaderas aglomeraciones humanas donde existían tradiciones heterogéneas y su poder se extendía sobre un dominio territorial relativamente grande. La ciudad era la capital del imperio (Willey, 1960).

Las culturas modernas se semejan a las primitivas en algunos aspectos generales, pero se diferencian en otros. Las culturas primitivas se diferencian de las modernas en relación a la actitud de utilización de los recursos naturales en tres hechos (Guthrie, 1971):

Tamaño de la población. El pequeño tamaño de las poblaciones, unido a la eliminación de bajas concentraciones de productos biodegradables contrasta con las altas concentraciones urbanas del hombre contemporáneo. Este elimina un alto porcentaje de productos que no son biodegradables, o que tienen una descomposición muy lenta, lo cual afecta al medio.

Sofisticación tecnológica. Permite un mayor nivel de consumo que lo que fuera posible en la sociedad primitiva. Ambas sociedades tienen también una diferente capacidad tecnológica de transformación de los recursos naturales.

Actitud frente al medio natural. El hombre primitivo necesitaba de los recursos naturales para su subsistencia, para lo cual era necesario vivir en armonía con el medio. Por ello las tribus que no fueron capaces de desarrollar una conciencia ecológica, desaparecieron. Esto fue el resultado experimental de transformar el medio y evaluar el éxito o fracaso de la práctica, lo cual no fue por lo tanto, el resultado de un análisis del proceso. Debido a ello no se tomaron acciones contra la polución ni contra la prevención de nuevas prácticas que a la larga concluyeron , en algunos casos, por destruir el ambiente donde habitaba el hombre y del cual usufructuaba. Cuando ello ocurría, la alternativa era trasladarse a territorios aún no destruidos. Con el tiempo, el hombre urbano se ha transformado en el líder de la conservación de los recursos naturales (Guthrie, 1971).

En resumen las etapas características del proceso gradual de desarrollo silvoagropecuario son las siguientes:

Evolución de la naturaleza
El hombre animal

El hombre inteligente
Cosecha vegetal sistemática
Cosecha animal sistemática
Agricultura de cultivos
Ganadería doméstica
Riego
Agrupación en villorrios y ciudades
Burocracia
Esclavitud
Conquista de territorios
Exploraciones geográficas
Fusión
Selección de especies, variedades y ordenamiento
Ocupación de nichos y territorios
Revolución industrial
Infraestructura
Desarrollo de la ciencia silvoagropecuaria
Mecanización
Mecanización mineral y combustibles fósiles
Sociedad de consumo
Conservación de recursos: silvicultura, praderas, fauna silvestre de caza, cuencuas, etc.
Cosecha indiscriminada del mar.
Uso múltiple.

Etapas del desarrollo

El modelo silvoagropecuario chileno es el resultado de la fusión del modelo autóctono con el preconcebido por los colonizadores y adaptado en el transcurso del tiempo bajo la acción de otras influencias y necesidades. La fusión silvoagropecuaria europeo-americana marca el inicio de una revolución del agro sin precedentes en la historia.

El término revolución incluye un período precedente de estagnación, que concluye repentinamente a través de un cambio brusco. Al cambio brusco debe preceder el tradicionalismo, estagnación o la declinación. El término revolución también se emplea en fenómenos monocausales, cuando un factor de desarrollo domina sobre los demás (Slicher van Bath, 1969).

Alrededor del año 1450, el hijo del organizador del imperio incásico Pachucutec, apodado Túpac Yupanqui, emprendió la conquista de Chile, que se afianzó posteriormente hasta el río Maule, aunque sin dominación. Duró, sin embargo, muy poco, hasta la llegada de los conquistadores hispanos poco menos de un siglo más tarde, época en la cual la agricultura floreció (Correa, 1938). Los incas se caracterizaban por no destruir las antiguas culturas existentes en los territorios que conquistaban, dándoles además una unidad territorial y un ordenamiento político, de comunicaciones, de comercio y cultural equivalente al de una gran nación. Fomentaron también las obras de riego que ya existían en el país.

Con anterioridad a la llegada de los ejércitos incásicos a Chile, existía en el centro y sur del país una cultura avanzada, desde hacía seis a ocho siglos. Era la cultura chibcha, que se expresaba materialmente a través de la alfarería que practicaban, los avances en la industria del tejido, en la crianza de ganado doméstico y en la agricultura (Encina, 1940-1952).

La introducción del hombre europeo en los ecosistemas chilenos significó cambios profundos en los elementos integrantes como asimismo en la concepción de éstos y la idealización de la estructura y funcionamiento. El hombre europeo mediterráneo se forjó en un ambiente similar al de Chile central y sur, pero bajo tradiciones y culturas diferentes. Conoció otra flora y fauna, a la cual fue capaz de domesticar en un período muy largo de tiempo y obtuvo con ella un dominio adecuado del medio, logrando obtener mayor producción agrícola que sus necesidades. El desarrollo de su modelo requería de elementos de trabajo, densidad poblacional alta y disponibilidades de la flora y fauna domesticada en su medio natural. Afanosamente el elemento hispánico trató de reproducir su propio modelo en las tierras de América. No lo logró jamás, pero en cambio desarrolló un nuevo ecosistema que integraba algunos de los mejores componentes del sistema europeo y del americano.

Los colonizadores europeos, a su llegada a América en el siglo XV y XVI, se encontraron con un esquema de estructura, funcionamiento y dinámica en el cual el hombre ya desempeñaba un papel importante en la regulación del ecosistema. No era un simple cosechador, habiéndose ya transformado en un productor que haciendo uso de los recursos a su alcance que existían en el continente, los manejaba al nivel de sus tradiciones, cultura y desarrollo tecnológico del momento. Era indispensable mantener una organización adecuada y estable para subsistir, donde las condiciones de equilibrio ecológico son tan difíciles e inestables. Ya en 1552 se hacía sentir el efecto de la ruptura de esta organización (Hidalgo, 1972).

A la llegada de los conquistadores españoles a Chile, en la primera mitad del siglo XVI se observaba ya un panorama con intervención marcada de los nativos del país. Los pueblos agro ganaderos del norte grande estaban ubicados en los oasis precordilleranos donde se podía utilizar los escasos recursos fluviales. Sus dominios, probablemente, se extendían al interior de la cordillera, donde pastaban los camélidos que se utilizaban en especial para el transporte de carga y producción de lana (Hidalgo, 1972).

Las poblaciones autóctonas del norte chico construían, contiguo a sus casas o habitaciones, graneros o silos que servían para conservar el alimento. No está claro si la finalidad de estas construcciones tan íntimamente relacionadas con su cultura agraria sedentaria, era la de mante-

ner almacenados productos para enlazar con la cosecha del año siguiente, para la eventualidad de una mala cosecha, o bien, para tributación a sus gobernantes.

El primitivo habitante de Chile ya había aprendido y practicaba cierto manejo del ecosistema. Había dejado de ser el simple animal humano que predaba sobre la fauna silvestre que lograba capturar y de los frutos naturales, hojas y raíces que recolectaba con sus manos. Había aprendido a cazar y pescar con la ayuda de implementos tales como flechas, lanzas y trampas, con lo cual sus disponibilidades de alimentos dejaron de estar limitadas por su capacidad de captura y cosecha comenzando a estar limitadas por la capacidad productiva de la biocenosis natural. Por otra parte, el desarrollo de herramientas lo hizo más eficiente en la cosecha de productos vegetales.

La agricultura y ganadería que halló Valdivia a su llegada a Chile desde Copiapó al Biobío y desde el río Toltén al seno de Reloncaví, eran relativamente avanzadas. Los indígenas vivían de la agricultura y ganadería y no de los frutos naturales de la tierra, como frecuentemente se ha dicho, siendo el avance agropecuario del país un legado de las culturas que precedieron a la incásica. El riego se empleaba hasta el río Cachapoal y la base de su alimentación eran los cultivos de maíz, papas, fréjoles pallares, quínoa, madi, ají, zapallos, calabazas, mango (cereal), tabaco y una avena pequeña (Encina, 1949-1952; Wormald, 1972).

La revisión de escritos de los cronistas de la época, demuestra que la producción excedía a las necesidades de alimentos, y que el excedente se utilizaba en sostener la estructura sociopolítica imperial de la cual eran súbditos (Hidalgo, 1972). Al sur del río Maule la producción también era abundante. Según Molina (1895) se cultivaba maíz, mango, guenguén, tuca, quínoa, fréjoles, papa, ají y madi. Entre los animales se disponía del chilihueque, un camélido que producía carne y lana y del cuye.

En Copiapó se cultivaba maíz, que tenía un excelente desarrollo y crecía mejor que en cualquiera de los otros valles, produciendo hasta cinco mazorcas por planta, además de producir plantas de gran tamaño. Fuera de ello existía producción de fréjoles, papa, quínoa y algodón. En el valle de Huasco no se cultivaba mucho algodón pero se cultivaban zapallos, pero en Coquimbo, ya no se cultivaba el algodón (Hidalgo, 1972). Se comenzó desde un principio a cultivar trigo y cebada además de manzanas, duraznos, membrillos, perales, limas, naranjas, limones, damascos, ciruelas, granados, y los mejores melones del mundo (Lovera, 1867).

Una de las especies cultivadas a que hace mención Herrera (1901) es la teca. El cronista indica que la siembra se hacía temprano en febrero o marzo, siendo su cosecha también temprana, en noviembre, con anterioridad a los cereales europeos. Su aspecto era similar al de una cebadilla, de media vara de alto, casi como una avena, siendo en grano similar al del centeno. La cosecha se hacía antes de que se secara totalmente la planta y luego se le dejaba en manojos para que el sol la secara; con ella hacían harina tostada. Bibar (1966), refiriéndose a un valle cercano a San Pedro de Atacama, indica que existía abundancia de algarrobos *(Prosopis chilensis)* de gran calidad, de cuyos frutos los indios hacían un pan y una bebida muy sabrosas. Existía también chañares *(Geoffrea decorticans)*, cuyo fruto era muy abundante y apetecido por los indios y consumido como fruto y como bebida. En la zona de Coquimbo había también abundancia de algarrobos, chañares, calces y arrayanes. Los principales cultivos en San Pedro de Atacama eran maíz, papas, fréjoles y quínoa (Bibar, 1966), además de los zapallos.

La comida de los indígenas de la región andina era principalmente maíz, papas, fréjoles, quínoa, algarrobo y chañar (Molina, 1895). Hoebel (1961) le da mucha importancia a los fréjoles en el desarrollo de las culturas americanas; aunque quizás no fue tanto en superficie como el maíz, pero desde el punto de vista nutritivo sí que lo fue, debido a su contenido proteico. La quínoa se cultivaba en la mayor parte del territorio, incluso en Chiloé, con posterioridad al año 1875 (Cavada, 1912). Otro de los alimentos que consumían los nativos de norte chico es el neguey que no es otra cosa que el fruto natural producido por algunos cactus que viven en los secadales o terrenos no regados (Bilbar, 1966).

Varios relatos de la época confirman la existencia de una agricultura y ganadería avanzadas en la zona sur (Encina, 1949-1952). Pedro de Valdivia, a mediados del siglo XVI, dice que la tierra era próspera en agricultura y ganadería, similar a la de Perú, y menciona entre los cultivos al maíz, papas, quínoa, madi, ají y fréjoles. Hurtado de Mendoza, en su viaje al seno de Reloncaví en el siglo XVI, reafirma lo aseverado por Valdivia al sostener que incluso en las latitudes más meridionales, los indios eran amigos de sembrar y de criar. Los relatos de Cortés Ojeda, en el mismo siglo, se refieren a la abundancia de alimentos vegetales y de ganado, pero resalta el hecho de que la fitocenosis había sido transformada, pues el cronista indica que en su viaje a Ancud encontró abundancia de maíz, papas y quínoa en tierras bajas y sin monte (Encina, 1940-1952).

Entre las fibras, utilizaban la del algodón que cultivaban en los valles del norte grande y chico y la de una planta natural no identificada que llamaban cabuya majalan (Bibar, 1966). Antes de la invasión incásica los naturales consumían pescado de esteros y ríos, mariscos del mar y carne de

los animales terrestres que cazaban (Correa, 1938).

Rosales (1969), en sus crónicas de la época, hace resaltar la importancia de la pesca marina en la alimentación humana. Indica que en la región comprendida entre la Imperial y Toltén la abundancia de peces era muy alta, y que la resaca solía arrojarlos a la playa dejándolos varados. En una sola redada los indios de la zona sacaban de dos a tres mil corvinas. En el mes de enero se juntaban los indios a pescar y luego de la faena hacían charqui de pescado, el que guardaban para el resto del año. El cronista indica que en el año 1652, estando en el río Imperial, los indios le dieron tantas corvinas que logró secar 10 quintales de ellas. Algunos pueblos costeros del norte grande y chico hasta Coquimbo, eran también pescadores (Bibar, 1966).

A la llegada de los colonizadores europeos, la ganadería había alcanzado cierto desarrollo que podría considerarse como precario en relación al Viejo Mundo. El subdesarrollo ganadero no es el producto del azar, sino que está íntimamente relacionado con la cultura de los pueblos. El progreso de la ganadería mucho más que el de la agricultura, se observa que solamente se logra en los países más desarrollados y cultos. El ecosistema ganadero poseía ya una estructura, un funcionamiento y una dinámica dirigida por el hombre. Las modificaciones al ecosistema y ejercidas a través de la acción del hombre, no eran aún muy intensas.

Herrera (1901) indica que a la llegada de los colonizadores, en todo el Reino de Chile existían camélidos a los cuales denomina ovejas. En su descripción de la ganadería del norte chico describe detalladamente a los camélidos domésticos u ovejas mansas, sin que se pueda concluir de su descripción si se trataba verdaderamente de llamas, de alpacas o de las dos especies en conjunto. Luego describe las ovejas montesas e indica que son bermejas, de un rubio aburielado claro. Sus lanas son largas, blandas lisas y lustrosas y de más precio que las lanas de las castellanas. Con las de las bermejas, luego de hiladas, hacen mantas de alto valor. Las ovejas montesas son más corredoras que un caballo. En otra crónica, Lovera (1967) se refiere a los guanacos que se cazaban en grandes cantidades en el norte chico para hacer charqui.

Hidalgo (1972) menciona que la ganadería de la zona norte era la de camélidos, los cuales existían en abundancia. El objetivo de esta ganadería era la producción de carne que consumían en forma de charqui y de lana que utilizaban en sus tejidos; además, les proporcionaba la tracción necesaria para el transporte de carga. Entre los indígenas el consumo de carne de camélidos no parece haber sido el uso principal, aunque los cronistas de la época hacen frecuentemente referencia al consumo de carne seca o charqui (Hidalgo, 1972).

El ganado era abundante, al decir de Molina (1895). A manera de ejemplo se puede citar el relato de Oviedo que menciona varios camélidos domésticos que los españoles cogieron en el valle del Aconcagua y utilizaron como alimento. Otro evento que relata la importancia de los camélidos y su área de distribución, es el relato de Encina (1948-1952) referente a la expedición que cruzara el canal de Chacao; donde a la mañana siguiente de llegar García Hurtado de Mendoza a Chiloé vinieron los indios en varias piraguas a ofrecerle maíz, pescado, otros comistrajos, una oveja de tierra y dos vicuñas (Encina, 1940-1952).

La base ganadera de los mapuches era el producto de su asimilación a la cultura chibcha chilena de dos especies domesticadas: la alpaca y la llama (Encina, 1949-1952), que en Chile se denominaba hueque o chillihueque; y que según Diego de Rosales (1969) era gran riqueza de un indio tener 2 ó 3 de estos animales. Si se relaciona la población humana con la riqueza ganadera *per cápita* es legítimo deducir que la masa ganadera puede haber sido considerable. Otro explorador, Juan Bautista Pastene, al llegar a Chiloé en el año 1544, vio en San Pedro o Carelmapu abundancia de sementeras de maíz y otros cultivos y tomó 20 llamas y alpacas domésticas de los indios (Encina, 1940-1952).

La ganadería debe de haber sido abundante pero no en exceso, a juzgar por ciertas penurias que debieron pasar los conquistadores en algunos de sus viajes exploratorios. Luego de una agotadora jornada de viaje desde el norte, el único alimento que logró obtener Valdivia en Limarí fue unos perros o chollos que tenían los indios. Los españoles se comieron estos chollos asados junto con zapallos, comentándose que no se tuvo por mala la comida (Bibar, 1966).

Sólo se practicaba una agricultura de riego en el ambiente árido chileno, pero hacia el sur la agricultura era de secano. En ninguna parte del norte chico existía una agricultura de secano, y toda la producción de alimentos estaba basada en la construcción de sistemas de regadío en torno a los valles y en el desarrollo de una agricultura de riego. Era una agricultura de valles los cuales producían abundancia de granos y ganado (Hidalgo 1972).

La fauna silvestre de caza era abundante en el norte chico, lo cual se desprende del relato de Lovera (1867), quien indica que la abundancia de perdices era tan grande que en un día de caza se capturaban 40 perdices, a pesar de la calidad de las armas de la época. Indica que además de aves tenían importancia los venados, camélidos silvestres (posiblemente guanacos o vicuñas) y ardas cenicientas (posiblemente vizcachas o

chinchillas). Además, Herrera (1901) indica que utilizaban los peces para su sustento; y por último, en la literatura se menciona también a los perros o chollos, que se consumían ocasionalmente (Bibar, 1966; Hidalgo, 1972).

Un antecedente que permite valorar la ganadería en general y la de Copiapó, Huasco y Coquimbo en particular, es la recepción que se tributó a mediados del siglo XVI a los 250 españoles y 5000 indios y negros que acompañaban a Almagro a su llegada a Chile (Hidalgo, 1972). Los indios juntaron cuatro mil fanegas de maíz, cuatro mil camélidos domésticos y guanacos y más de quince mil perdices para hacer charqui o cecinas (Lovera, 1867), agregándose también que había venados y otros animales silvestres. Los cronistas de la época, Fernández de Oviedo y Cristóbal de Molina, resaltan también la abundancia del ganado (Hidalgo, 1972) y de pesca marina y de río, y de frutos naturales (Rosales, 1969).

Las plantas silvestres de frutos comestibles, constituyen una fuente importante de alimentos para el hombre. Ortiz (1969) hace una descripción detallada de las principales especies silvestres comestibles existentes en la actualidad entre las que menciona: *Araucaria araucana, Podocarpus andinus, Ephedra andina, Jubaea chilensis, Lapageria rosea, Bromelia sphacelata, Gevuina avellana, Muhlembekia chilensis, Eulychnia acida, E. spinibarbis, E. iquiquensis, Trichocereus coquimbanus, Lardizabala biternata, Cryptocaria alba, Beilschmeidia Berteroana, Ribes magellanicus, R. glandulosum, Fragaria chiloensis, Rubus radicans, Prosopis chilensis, Gomortega queule, Aristolelia chilensis, Myrtus luma, Ugni molinae, Cordia decandra.* La productividad total era, sin embargo, muy inferior a las necesidades de la población humana si hubiera necesitado alimentarse solamente de dichas especies.

Los antecedentes presentados en los párrafos anteriores indican que desde muy antiguo se originaron transformaciones al ecosistema que significaron incrementos o mejoramientos del funcionamiento o de la productividad. La densidad poblacional del país era elevada y sólo es posible pensar en la producción de alimentos y recursos necesarios para la población a base de una alteración del ecosistema natural. Fue necesario destruir bosques, reemplazar matorrales, habilitar suelos, cultivar y desarrollar praderas naturales para lograr mantener esa población. El hombre era ya, en esa época, un experto transformador de la naturaleza.

A la llegada de los conquistadores hispánicos, existían tres grandes conglomerados humanos que abarcaban el 85 por ciento de la población total del país (Encina, 1940-1952).

Pincunches u hombres del norte	
Aconcagua a Maule	90.000 personas
Maule al Biobío	200.000 personas
Mapuches	
Biobío al Toltén	350.000 personas
Huilliches	
Toltén a Reloncaví y Chiloé	430.000 personas
TOTAL	1.070.000 personas

Si a ello se le agrega un 15% da un total de aproximadamente 1,2 millones de habitantes. La población del norte chico, incluyendo Aconcagua, sería de 25.000 habitantes en 1535, para descender hasta 15.000 en 1545 (Hidalgo, 1972).

La ganadería presentaba un desarrollo moderado y se dedicaba tanto a la producción del alimento necesario para la población como a otros productos tales como lana, pieles y tracción. Una parte de la producción pecuaria provenía de animales domésticos, tales como los camélidos que se extendían en forma natural hasta la isla de Chiloé. La vida silvestre de caza mayor jugaba un papel importante, según se desprende de las crónicas que estimaban la población de guanacos en una cifra superior a 1.000.000 de animales. Fuera de ello, otras especies tales como el huemul del sur y del norte, el pudú, los peces de agua dulce y salada, los mariscos marinos y varios otros, proporcionaban abundante alimento. La población del país era, en ese entonces, superior a 1.200.000 de habitantes y sólo es posible pensar en el suministro de alimentos y otros recursos necesarios a base de una alteración del ecosistema natural.

El enriquecimiento de la agricultura autóctona a través de los aportes de los conquistadores fue compensado con el aporte de elementos nativos. El trigo, la cebada, los frutales, y las hortalizas se introdujeron en la misma época pero no lograron desplazar completamente a los elementos autóctonos, americanos: papa, maíz, quínoa, tomate, ají, fréjol, madi, mango, teca, palta, lúcuma, chirimoya, papaya y otras especies domesticadas. Algunas de ellas desaparecieron posteriormente sin lograr expandirse y desplazar a las especies del Viejo Mundo.

No tuvieron igual éxito las introducciones al Viejo Mundo de animales domésticos americanos, con excepción del pavo, que ha alcanzado un relativo desarrollo durante los últimos años. Sin embargo no existe ninguna especie que constituya la base ganadera en otras regiones. Incluso en el continente americano, las especies autóctonas fueron rápidamente desplazadas. Los camélidos que formaban la base ganadera de Chile, hasta la isla de Chiloé, fueron desplazados a terrenos relictuales con características de marginales.

El aumento de la población, como consecuencia del arribo de tribus tales como los araucanos, originaron una mayor demanda, que fue suplida con la habilitación de suelos mediante el roce a fuego y por otras técnicas. Sólo así puede interpretarse el hecho de que existía en el país, a la llegada de los colonizadores, una población superior a un millón de habitantes donde la pobreza del matorral y del bosque autóctono como productor de alimentos para el hombre es bien conocida. No hubiese sido posible, con esa vegetación, mantener una densidad tan alta de población. Sólo la ganadería, unida a la agricultura que ya había alcanzado cierto grado de desarrollo, podían mantener esa población. Los métodos culturales eran simples, por lo cual se presume que los rendimientos por unidad de superficie eran más bien bajos, y por ello era necesario disponer de una elevada superficie habilitada de suelos. Una confirmación de esto son los relatos de Villagra en su viaje a Chiloé que indica que en el llano central de Osorno y Llanquihue encontraron abundancia de praderas y árboles de escaso desarrollo. Seguramente no habilitaron mayor cantidad de suelo para la agricultura y ganadería, porque no disponían de los medios para hacerlo, ya que no tenían caballo, mula o buey, ni de las herramientas de trabajo necesarias para la habilitación de nuevos suelos. Paralelamente se produce, en los terrenos habilitados, una reinvasión de las especies leñosas que finalmente terminan por cubrir el campo de bosques y matorrales.

El riego fue otro de los mecanismos que utilizaron los primitivos habitantes del país para aumentar la producción del macroecosistema. De lo dicho anteriormente se desprende que ante la inconveniencia de elevar la producción aumentando la superficie cultivada, se organizaron para lograr su objetivo a través de un aumento de la productividad. En regiones donde el factor limitante es la aridez, el mayor incremento se puede lograr adicionándole agua al cultivo. Incorporaron una tecnología foránea, desarrollada en otras regiones del continente, lográndose incorporar 30.000 ha. bajo riesgo (Correa, 1938).

Los conquistadores tenían hábitos, preferencias y necesidades diferentes a las del nativo. Por eso la fusión de la agricultura americana con la europea no se habría producido, a no ser que las costumbres de la población hubieran cambiado. Ya a mediados del siglo XVII, los caciques gustaban y utilizaban guisos de pescado, mariscos, perdices y otras aves, longanizas, pasteles y diversas comidas preparadas a la usanza española.

El desarrollo cultural y económico del europeo del siglo XV y XVI, era muy superior al de los americanos. Su ganadería era diferente, pues tanto las especies de ganado doméstico, la vida silvestre y el manejo del ganado se realizaba en modelos diferentes de ecosistemas. El conocimiento de la metalurgia del hierro, desarrollo artesanal y disponibilidad de elementos de tracción animal y mecánicos, trajo como consecuencia la estructuración de modelos silvoagropecuarios más productivos y eficientes. Dichos modelos estaban idealizados en la mente de los colonizadores, y son éstos los que trataron de reproducir en el Nuevo Mundo. No lo lograron, siendo el resultado final la fusión del modelo autóctono con el europeo, que se tradujo en la creación de un nuevo modelo, del que se extrajo lo mejor y más conveniente de cada uno de los progenitores de acuerdo a la interpretación de la época.

La actitud de los colonizadores es similar a la de muchos expertos internacionales que asesoran actualmente el desarrollo silvoagropecuario de los países en desarrollo. Su primera intención es destruir el modelo de ecosistema autóctono y reemplazarlo por el modelo preconcebido en su tierra natal; donde a menudo la cultura, la historia y las condiciones ambientales no tienen relación alguna con el ecosistema que se trata de mejorar. Sería preferible analizar detenidamente al ecosistema, estudiar sus posibilidades de mejoramiento y proponer los cambios que se deben realizar para mejorarlo hasta el nivel tecnológico que las circunstancias y condiciones aconsejen. Los incas, en cambio, permitían cierta libertad a los pueblos que sometían, a los cuales encuadraban dentro de marcos correspondientes a esquemas similares a los originales. Los indígenas comprendieron inmediatamente el significado del sometimiento a los conquistadores ibéricos de tradiciones y costumbres completamente diferentes a las suyas (Hidalgo, 1972).

La capacidad de transformación de ecosistemas, utilizando la tecnología europea, era muy superior a la tradicional americana; pero el empleo generalizado del fuego y de la tracción llegó, a menudo, a destruir al sistema natural. Estas transformaciones no se hacían por maldad, sino que eran, a menudo, el resultado del deseo de progresar, de la ignorancia o de la ambición. De allí que las palabras de Pedro de Sieza, a comienzos del siglo XVI, tengan mayor valor, pues reflejan que a la luz de los conocimientos de la época era posible distinguir entre transformaciones adecuadas y perniciosas, consideradas desde un punto de vista conservacionista:

> No es pequeño dolor contemplar que siendo aquellos incas gentiles e idólatras, tuvieron tan buen orden para saber gobernar y conservar tierras tan largas y nosotros siendo cristianos hayamos destruido tantos reynos, porque donde quiera que han pasado cristianos descubriendo y conquistando, otra cosa no parece sino que con fuego se va todo gastando.

Introducción de especies, tecnología y orden europeo, 1536-1600

El Descubrimiento y la conquista corresponden a la etapa donde se realizaron los cambios de mayor trascendencia en la utilización de los recursos naturales. Se planificó otro esquema agrícola y se aplicó gran parte de él. La llegada del colonizador español a América trajo consigo aparejados muchos cambios, de las más variadas naturalezas. El hombre americano era diferente en su actitud frente al medio, en relación a su contraparte del Viejo Mundo. Introdujo un concepto de vida diferente, que incluía tanto la religión, vestuario, relaciones humanas, genética racial, jerarquías, lealtad y vasallaje y muchos otros más; todo lo cual trajo como consecuencias modificaciones profundas en la utilización de los recursos silvoagropecuarios.

Las transformaciones del ecosistema, originadas en las introducciones hispanas pueden agruparse, desde el punto de vista silvoagropecuario, en varias categorías: introducción de nuevas especies de plantas y de animales, introducción de rotaciones y barbechos, empleo de la tracción animal en labores agrícolas y de transporte humano y métodos de cultivo al voleo. Se introdujo además, una organización jerarquizada que iba desde los habitantes del predio hasta el emperador. Se categorizó el uso de la tierra y se utilizó recursos que hasta ese entonces el nativo no había sido capaz de aprovechar. Por último, la sola llegada de una raza humana diferente trajo consigo el desarrollo de dos razas que sólo se mantuvieron inicialmente puras. La demanda de productos para alimento, vestuario y exportaciones también cambió. Se construyeron y proyectaron nuevas ciudades, con características diferentes a las americanas y a las europeas.

Jara (1971) hace resaltar la tendencia de los conquistadores hispanos a la obtención de tesoros metálicos en sus expediciones en América. El mismo autor hace resaltar que la situación en Chile no fue diferente, lo cual hizo relegar a segundo plano a la agricultura, lo que vendría después del primer impulso de la Conquista. La economía de subsistencia de los españoles en América sólo les permitía producir los alimentos necesarios para la economía minera, que era su preocupación subsustancial. El mismo autor indica que es explicable que así haya sido, pues la carencia de mercados de consumo, la falta de diversificación de la producción, los sistemas de transporte rudimentario o inexistentes, la dispersión y dilatación geográfica no les habría permitido desarrollar intensamente esta actividad.

En verdad, el desarrollo agrícola de la época fue superior a los requerimientos de producción, siendo la capacidad productiva muy superior a la demanda. Por eso el desarrollo agrícola estuvo limitado por causas ajenas a la agricultura misma, situación que se ha prolongado hasta el presente. La agricultura tradicional del país no ha sido mejor, principalmente porque las condiciones generales no se lo han permitido.

Lo más característico de la agricultura de la Conquista fue la introducción de especies de plantas y animales del Viejo Mundo, las que prosperaron rápidamente. Al término del siglo XVI se calcula que ya existían 800.000 ovinos solamente en el área de influencia de Santiago. Los ovinos, sin embargo, fracasaron inicialmente debido a una plaga de sarna, lo cual obligó a exterminar los animales enfermos en 1549, y en 1551 se ordenó la matanza de los restantes para poder acabar con la plaga (Encina, 1940-1952). En poco más de 50 años se logró un incremento de la ganadería ovina difícil de igualar. Este tipo de incremento ganadero, sólo se logra en aquellas regiones donde existen territorios y nichos desocupados o bien por la sustitución de especies. Un incremento similar al descrito, en magnitud y en tiempo, se logró en la Patagonia luego de introducir la oveja a fines del siglo XIX; pero una vez que se copó la capacidad sustentadora de la zona, la población tendió a estabilizarse. Las otras especies animales que se introdujeron tuvieron también un desarrollo significativo durante el mismo período: vacunos, equinos, porcinos, caprinos y aves alcanzaron gran desarrollo, pero el aumento de la oferta hizo bajar rápidamente los precios.

Las importaciones masivas de ganado datan de los comienzos de la europeización de Chile, pues en 1551 Villagra importó más de 500 equinos y al año siguiente Francisco de Castañeda importó la primera partida de vacunos. En 1555 Antonio Zapata trajo por mar 140 vacunos, y bajo el gobierno de García Hurtado de Mendoza se hizo también una importación cuantiosa. Veinte años más tarde se concedía el Valle de Casablanca a Alonso de Córdoba para que pastaran más de 20.000 vacunos que poseía, ya que el ganado vacuno aumentó en forma prodigiosa durante el siglo. La multiplicación del bovino permitió, desde muy temprano, reemplazar al equino en las labores agrícolas que inicialmente éstos desarrollaban (Encina, 1940-1952).

Los equinos no se multiplicaron rápidamente debido a los continuos robos de parte de los indios. En un comienzo, el precio de un caballo era de alrededor de $ 800, luego bajó considerablemente, para volver a subir posteriormente, pues a fines de siglo XVI los precios alcanzaban hasta $ 150, cuando un vacuno sólo valía $ 1,50. El equino era un elemento de guerra y de transporte y como tal, tenía un precio elevado, pues el transporte en Chile, tradicionalmente, ha sido más caro que el alimento.

Los equinos tuvieron desde un comienzo trato preferencial debido a su doble propósito de transporte y elemento de guerra. En 1551 se mandó marcar los potrillos, y dos años antes se había instituido un yeguarizo del Consejo encargado de propagar y cuidar las yeguas. Este es probablemente el primer esfuerzo organizado que se hizo en Chile de criar ganado en forma masiva en criaderos y corral. Se dispuso la prohibición explícita de lanzar flechas a los equinos, aplicándose como castigo al indio que lo hiciera la corta de una mano (Encina, 1940-1952).

El cultivo de las especies americanas y del Viejo Mundo se inició en los solares de la ciudad de Santiago desde su fundación. En agosto de 1548, el cabildo prohibía la siembra de zapallos, maíz, fréjoles y papas debido a las continuas inundaciones de la ciudad. Sólo permitía la siembra de hortalizas (Encina, 1940-1952).

Algunas de las especies introducidas contaron con mayor éxito que otras. Los frutales del Viejo Mundo tuvieron un éxito inmediato y comenzaron a cultivarse en todo el territorio. Ya en la segunda mitad del siglo XVI se exportaba al Perú manzanas desde Valdivia; las vides tuvieron también un éxito inmediato y su cultivo florecía en todas las regiones de clima mediterráneo y árido del país. El olivo, que se introdujo en 1561 de una de las tres estacas robadas en Lima, se propagó rápidamente. Durazneros, ciruelos, almendros, damascos, perales, membrillos, y otros se propagaron también de inmediato.

Contrasta esto con la situación de los frutales templados americanos que no prosperaron. El chañar *(Geoffrea decorticants)* y algarrobo *(Prosopis chilensis)* que tanto uso se hacía en la zona norte para la producción de alimento, no se introdujeron a la agricultura; continuaron siendo especies naturales cuyos frutos se consumían ocasionalmente, pero cada vez en menor proporción. *Podocarpus andinas* (lleuque), *Gevuina avellana* (avellano), *Gomortega queule* (queule), *Araucaria araucana* (pehuén) y muchos otros árboles productores de frutos apetecibles no fueron incorporados a la agricultura. La razón de ello puede ser, que en el corto período que las tribus civilizadas ocuparon Chile no tuvieron el tiempo ni el interés, o no conocieron la forma de domesticar estas especies. Sólo cuatro especies frutales indígenas se encuentran actualmente en cultivo, pero no han logrado extender considerablemente su área de importancia y son: el palto, la lúcuma, la chirimoya y la papaya. Ninguna de ellas es propiamente de clima templado o mediterráneo.

Las hortalizas del Viejo Mundo pasaron a ocupar un lugar primordial en la agricultura, especialmente en los solares de las ciudades. Los cronistas de la época no destacan ni hacen mención del cultivo de hortalizas por las poblaciones autóctonas, salvo algunas raíces y bulbos naturales que consumían en abundancia.

Los naturales eran, en cambio, expertos chacareros cultivando el maíz, papas, zapallo, ají, calabazas y muchos otros que se introdujeron rápidamente como alimentos en las nuevas ciudades, pero, no ocurrió lo mismo con los cereales autóctonos. La teca o avena nativa y el mango (Bromus mango) desaperecieron o se redujeron en importancia en un corto período, dando paso a los cereales europeos, especialmente el trigo, la avena, cebada y centeno que también se propagaron.

Los cultivos americanos también se introdujeron al Viejo Mundo, pero su difusión fue tardía. El maíz y la papa comenzaron a ser importantes sólo después de 1755, aunque sus rendimientos duplicaban o triplicaban a los de los cereales. En la misma época, el arroz, introducido desde Asia a Europa, comenzó también a ser importante.

Las especies animales introducidas prosperaron rápidamente en desmedro de las autóctonas que disminuyeron hasta desaparecer en un corto período. El incremento de las especies del Viejo Mundo puede haberse debido a enfermedades, mejor adaptación al medio, mayor grado de domesticación o manejo moderno del colonizador europeo que se preocupó de propagarlas. El escaso desarrollo de la ganadería autóctona, hasta el momento de la llegada de los conquistadores, puede deberse al desconocimiento de principios de manejo de ganado o a una sobreexplotación de su limitada productividad. La ganadería autóctona era de grupos de dos o tres camélidos por familia, pero nunca se organizó en grandes masas de ganado. Es posible que se haya llegado a sobreexplotar la masa de ganado, no permitiéndose su incremento numerario.

Las necesidades de productos pecuarios cambiaron en un período muy corto de tiempo. La demanda de sebo y cuero en el Reino de Chile y Virreinato del Perú, pasaron a ser los rubros con mayores requerimientos, muy superiores al de la carne. La única materia prima para producir luz era el sebo, en tanto que el cuero era requerido como vestuario y para el ejército. La lana se empleaba para confeccionar prendas de vestir, en un medio donde no se producía el algodón. El subproducto animal de mayor importancia era la carne, que en su mayor parte se desperdiciaba, con lo cual se llegó a ocasionar algunos problemas de polución, obligándose a tomar medidas para evitar la contaminación atmosférica (Ovalle, 1888).

El éxito inicial de la aplicación de estos esquemas fue variable. Almagro, el descubridor de Chi-

le central y norte, organizó una estructura extractiva del macroecosistema chileno; sólo le interesaba retirar metales preciosos que pudieran saciar su interés personal. Jamás comprendió que el éxito de su empresa dependería de su habilidad de hacer funcionar este macroecosistema y, por ello, fracasó.

Pedro de Valdivia, coetáneo de Almagro, con otra concepción y sacando provecho del fracaso de su antecesor, concibió un desarrollo integral y permanente del macroecosistema chileno. Conocía muy bien los recursos naturales y su capacidad productiva y fue así como en su viaje desde Perú, luego de cruzar parte del desierto en una agotadora jornada, llegó al valle del Mapocho. Sabía por experiencia que las limitantes principales a la productividad eran las disponibilidades hídricas y la calidad de los suelos. Le bastó llegar al valle para percatarse de su potencial productivo, requisito fundamental para sustentar una nueva nación.

A continuación exploró gran parte del territorio, con el objeto de conocer la cantidad y calidad de los recursos de los cuales dispondría. Comprendió que inicialmente el esfuerzo debería localizarse en los mejores ambientes, puesto que allí se obtendría los mejores resultados. Pudo haber desarrollado un solo lugar y sin embargo, organizó y desarrolló en sólo 12 años a un país entero. Se le dio a Chile la estructura de un macroecosistema, en el cual había centros de producción, facilidades de comunicación interna y externa y centros urbanos donde se reunía la capacidad organizativa y directiva de la nueva nación.

Organizó la utilización de los recursos naturales con un criterio conservacionista y dictó normas para evitar la destrucción de ellos. Cabe destacar su concepción de manejo del ecosistema, al resaltar su ímpetu en hacerlo producir lo que el medio abiótico indicaba como aconsejable, para lo cual introdujo aquellas especies vegetales y animales mejor adaptadas.

Comprendió las características fisiográficas del territorio y estructuró un modelo para mantener a la nueva nación integrada a las demás. Comprendió que el país, en general, era un ecosistema, era una unidad, pero también comprendió que esta gran unidad estaba dividida en otras más pequeñas o microecosistemas constituidos en cada caso por las cuencas y valles de cada sistema fluvial. A cada una de ellas la organizó y le dio una estructura autónoma y, al mismo tiempo, integrada. Es difícil encontrar un descubridor y colonizador con una mejor concepción del ecosistema que el primer gobernante de Chile. Los fundamentos de esta estructura aún perduran.

En la primera expedición trajo consigo los elementos necesarios para modificar el ecosistema y hacerlo más productivo para el hombre, utilizando las técnicas y elementos de la Europa mediterránea. Corresponde a esta época la introducción de cereales, vides y en general, todos los frutales del Viejo Mundo, ciruelos, duraznos, damascos, higueras, nogales, almendros, naranjos, perales, olivos y especialmente manzanos, con excepción del cerezo que se introdujo en 1605. Se introdujo también el anís, comino, lino y cañamo. Se reglamentó la corta de los árboles forestales, lo que solamente podía efectuarse con previo permiso del Cabildo (Gay, 1862). La autoridad reglamentó la distribución del agua, la cual además le correspondía vigilar; se mandó también marcar animales y se velaba por la conservación de las crías y padrones.

Se organizó la tierra en cuatro tipos de explotación, de acuerdo a su capacidad de uso. Los terrenos forestales fueron protegidos y se reglamentó la corta de árboles para obtener madera, pues se tenía especial preocupación de la conservación de las vertientes y cuencas para producir agua. Esta reglamentación no se aplicó, pero los bosques no se destruyeron ni se explotaron inicialmente en forma excesiva, debido a la falta de demanda.

Los terrenos inmediatos a Santiago, de mejor calidad, los dividió Valdivia en lotes de mediana extensión y se denominaron chacras, o chácaras en los cuales se cultivaron cereales y hortalizas. Para suplir la escasez de agua, se ensancharon las acequias del Mapocho, lo cual permitió alta productividad, conservación del recurso natural y mínimo esfuerzo. En los solares se cultivó, desde un comienzo, papas, fréjoles, zapallos y hortalizas.

Simultáneamente al desarrollo de los cultivos se impulsó el ganadero, para lo cual se repartieron estancias que se dedicaban a la crianza de ganado, pues la capacidad de uso de los suelos hacían esas tierras más adaptadas a la ganadería que a la agricultura.

El enriquecimiento de la agricultura autóctona a través de los aportes de los conquistadores fue compensado, aunque en grado mucho menor, con el aporte de elementos autóctonos. Papa, maíz, quínoa, tomate, ají, fréjol, madi, mango, palta, chirimoya, papaya y muchos otros eran las especies vegetales domesticadas que ofrecía este continente en esos climas. Algunas de ellas desaparecieron, sin lograr introducirse o desplazar a otros cultivos del Viejo Mundo. Sobresalen la papa y el maíz, como dos de los cultivos que contribuyen en mayor grado al sustento de los habitantes del mundo moderno.

Los camélidos domésticos, que formaban la base ganadera de Chile hasta la isla de Chiloé, fueron desplazados a terrenos relictuales, con carac-

terísticas de marginales. Un acontecimiento que indica el rápido desarrollo de las especies de ganado del Viejo Mundo en relación a las autóctonas es el relato de la sustracción de 2.000 ovejas, carneros y cabras junto con 80 hueques que Antonio de Quiroga quitó a los indios, a los pocos años de la introducción del ganado del Viejo Mundo.

Otra característica de la Colonia que es digna de destacar es la institucionalidad del orden europeo. Las propiedades agrícolas quedaron en manos de soldados, quienes supieron establecer una disciplina de trabajo y de relaciones humanas de acuerdo a las circunstancias. Valdivia repartió las tierras conquistadas entre sus soldados y les adjudicó los indios que se encontraban en ellas. Sin esta disciplina hubiera sido imposible desarrollar la agricultura, introduciendo técnica europea, jerarquías, cultivos, riego y habilitación de suelos boscosos a la agricultura. Esta disciplina, impuesta por los militares, ha perdurado hasta la actualidad. El organigrama predial que ha quedado en los predios no sometidos a expropiación como consecuencia de la aplicación de la reforma agraria, tuvo su origen en la Conquista y posee una marcada influencia de los soldados agricultores que iniciaron el trabajo de la agricultura. Las jerarquías, comenzaron con el propietario que hace la función de coronel, y el administrador que hace las veces de mayor. Los mayordomos, capataces y llaveros equivalen a la misma jerarquía, pero desarrollan distintas funciones. Los mayordomos, que dirigen diariamente las labores del obrero agrícola con fines del cultivo de la tierra, efectúan funciones equivalentes al sargento y cabo, quienes dirigen al soldado raso. Los capataces son los encargados del cuidado del ganado, dirigen obreros agrícolas asignados al rubro ganadero. Los llaveros se encargan del control, distribución y almacenamiento de las herramientas de trabajo, insumos y cosechas del predio. Tampoco faltó en esta estructura el ordenanza o auxiliar de enlace y comunicaciones denominado vulgarmente «el sota». El propietario y el administrador equivalen a la oficialidad del ejército y, por lo tanto, nunca se desempeñan como tropa.

El presidente de la república hace las veces de general en jefe, que dirige a todos los generales de cada una de las ramas o ministros. El ministro de agricultura es sólo uno de ellos, el encargado de la agricultura. Los responsables de la situación agrícola actual deben buscarse en todos las jerarquías, pero no cabe duda que no es posible culpar solamente a propietarios y administradores. La política agrícola general del país, dirigida por el presidente de la república y sus ministros bajo la acción normativa del congreso, ha sido uno de los grandes responsables del éxito o del fracaso silvoagropecuario.

El obrero agrícola más sobresaliente escala paulatinamente cargos de mayor responsabilidad y obtiene una mejor remuneración, hasta alcanzar el cargo de mayordomo, capataz o llavero. Solamente como excepción le es posible llegar a ser administrador. Este ha sido uno de los principales defectos de la jerarquización agrícola. Debería haber habido mecanismos más elásticos para permitir que, con mayor frecuencia, el obrero agrícola pudiera haber ascendido hasta cargos más altos en el predio llegando a ser administrador y propietario. Las raíces de esta limitación debe buscarse más allá de prejuicios sociales inexistentes, que habrían hecho esto imposible. Están en la calidad de la educación primaria rural que, a menudo, deja mucho que desear, y no ha formado gente con la preparación requerida para dirigir eficientemente un predio.

Sea cual fuere la solución, en agricultura debe existir una jerarquía que optimice el orden y la convivencia que debe existir en el campo. Esta jerarquización debe, además, permitir que la tecnología sea optimizada. La tierra es un bien nacional y cualquiera que sea la jerarquización, propiedad y utilización que se le dé, ha de ser dirigida por los más capaces para que su productividad sea máxima. La jerarquización agrícola debe combinar aspectos tecnológicos y de orden.

La reforma agraria no consideró los méritos ni les dio cabida a los mandos medios: o sea, a los trabajadores agrícolas más destacados, de mayor experiencia y profundos conocedores de cada uno de los sectores de cada predio. Además, poseían la mayor cultura agrícola y sabían dirigir; eran los únicos capaces de hacer de nexo entre la tecnología moderna que traen los profesionales y técnicos silvoagropecuarios y el trabajador agrícola que la aplica.

Una de las principales causas del fracaso en la producción, consecuencia del proceso masivo de reforma agraria realizado en el campo chileno en los últimos años, es la resultante de la destrucción de este sistema jerárquico militar, adaptado desde la Conquista a la agricultura, sin reemplazarlo por otro. A pesar de no existir empeoramiento de los recursos abióticos, de clima y suelos, de mecanización, disponibilidades de mano de obra, insumos y aumento de técnicos y profesionales del agro, la producción agropecuaria ha disminuido abruptamente en las áreas reformadas. Esto es consecuencia del desorden debido, en parte, a la pérdida de jerarquía.

Los colonizadores europeos introdujeron el concepto de barbecho y de rotaciones en Chile, sin los cuales hubiera sido muy difícil desarrollar la agricultura colonial. Era la estrategia más recomendable para mantener la fertilidad del suelo, controlar las malezas y maximizar la producción

de acuerdo a las circunstancias de la época. Las rotaciones y barbechos hubieran sido de poca significación si no se hubiera introducido la tracción animal en las labores agrícolas de preparación de suelo y siembra.

Se introdujeron técnicas de cultivo superiores a las necesidades de la época, lo cual fue la causa que, con el tiempo, la preparación de suelos y los cuidados culturales decayeran en relación a los de Europa. La capacidad productiva, con las técnicas que conocían los conquistadores, era muy superior a la técnica que aplicaron en los años siguientes. Sólo así puede explicarse la productividad alcanzada en 1541 por los primeros colonos cuando sembraron las dos almuerzas de trigo salvadas de la destrucción de Santiago por los indios. El trigo sembrado con retraso, en el mes de septiembre de 1541, pero con bastante cuidado y esfuerzo, produjo doce fanegas, vale decir un rendimiento de aproximadamente de 400 por uno, lo cual es actualmente muy difícil de alcanzar, incluso con las variedades mejoradas y la tecnología más avanzada. Cuatro años después, la producción alcanzó a 12 mil fanegas, y en sólo trece años los indígenas comenzaron a sembrar el trigo y la cebada que Valdivia les había obsequiado y el cultivo ya estaba bien difundido (Encina, 1940-1952). Un hecho que prueba que las variedades utilizadas en el país eran de calidad, se refleja en el cultivo del cereal en California, Estados Unidos. Los mayores rendimientos del trigo de California a fines del siglo pasado, se atribuían a una variedad mejor, el White Chile, que era más productiva y de mejor resistencia al desgrane (Cerda, 1882).

El trigo y otros cereales del Viejo Mundo que se cultivaban al voleo, sólo pudieron producirse una vez que se introdujera, además, la técnica europea del arado, de la rastra y de la tracción animal para propulsar estos implementos. Ello ocurrió rápidamente, y en unos pocos años los indígenas eran ya grandes cultivadores de trigo. En su crónica, Lovera (1970) indica que en 1554 los indios dejaron de poner sus manos en el arado para ponerlas en los arcos, lanzas y macanas, lo cual trajo a la tierra tanta esterilidad; indicando además que el arado y la tracción animal eran ya de uso generalizado.

La razón principal del reemplazo de los cultivos autóctonos por los europeos fue la mencionada en el párrafo anterior, pero posiblemente influyeron también, aunque en grado menor, otras causas. Jara (1971) sostiene que los indios reemplazaron el cultivo del maíz por el del trigo y la cebada porque maduraban más temprano, así se podían cosechar antes que los españoles, aprovechando la llegada del verano, salieran a maloquearlos.

La forma de establecer las sementeres durante los primeros años de la conquista en Chile y en Perú, era muy simple (Lovera, 1970). Antes de la aradura o rotura del suelo se daba un riego con el agua de las acequias que corrían por los campos, y luego de regar se derramaba el trigo al voleo, arando después sólo una vez. Agrega el mismo cronista que con ello el trigo crecía con tanta abundancia »como si llevase muchas rejas«. En verdad no se hacía preparación de suelo, pues la aradura, que era muy superficial, correspondía principalmente a una labor de enterramiento de la semilla y, en alguna medida menor, a mullimiento y control de malezas.

Resulta muy extraño comprobar que, en la preparación del suelo, no se hayan hecho cruzas, pero la falta de mercado y los precios inconvenientes permiten suponer que sólo se perseguía lograr algún rendimiento con el mínimo de esfuerzo, maximizando la productividad de la escasa mano de obra sin importar la productividad por unidad de superficie.

Se organizó el país en provincias o términos, que abarcaban áreas extensas de territorio, mayores que las actuales provincias, pues en realidad correspondían a agrupaciones de ellas. Incluía Serena, Santiago, Biobío, Concepción, Villarrica, Valdivia y Osorno. Se organizaron ciudades en las cabeceras de provincias y sus respectivos cabildos o gobiernos locales. Las estancias o haciendas equivalían, en cierta medida, a una división de la provincia. La jerarquía del predio agrícola se organizó de manera natural ya que los agricultores y ganaderos desempeñaban también la función de oficiales del ejército. Las provincias se integraban en un ecosistema nacional unificado por los escasos caminos y senderos, comunicaciones y organización del país. Ello, a su vez, estaba integrado al virreinato del Perú y éste al Imperio. La producción agrícola debió adaptarse a esta nueva estructura política, administrativa y de comercio.

Ocupación de nichos y estabilización agrícola colonial, 1600-1810

La época de la Conquista y la época de la Colonia se caracterizaron por una marcada abundancia de todos los productos agrícolas de origen europeo, los cuales se podían, frecuentemente, adquirir sin costo alguno. Las dificultades de encontrar mercado a una serie de productos, especialmente de origen vegetal, obligó a los agricultores a concentrar sus esfuerzos en algo más remunerativo como lo era la crianza de animales. La comida fue siempre abundante en Chile, pero los colonizadores carecieron de casi todas las comodidades de la vida civilizada y casi siempre murieron arruinados (Encina, 1940-1952).

Los productos más importantes que sustentaban la economía de Chile en el siglo XVII eran, según Ovalle (1888), la ganadería destinada a la producción de sebo y cuero para la exportación al Perú, Panamá, Colombia, Argentina y de allí a Brasil; cáñamo para los navíos e hilo y mulas para las minas de Potosí; cocos de los bosques naturales de *Jubaea chilensis* (Palma) y almendras, legumbres y comino. En general, todos aquellos productos que no se cultivan en el Perú.

Siendo necesario poder disponer de fracciones de animal para el consumo y no existiendo medios de conservación y tecnología avanzada para preservación de carnes, era imperativo consumir al animal beneficiando en un corto período de tiempo. Se inicia, ante esta necesidad, la comercialización de la carne, estableciéndose la primera carnicería en la ciudad de Santiago en 1561 (Encina, 1940-1952). Cinco años después, en 1566, se concedió el estanco de la carne a Juan Morales y en 1579 se concedió el monopolio de la venta del pescado a Antonio Núñez.

La finalidad del vacuno era la de producir sebo y cuero, pues su anatomía era diferente, caracterizándose por la longitud de las extremidades, desprovistas de volúmenes musculares apreciables a nivel de la grupa. Su tamaño era muy inferior, no alcanzando el peso del actual ganado de carne, ni teniendo la precocidad de las razas actuales. El menor peso era la resultante de una menor relación entre carne y hueso, y solamente la región lumbar producía carne apetecible y relativamente abundante. El ecosistema pecuario nacional exportaba al Perú solamente lomos y lenguas como alimento, los que se enviaban salados. La exportación se desarrolló a partir de 1583 para suplir el déficit de productos pecuarios; ésta ha sido algo permanente en el Perú, sin que aún se le encuentre solución. Luego se prohibió temporalmente la exportación, temiéndose que pudiera escasear la carne en el país. A fines del siglo XVI había abundancia de curtiembres en todo el territorio de la nueva nación.

Entre las medidas poco cuerdas tomadas en una época en que había un exceso de carne, se cuenta la del Cabildo de prohibir, en 1583, los arreos de ganado al sur del río Maule, ante la eventualidad de despoblar los términos de Santiago (Encina, 1940-1952).

Luego de la introducción de los cereales de clima templado, el trigo adquirió la mayor importancia. En 1548 se instaló el primer molino de granos en Chile, y en 1552 el segundo y un año después el tercero; pero cuando los chacareros cortaban el agua para regar, la ciudad quedaba sin harina (Encina, 1940-1952). y a fines del siglo XVI había abundancia de molinos de grano en todo el país. El molino de granos apareció por primera vez en el Mediterráneo en el siglo V a.C. y tres siglos después, los ejércitos romanos y griegos ya usaban molinos portátiles. En el año 100 a.C. se inventó el molino vertical de agua y en el año 1200 d.C. estaban ya muy difundidos. Los molinos de viento datan entre los siglos VII y X d.C. en Persia (Love, 1961).

Los frutales y las hortalizas de clima templado se introdujeron con los colonizadores europeos, pero los rendimientos que se obtenían no fueron mayores debido a las prácticas culturales y de preparación de suelos que eran deficientes. En esa época, la abundancia de frutas, verduras y granos era superior a la demanda interna y no existía mercado de exportación para los productos. Desde un comienzo se exportaron solamente pequeñas partidas de manzanas y vino al Perú.

La reducida producción de cultivos era obtenida *in situ* o debían recorrer distancias muy cortas. La carencia de caminos y las dificultades de transporte no eran, en ese entonces, limitantes de la producción. Sólo en 1566 se construyó un puente de algarrobos y crin sobre el río Maipo y otro sobre el río Mapocho el año siguiente. En 1680 se construyó el Puente de Cal y Canto sobre el Mapocho; después de 1687 se construyeron varios puentes para darle salida a los productos de exportación hacia el Perú.

La etapa de estabilización agrícola colonial es la más prolongada y donde se registran los menores cambios que modifiquen estructuras o magnitudes. La época colonial se caracterizó por una marcada abundancia de todos los productos agrícolas de origen europeo, los cuales se podían adquirir, a menudo, sin costo alguno. Los frutales: ciruelos, almendros, nogales, durazneros, damascos, higueras, naranjos, perales, olivos, guindos y especialmente manzanos, eran muy abundantes. Las legumbres, el anís, comino y cáñamo también se cultivaban. A fines del siglo XVII la producción agrícola excedía a las demandas y era posible exportar, enviándose cargamentos al Perú equivalentes a 150.000 fanegas de trigo.

Las dificultades de encontrar mercado a una serie de productos, especialmente de origen vegetal, obligó a los agricultores a concentrar sus esfuerzos en algo más remunerativo como lo era la crianza de animales.

Los implementos agrícolas usados en la agricultura eran aún muy primitivos. Se utilizaba para roturar suelos el arado de palo, similar al usado actualmente, pero sin la punta metálica, ya que el hierro era escaso y caro. Como implemento de mullimiento se usaba la rastra de ramas, que no era otra cosa que un manojo de ramas unidas, sobre las cuales se colocaban algunas piedras a manera de lastre. El elemento de tracción era principalmente el vacuno. Con estos implementos agrícolas hubiera sido posible trabajar el suelo más intensa-

mente de lo que se hizo, que en muchos aspectos resultaba deficiente (Gay, 1862). Se realizaba una agricultura extensiva, donde las disponibilidades eran superiores a las necesidades.

La ganadería era aún más simple, el ganado individualizado con marcas de fuego que indicaba propiedad, pacía libremente en las estancias consumiendo los pastos naturales que crecían abundantemente en el secano. Una vez al año se rodeaban y trasladaban aquellos que estaban en condiciones de terminar la engorda, a campos con mejor forraje, haciendo una ganadería más intensiva. No se practicaba la siega de forraje, conservación de éste, ni existían construcciones ganaderas, y sólo se utilizaban forrajes naturales. En el siglo XVI no había cercas para el ganado, excepto en los alrededores de Santiago (Encina, 1949).

La propagación de animales domésticos fue rápida, especialmente de las aves de corral y de los cerdos. Del incendio de Santiago sólo se salvaron los caballos, una polla, un pollo y tres cerdos. En las expediciones desde Perú del año 1548 y 1549 se enviaron equinos, vacunos, ovinos, porcinos y caprinos. Las cifras exactas no se conocen, pero algunos ejemplos pueden ilustrar la magnitud del aumento. En 1558 la ciudad de Imperial envió en arreo al Fuerte de Tucapel 2.000 cabezas donde predominaban los cerdos, pero iban acompañados de ovinos y vacunos (Encina, 1940-1952).

En forma paulatina se continuó limpiando los terrenos agrícolas cubiertos del bosque nativo. Las vías de comunicación aumentaron poco a poco y tomaron mayor auge al término del período, como una respuesta a las necesidades cada vez mayores de poder contar con vías de comunicación que permitieran comercializar algunos productos que demandaban mercados externos.

El riesgo también aumentó paulatinamente. A fines del período se construyó la primera gran obra de ingeniería de riego, el Canal San Carlos, que permitió el riego de suelos profundos y altamente productivos, obra que se proyectó en 1709 pero que comenzó a operar en 1815.

Se realizaron algunos esfuerzos aislados y en menor cantidad que en la época anterior, para introducir nuevas especies y variedades. No se tuvo éxito con el algodón y se estableció una industria de caña de azúcar en La Ligua en 1566 que subsistió por algún tiempo, y otra en Copiapó. Se establecieron molinos de granos como industria urbana y se continuó exportando coquitos de la palma chilena, que llegó a ser uno de los principales rubros de exportación.

La población existente en esa época se acostumbró, desde un comienzo, a consumir los alimentos de origen europeo. El cereal de mayor consumo fue el trigo, al igual que en Europa, desplazando al maíz que pasó a ser el sustento de las aves de corral y de los cerdos. Se continuó cultivando la tierra a la usanza tradicional, aunque el trigo se incorporó con métodos de cultivo europeos. La papa se transformó muy lentamente en un producto de cultivo popular, pero nunca ha llegado a sobrepasar al trigo, cosa que ocurrió en Europa. La preparación y condimentación de alimentos al estilo europeo o con ligeras modificaciones, fue rápidamente aceptada por la población nativa. El consumo de leche, queso, mantequilla y huevos se difundió también rápidamente. Las especies animales exóticas fueron rápidamente aceptadas para el consumo humano y, en corto tiempo, desplazaron a las autóctonas. Se prohibió, en todo el reino, la crianza de mulas para obligar a criar equinos y se obligó a la castración de garañones.

Una de las limitantes principales para la agricultura en las épocas de la Conquista y de la Colonia fue la cubierta arbustiva y arbórea que ocupaba los suelos suceptibles de ser utilizados en agricultura, siendo la aridez del medio otra de las limitantes. La habilitación de suelos y desarrollo de obras de regadío permitió aumentar, paulatinamente, la producción agrícola, a medida que las necesidades aumentaban, lo cual fue de poca consideración.

En esta época hubo gran desarrollo de la prospección de suelos, agua y vegetación, pues las dificultades de habilitación de suelos hacían necesario incorporar a la agricultura sólo los mejores. Se puede suponer que no fueron habilitados los terrenos no arables, ya que los cultivos se hacían en las chacras que estaban en los planos y profundos cercanos a las ciudades. No hubo problemas graves de erosión, ni necesidad de monocultivos o rotaciones muy cortas, pues la única forma de mantener la fertilidad del suelo y rendimientos altos eran las rotaciones largas.

Hasta la época de la Independencia, los implementos agrícolas eran muy primitivos; se utilizaba para arar un tronco de árbol que se arreglaba de un modo grosero poniéndole en un extremo una punta aguzada de madera. No se pretendía obtener rendimientos muy altos. La semilla se tiraba al voleo y quedaba en una alta proporción sin enterrar, a merced de las aves que las utilizaban como alimento; el suelo, mal preparado, ofrecía las condiciones ideales para el desarrollo de las malezas. El objetivo de los agricultores era ahorrar trabajo (Gay, 1862).

Los jesuitas que llegaron a Chile en 1593 establecieron, en la práctica, las primeras estaciones experimentales y centros de enseñanza agrícola. Introdujeron variedades mejoradas y mejores técnicas de cultivos de muchas plantas. En las chacras que les había otorgado el gobierno demostraban

la forma de hacer mejor agricultura, con la enseñanza de las técnicas de labrar la tierra que ofrecían los sacerdotes europeos de la orden. Su superioridad como agricultores se tradujo en un incremento considerable de los rendimientos de los cultivos y de la ganadería. Ello, unido a otras circunstancias, hizo que lograran finalmente llegar a ser propietarios de medio centenar de las mejores haciendas del país.

Los jesuitas fueron una buena conexión en la introducción de la mejor tecnología del Viejo Mundo y contribuyeron a modelar paulatinamente el ecosistema silvoagropecuario nacional.

Una medida indirecta de la expansión agrícola durante los primeros años de la nación, puede lograrse a través del rendimiento de los diezmos que grababan a la agricultura y ganadería. El tamaño comparativo de los diezmos en varias regiones se indica en el Cuadro I-2.

Cuadro I-2. Rendimiento de los diezmos que grababan a la agricultura y ganadería en varias regiones del país (Encina, 1940-1952).

Localidad	*Diezmo*	*Años*
La Serena	7.328	1555 a 1558
Concepción	2.450	1558
La Imperial	25.485	1552 a 1558
Valdivia	12.650	1552 a 1558
Osorno	3.000	1558

El desarrollo de los cultivos, en poco tiempo, logró satisfacer las necesidades de la población de la nación, por lo cual la limitante de su expansión fue la existencia de mercados, ya que el único mercado posible era el peruano, el cual, por eso mismo, regulaba la producción. La ganadería, en cambio, continuó expandiéndose hasta copar la capacidad sustentadora del territorio; pero su objetivo, de acuerdo a un informe emitido en el año 1600, era la crianza de ganado para extraer el sebo y el cuero, dejándose perder la carne que no se exportaba a Perú (Encina, 1940-1952).

Los métodos de cultivo eran aún muy simples. Se utilizaba, para remover la tierra, la pala o la azada y a veces un palo puntiagudo, al igual que lo practicado hoy en algunos sectores de Chiloé. Con el pitón se hacía un hoyo en el que se ponía la semilla pero nunca abono. La explotación de la tierra se hacía en forma extensiva, pues los hacendados disponían de mucha tierra (Gay, 1862).

Resulta difícil, en la actualidad, distinguir entre lo que corresponde a la ocupación de nichos y desarrollo agrícola-ganadero con lo que fue verdaderamente destrucción del paisaje. No podía introducirse especies y habilitar suelos para aumentar la productividad sin ejecutar transformaciones importantes en el paisaje chileno. Según Cunill (1972), la destrucción del paisaje chileno se inició en el siglo XVI con la llegada de los españoles, pero luego se aceleró para tomar mayor auge en el siglo actual.

La destrucción, sin embargo, debió haber comenzado mucho antes de la llegada de los conquistadores; de otra manera no es posible explicarse los cambios fisionómicos que describen los cronistas e historiadores en relación a la vegetación clímax que debería existir en cada una de las regiones biogeográficas.

A fines del siglo XVI sólo los términos de Santiago, es decir de Aconcagua a Maule, podían abastecer de pan, vino, carne, fruta, aceite y los demás alimentos necesarios para abastecer a cincuenta ciudades más pobladas que la capital. La Serena producía olivas en exceso a sus necesidades y el resto se exportaba al Perú. El desarrollo agrícola del sur era superior al de Santiago hasta que la rebelión de los huilliches paralizó el progreso de los términos de Valdivia y de Osorno y el desastre de Curalaba la arruinó al sur del Biobío. La ganadería, cultivos de cebada, trigo y avena, chacarería y huertos de manzanas, tuvieron gran auge, incluso se exportaban manzanas al Perú. En 1601 sólo en Itata se cosecharon 4.000 fanegas de trigo (Encina, 1940-1952).

La nalca, la palma, el quillay y otras especies fueron casi totalmente exterminadas. El bosque santiaguino se destruyó en el siglo XVI, no alcanzando a resistir 40 años de dominación española, calculándose, según Cunill (1972), que entre 1552 y 1558 los conquistadores cortaron 12.000 árboles que fueron utilizados en construcciones. Este proceso de urbanización se acentuó en el siglo XVIII, haciéndose que desapareciera una alta proporción de la flora y fauna de la Zona Central.

Hasta comienzos del Siglo XVIII los valles del norte chico fueron lentamente ocupados, pero al comenzar la explotación minera, la necesidad de producir más alimentos originó una intensificación del cultivo del trigo y comenzó a manifestarse la erosión, acompañada de la desaparición de especies animales de la zona, tales como la vizcacha, el guanaco y la vicuña (Cunill, 1972).

La explotación de los recursos marinos fue siempre moderada, tanto en la época prehispánica como en el período posterior al descubrimiento.

Sólo a fines del siglo XVIII y comienzos de XIX se inició una destrucción masiva de algunas especies pelíferas y productoras de esperma. La destrucción de la fauna marina fue intensa entre 1788 y 1809. Según Cunill (1972), compañías pesqueras de las naciones industrializadas exportaron, desde las costas de Chile, entre 250 y 300 mil barriles de esperma de ballenas, iniciándose en la misma fecha la explotación intensiva de cachalotes y de focas.

Independencia y desarrollo del macroecosistema, 1810-1850

El progreso agrícola sólo tuvo como limitante la falta de mayores necesidades de producción. La falta de una mayor demanda era desalentadora y constituía el mayor freno al progreso. Durante los primeros años, sólo se cultivaban los mejores suelos de los valles transversales y del llano central. La mayor demanda de superficie de siembra generada en los siglos siguientes, obligó paulatinamente a trasladarse a los suelos más pobres.

La agricultura, a comienzos de los siglos XVII y XVIII, no tenía mayores inquietudes. Las necesidades de la población se llenaban sin el menor esfuerzo y no se producía más porque no había a quién venderle. Se sembraba sólo para suplir la escasa demanda y cuando, por alguna causa fortuita escaseaba el alimento, las autoridades ordenaban aumentar el área cultivada y prohibían las exportaciones de productos agropecuarios al Perú. A pesar de las características adecuadas del país, para la agricultura y para la vida del europeo, la Colonia nació muy pobre. Chile fue siempre el pordiosero colonial y la misma fortuna debía acompañarle hasta 1883 (Encina, 1940-1952).

La ganadería, al término de la Colonia, obedecía en su desarrollo a las condiciones del medio. En el norte chico predominaban los caprinos, de Aconcagua a Maule los bovinos, de Maule al Biobío los ovinos y en la región insular de Chiloé, los cerdos (Encina, 1940-1952).

La Independencia marca el comienzo de esta época que se prolonga por un período que alcanza hasta mediados del siglo XIX. La libertad de comerciar con cualquier país, además de España, trajo como consecuencia un cambio de actitud en la agricultura. No se tradujo, sin embargo, en hechos concretos de importancia inmediata, pues fue necesario preparar al país para un desarrollo agrícola posterior. Faltaban aún las estructuras económicas y la infraestructura para poder producir y exportar.

El cambio de actitud de la época puede ser sintetizado a través de la acción de Diego Portales, que se materializó en tres puntos principales. Se estableció un orden y estabilidad interna, como siempre había existido en el pasado y perdido en forma transitoria durante la Independencia al perderse los nexos de la Corona. Se estructuró la organización para el desarrollo económico y comercial, del cual debía derivar el desarrollo agrícola y social. Se robusteció el nacionalismo, estimulándose simultáneamente la integración multinacional.

La obtención de un desarrollo social acelerado se puede obtener cuando se estimula, primero o simultáneamente, el desarrollo ecosistémico. Sería ideal que fuera a la inversa y algunos así lo creen. Desgraciadamente, los modelos de desarrollo social que se realizan con prioridad al desarrollo material, han debido capitular ante el fracaso, y aunque se presente el esquema en forma velada y confusa, el desarrollo social ha ocurrido como una consecuencia del anterior.

La producción silvoagropecuaria se rige por leyes ecológicas permanentes, que no pueden ser modificadas por el hombre, por muy plausibles, humanitarias y dignas de consideración que la modificación sea. Los legisladores y gobernantes comúnmente han desconocido esto, al aprobar y aplicar una legislación divorciada con la ley natural, en lugar de circunscribirse a poner en palabras lo que la propia naturaleza ha legislado.

El ecosistema natural puede ser mejorado y ello, a su vez, origina un incremento de la productividad neta sostenida del ecosistema, que corresponde a la exportación de los productos que aprovecha el hombre. El mejoramiento del ecosistema no es un producto del azar, sino la resultante de la intervención del hombre sobre los cuatro componentes de la unidad silvoagropecuaria básica y que son los recursos, el hábitat, la fitocenosis y la zoocenosis. Cualquiera de ellos o todos, pueden ser mejorados, pero la modificación significa esfuerzo, sacrificio y ahorro. No existe desgraciadamente una solución mágica que permita mejorar la agricultura y obtener beneficios sociales sin mejorarse el ecosistema.

Al concluir la Colonia, los productos más importantes eran el trigo, debido al mercado peruano, además de la cebada y el maíz, que eran de menor importancia. Las lentejas, fréjoles y papas resultaban sólo de importancia secundaria junto con el lino y el cáñamo que se cultivaban en pequeña escala, al mismo tiempo que la demanda de fruta seca para la navegación comenzaba también a tomar importancia (Correa, 1938).

Durante el período de la Independencia no se materializaron grandes obras públicas ni cambios substanciales en la agricultura que se tradujeran en un mejoramiento inmediato del ecosistema. Dos hechos, sin embargo, se conjugan de manera tal que las repercusiones posteriores

fueron importantes: la libertad de comercio y el cambio de actitud de la población que se canalizaron en la planificación y desarrollo de una agricultura que progresó en el período siguiente, durante la segunda mitad del siglo XIX.

Las posibilidades de mejorar el ecosistema tenían su mayor limitante en las dificultades de transportar los productos agrícolas desde el microecosistema predial e introducirlos en el macroecosistema nacional e internacional. El mejoramiento del transporte no es, en sí mismo, un mejoramiento agrícola, pero constituía una limitante que evitaba incrementar la producción. En 1840 se estudió la construcción de un canal navegable entre Santiago y Valparaíso, y en la misma época, durante el período de Portales, se inició la construcción de la flota de cabotaje. Pocos años después de la iniciación de la navegación a vapor, en 1840, ya había 32 vapores dedicados al comercio con los países vecinos.

La construcción y mejoramiento de los puertos era necesaria para aprovechar las facilidades de transporte marítimo; sin embargo, faltaban los caminos de acceso. Algunos caminos y puentes se construyeron pero eran aún insuficientes y de mala calidad. En algunas regiones no era posible transportar los productos del agro ni siquiera en carreta.

El desarrollo de la infraestructura se manifestó en las necesidades de capital. Se efectuaron varios intentos fallidos de establecer bancos a partir de 1811 hasta 1856, en que se fundó el primer Banco en Valparaíso. Un año antes se había fundado la Caja de Crédito Hipotecario.

Un grupo de agricultores destacados vislumbró la necesidad de agrupar a aquellas personas que desarrollaban las mismas actividades en el campo, con el objeto de intercambiar ideas y establecer las bases para el desarrollo agrícola futuro. Los gobernantes de la época captaron de inmediato el beneficio que ello aportaría al desarrollo futuro del país, y reconocieron, en 1838, a la Sociedad Nacional de Agricultura. Su influencia en el período fue fundamental para el desarrollo agrícola del país, en una época en que el Estado no tenía ninguna organización que le permitiera estimular la agricultura. El mismo año inició su publicación la primera revista agrícola de Chile, El Agricultor, que con diversos nombres ha continuado hasta nuestros días, actualmente bajo el nombre de El Campesino. La buena agricultura, en el Viejo Mundo, sólo se practicaba localmente en los alrededores de las ciudades y en las regiones densamente pobladas. Se llegaron así a formar verdaderas islas donde se practicaba mejor agricultura que en los alrededores (Slicher van Bath, 1969). Era precisamente este conocimiento el que debía transmitirse en publicaciones como la citada.

La importancia de esta publicación de difusión agrícola es difícil de evaluar. Hasta ese entonces no existía ningún órgano de difusión de los avances agrícolas alcanzados en otras localidades del mundo. Tampoco existía interés ni inquietud generalizada de aumentar la producción agrícola. La fundación de la Sociedad Nacional de Agricultura y Colonización marca una etapa importante en el desarrollo agrícola del país. La Sociedad organizó, en 1841, la Quinta Normal de Agricultura que fue la base de la introducción de nuevos cultivos y sustentó por muchos años la enseñanza y experimentación agrícola incipiente del país.

La inquietud silvoagropecuaria, al término del período, era evidente. La base ganadera y de cultivos seguía siendo la misma que durante el período anterior. La proporción entre las especies animales había cambiado, observándose que bovinos y ovinos seguían siendo los más importantes. En la región comprendida entre el río Maule y el Biobío, por ejemplo, existía en 1844, 120 mil vacunos, 425 mil ovinos, 54 mil equinos, 24 mil caprinos y 8 mil cerdos (Correa, 1938). En la misma región, el valor del producto era mayor en cultivos y ganado que el de la minería y maderas (Cuadro I-3).

Cuadro I-3. Valor monetario del producto expresado en porcentaje, para la región comprendida entre Maule y Biobío, en 1844 (Correa, 1938).

Productos	%
Productos agrícolas	54,0
Maderas	1,2
Animales	38,6
Lana	5,4
Minería	0,6

Se creó la inquietud de importar razas mejoradas de ganado y fue así como, en 1843, se importó desde Inglaterra el Durham, raza más exigente que la criolla, la cual debió trasladarse a ambientes mejores del valle. También se llegó a proponer la importación de otras especies, tales como camellos, lo cual se trató por primera vez en 1845. Luego de rechazarse semejante proyecto, se insistió en 1879, con igual resultado.

La contratación del naturalista francés Claudio Gay en 1830 para formar un gabinete de histo-

ría natural tuvo una enorme influencia en el desarrollo agrícola del país. Estudió los vegetales y minerales y en 1838 ya estaba instalado el primer Museo Nacional de Historia Natural. En 1842 regresó a Francia y, posteriormente, publicó su monumental obra. En 1853 la dirección del museo la ocupó Philippi.

La Escuela Práctica de Agricultura se inició por primera vez el año 1842, y funcionó durante veinte años hasta que cesó temporalmente sus actividades por falta de alumnos. La Escuela de Artes y Oficios se fundó en 1849 y tuvo gran importancia en el desarrollo posterior de la agricultura. La Sociedad Nacional de Agricultura influyó directamente en su creación.

En 1847 se estableció el primer matadero regulado por el Estado, como consecuencia de la necesidad de contar con facilidades más adecuadas para abastecer a los centros urbanos que comenzaban a tomar auge.

Un hecho que reviste especial importancia en el desarrollo agrícola de la nación, es la toma de poseción del Estrecho de Magallanes en 1843. La incorporación de este territorio marca un factor importante en el desarrollo silvoagropecuario del país. Con esta acción se inicia la etapa de ocupación de nichos y territorios en una zona que hasta ese entonces no había sido incluida en el desarrollo.

En 1845 se establecen las normas para la inmigración que tanto éxito habrían de tener en la segunda mitad del siglo.

El cierre del período ocurre con tres hechos análogos importantes, que se circunscriben bajo un mismo significado, cual es la apertura de mercados accesibles a la producción agrícola nacional, en California, Argentina y Australia. El descubrimiento del oro de California, en 1848, fue trascendental dada la posición geográfica ventajosa del país en una época en que desgraciadamente no existía aún la red vial y de transporte terrestre hacia los puertos y la organización agrícola adecuada que le hubiera permitido a Chile sacar provecho de este mercado tan efímero como ventajoso.

Engrandecimiento agrícola, 1850-1913

La segunda mitad del siglo XIX marca el período de engrandecimiento económico y comercial de Chile. Es la época de los ferrocarriles, de los caminos, de los grandes puentes y de todas las obras de engrandecimiento de la producción (Barros, 1938).

Se necesitaban otros estímulos para continuar desarrollando la agricultura. El país se había estado preparando para aumentar la productividad dentro de ciertos límites pero la falta de mercado continuaba siendo la limitante principal. El descubrimiento del oro de California, en 1848, trajo un progreso económico nunca visto en esa zona atrayendo inmigrantes desde todas partes. La región estaba aún subdesarrollada y la necesidad de alimentos fue obvia. Aún no se construía el Canal de Panamá y la posición geográfica favorecía a Chile haciéndole presentarse como la mejor alternativa para suministrar el alimento que California requería. El país, desgraciadamente no estaba aun preparado para hacerlo en la magnitud requerida. Si hubiera sido así, pudo haber capitalizado su agricultura logrando industrializarse.

Australia y Argentina tenían, en aquel entonces, menor desarrollo que Chile, y ambos hallábanse en un período de rápida expansión; aún no desarrollaban su agricultura y necesitaron importar el trigo necesario para la alimentación de su creciente población. La posición geográfica de Chile, unido a la flota de cabotaje ya existente hacían del país la única fuente de suministro de trigo para esos tres mercados que, a pesar de lo ventajosos, fueron muy breves en el tiempo. Crearon, sin embargo, el incentivo para un desarrollo agrícola acelerado.

Argentina, por su parte, comenzaba a mejorar su ganadería con la importación de razas seleccionadas y debía, por lo tanto, desprenderse del ganado criollo o *caita* que existía hasta aquel entonces. El mercado chileno le brindó una excelente oportunidad para ello, pues comenzó a exportar ganado flaco de mala calidad genética a Chile y a suplir sus necesidades de carne con la importación de ganado gordo desde Chile. Este hecho contribuyó a que Argentina, en un corto período, lograra mejorar sus razas de ganado mientras su vecino las empeoraba. En 1898 se dictó la primera ley que gravó con un impuesto las importaciones de ganado. El éxito de la ley se materializó a través del incremento de la ganadería nacional, pero en 1907 fue derogada.

Los problemas silvoagropecuarios de la época eran de índole diferente a los actuales. Vicuña Mackenna (1856) refleja el sentir de los agricultores de la época y cataloga los problemas en varios grupos: falta de mano de obra, necesidad de maquinaria, inmigración, legislación agraria, escasez de crédito y capital, excesivo tamaño de los fundos, falta de caminos y falta de mercados.

Algunos de los problemas de la agricultura merecen ser considerados con más detalle. La falta de mano de obra, debido al tamaño limitado de la población, era uno de los problemas más graves. Había más tierra y necesidades de habilitarla, que gente para hacerlo. Era imposible aumentar la eficiencia, porque la maquinaria agrícola aún no se introducía al país en gran escala.

La productividad aumentaría incorporando maquinaria o aumentando la población, y es por ello que se recomendaba también la inmigración, con el propósito de incorporar mayor tecnología y capacidad de trabajo. La falta de caminos y de mercados continuaban siendo problemas graves para la producción.

A fines del siglo pasado, la limitante principal a la producción de trigo era la demanda que, a su vez, generaba cambios en el precio que se pagaba por el cereal. El Cuadro 1-4 ilustra esta afirmación al demostrar que el aumento del precio estimulaba un aumento de las exportaciones. En el ejemplo presentado, sólo en el año 1874 el precio no influyó, pero ello se debía a que el trigo ya estaba cosechado y la diferencia de precio fue estímulo suficiente para guardarlo (Opazo, 1939).

Cuadro 1-4. Relación entre el precio y la exportación de trigo en la segunda mitad del siglo pasado (Opazo, 1939).

Año	*Precio del qq.*	*Exportación*
	$	qq x 1000
1870	11,5	573
1871	11,9	1025
1872	12,1	1.097
1873	12,5	1.115
1874	11,7	1.592
1875	9,9	847

El precio del trigo en Europa se mantuvo constante desde 1660 hasta 1745. Entre 1760 y 1790 la producción fue entre un 30 y 40 por ciento superior que entre 1721 y 1745, debido al aumento del precio, unido a algunos cambios en las prácticas agrícolas tales como una expansión de las áreas cultivadas, introducción de nuevos métodos e invenciones, además de un marcado aumento en el interés por la agricultura. Se habilitaron extensas superficies de tierra en varios lugares de Europa (Slicher van Bath, 1969), pero este proceso no ocurrió en Chile ni en los países vecinos hasta mucho después.

Llama la atención, también, que Vicuña Mackenna no haga mención al problema del desarrollo tecnológico de la agricultura, pero es natural que así haya sido, pues había otros problemas limitantes que resolver previos a la preparación tecnológica y avance de la agricultura. La superficie del país aún no cultivada era muy grande, faltaba mano de obra, caminos, y mercados. Se podía producir más pero faltaban los medios para hacerlo y el mercado comprador. En forma paulatina se fueron resolviendo algunos problemas, pero a medida que unos se solucionaban aparecían otros que debían corregirse. Durante la segunda mitad del siglo XIX, se dio especial énfasis a la solución del problema del transporte.

Se diseñó y construyó una red de comunicaciones terrestres que permitiera concentrar la cosecha agrícola en los centros de consumo urbano y en los puertos. No hubiera tenido sentido construir esta red si, simultáneamente, no se hubiera desarrollado una flota de cabotaje; así se comprendió y se hizo. En la zona norte, en 1851, se construyó el ferrocarril de Caldera a Copiapó. El ferrocarril llegó desde Santiago a Rancagua en 1856, a Quillota en 1857, a San Fernando en 1862, al año siguiente a Valparaíso y en 1868 a Curicó. En 1872 se completó el tramo Talcahuano-San Rosendo-Chillán, en tanto que en 1883 llegó a Angol, en 1888 a Collipulli y en 1890 a Valdivia.

El obejtivo del desarrollo ferroviario fue múltiple. En primer lugar, darle salida a la producción agrícola que ya existía en algunos sectores de las provincias hasta donde iba alcanzando el ferrocarril. Simultáneamente se pretendía estimular la incorporación de nuevas tierras a la agricultura, mediante lo cual se lograría aumentar la producción a través del incremento de la superficie cultivada.

El ferrocarril produjo, desde un comienzo, una serie de beneficios pero su máximo provecho provino del incentivo a la producción que se logró en la etapa siguiente. Fue una típica inversión de capitalización futura más que de beneficios inmediatos. La creación del Ministerio de Obras Públicas en 1888, vino a contribuir a la complementación del ferrocarril con caminos y puentes que permitieran darle salida a los productos hasta la vía férrea y puertos. El interés por ordenar y tecnificar la agricultura, crecía también paulatinamente, llegándose, a mediados del siglo XIX, a intentarse por primera vez crear el Ministerio de Agricultura, lo cual no se llevó a cabo.

El desarrollo material y urbano de las naciones del Viejo y Nuevo Mundo, vino acompañado de un aumento de la demanda de productos de la tierra. El consumo de madera en Europa se incrementó notablemente debido a las mayores necesidades urbanas, industriales y de combustible. Se establecieron viveros forestales y se organizó la administración racional de bosques, especialmente en países tales como Francia y

Alemania (Slicher van Bath, 1969). Los recursos forestales de Chile, en ese entonces, se consideraban ilimitados, no había aún una conciencia ecológica y conservacionista y, por lo tanto, cualquier medida tendiente a desmontar el ecosistema era considerada progreso. Debieron pasar muchos años antes de que se le diera a la silvicultura la importancia que se merece, y aún no se administran racionalmente la mayoría de los bosques del país.

El desarrollo de la región árida y semiárida del norte chico y zona central hasta el río Biobío, donde están localizados algunos de los mejores suelos y donde la cosecha de agua de los ríos es abundante, requería, para su desarrollo, de la adición de agua, que era obviamente el factor limitante principal de estos suelos para aumentar la productividad. Así lo comprendieron en la época y se prepararon para la etapa siguiente, desarrollando una infraestructura de riego, que resultaba gigante para la época y que cubría, al finalizar el período, una proporción muy alta del total que se ha logrado regar en el país (Figura I-6). Ante la escasez de agua, que ya era evidente en muchas zonas agrícolas, se reglamentó las mercedes de agua, en 1882.

Las primeras obras de regadío fueron de menor envergadura, aunque para su tiempo hayan significado proporcionalmente un esfuerzo muy grande. La tecnología del momento sólo permitía construir canales y bocatomas en los ríos más pequeños. En el período siguiente, la expansión continuó siendo considerable pero proporcionalmente menor, completándose de regar en 1914 la mayor parte del sector susceptible de ser regado por empresarios particulares. En las etapas posteriores, el desarrollo del riego pasó a manos del Estado, que disponía de mayores recursos y podía organizar empresas de mayor tamaño, estando en condiciones de desarrollar proyectos que por sus características sólo él podía ejecutar. Es el caso de los canales del Biobío y del Maule construidos durante el período de tecnificación de la agricultura. Gran parte del esfuerzo desplegado en este último período, se dedicó a mejorar los sitemas de almacenamiento, conducción y distribución.

La única estrategia posible para formar capitales que tenía un país como Chile, era a través de la exportación de productos agrícolas. Se necesitaba para esto, además de los recursos abióticos, disponer del elemento humano en número suficiente para habilitar suelos y trabajar la tierra. Se necesitaba, además, de un nivel adecuado de preparación y disciplina para lograr un mayor desarrollo de la agricultura. En ese entonces, el país no disponía del número suficiente de estos

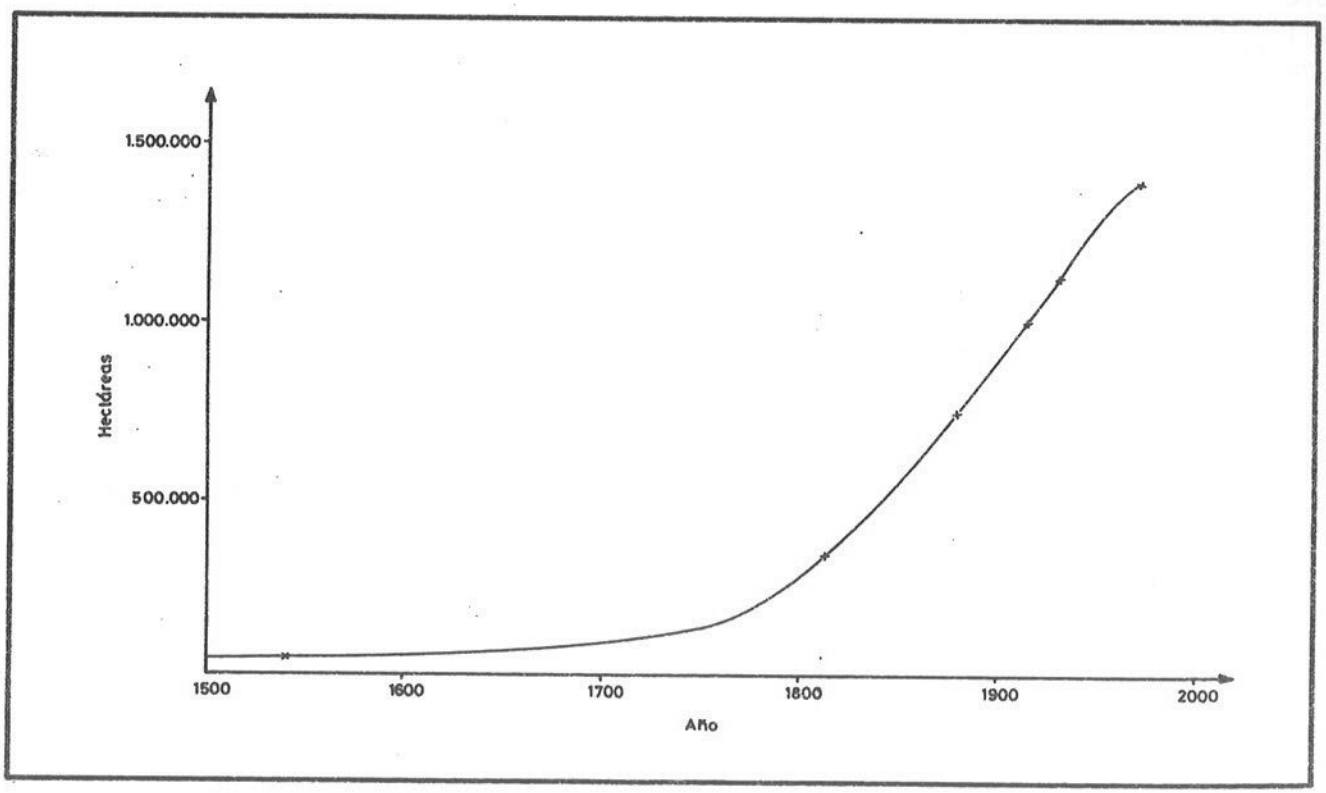


Figura I-6. *Superficie bajo riego del país en diversas épocas.*

recursos humanos y tuvo la visión y decisión de buscar una salida a esta limitante del desarrollo agrícola a través de la inmigración de colonos calificados.

El impacto de la colonización alemana, iniciada a mediados del siglo pasado, fue mucho mayor que la magnitud numérica de esta inmigración. Ella equivalió a una introducción masiva de tecnología, experiencia y organización de un vasto sector de la agricultura. Fue, además, un ejemplo para otros sectores nacionales, que pudieron observar e imitar el modelo de desarrollo de estos colonos. Dicha colonización introdujo tecnología agrícola aplicada en una época en que aún no existía en el país una enseñanza agrícola adecuada. Otras colonizaciones la siguieron y tuvieron también trascendencia, pero fueron de menor significación que la alemana. Esta desarrolló una zona en forma integral, presentando nuevas formas de vida, en una región en la cual otros colonizadores no se habían adaptado; abrió campos de cultivo y ganaderos, y creó una prosperidad económica nunca vista. El país entero cambió de actitud bajo sus enseñanzas.

Según Matthei (1939) hubo cinco colonizaciones en Chile durante el siglo pasado. La primera y segunda fueron las más exitosas y corresponden a la de Valdivia y Osorno de 1850 a 1858, y la de Llanquihue de 1852 a 1875. La tercera etapa es la de la Frontera de 1882 a 1901. La cuarta es la colonización de Chiloé en 1895 a 1901. La quinta y última etapa es la de Ultima Esperanza en Magallanes que se inició en 1891 y término en 1906 con la *descolonización* de la zona.

Las inquietudes científicas de la agricultura en Europa son relativamente recientes, pues sólo comenzaron a hacerse mayores en el siglo XVIII, pues la forma de mejorar la agricultura no se conocía claramente hasta ese entonces. Ello se refleja en los escritos de Dickson (1762), quien se hacía algunas preguntas en torno a la agricultura: ¿Por qué métodos se puede promover la agricultura? ¿Cuáles son las limitantes?, y ¿Cómo pueden eliminarse esas limitantes? En la época, sin embargo, no se pudo dar una respuesta satisfactoria, de acuerdo al avance científico que se tenía.

Los avances agrícolas en la Europa de los siglos XVIII y XIX son de importancia secundaria en relación a la revolución industrial y del transporte. Ambas fueron la resultante de innovaciones autónomas en tanto que los cambios agrícolas que les acompañaron sólo fueron la resultante del impacto producido en la industria manufacturera, química y de transportes (Kerridge, 1969). El progreso en Biología, Física y Química que tuvo lugar en el siglo XVIII en Gran Bretaña, fue paralelo al progreso agrícola, pero no están íntimamente conectados (Brandenburg, 1969). El progreso agrícola no se extendió hasta después del año 1837. Los nuevos conocimientos logrados por la ciencia no tuvieron difusión mayor en la agricultura de la época (Fussell, 1969).

Durante el siglo XVIII se escribió en Gran Bretaña una gran cantidad de literatura agrícola. Siendo los primeros intentos masivos de interpretación de los fundamentos de la agricultura se cometió, en algunos casos, errores de interpretación de los fenómenos (Fussell, 1969). En gran parte, la transformación agrícola de Inglaterra en el siglo XVIII se basó en métodos usados con anterioridad en el continente, algunos de los cuales datan de la Edad Media (Slicher van Bath, 1969).

Toda la literatura agrícola publicada en Europa en el siglo XVIII fue de valor o pudo haberlo sido para aquellas personas que sabían leer. Pero en esa época, la mayoría de las personas vivía toda su existencia sin ninguna referencia a los trabajos impresos, que no significaban nada, para ellas. Estaban impregnadas de la tradición que era sinónimo de *realidad.* Los agricultores se impresionan y se impresionaban más por las experiencias visuales o por los hechos que por las teorías de los libros, y es por ello que fue una circunstancia feliz que los avances agrícolas aplicados en casos particulares atrajeran la atención de los grandes terratenientes (Fussell, 1969). El rey y la nobleza se transformaron en los líderes de la sociedad rural. Su esfuerzo, unido al entusiasmo demostrado en sus predios y en los condados vecinos, fueron de gran influencia en la difusión de los nuevos sistemas agrícolas y ganaderos (Fussell, 1969).

La revolución agrícola de Gran Bretaña ocurrió, supuestamente, entre los años 1750 y 1850 (Kerridge, 1969). No puede, sin embargo, interpretarse como revolución agrícola a un proceso gradual que fue, en muchos casos, sólo la resultante de la revolución industrial. Se comenzó a estudiar la agricultura y a interpretarse las relaciones causales de los fenómenos. No hubo tampoco una revolución agrícola en Francia ni en los países vecinos, en el siglo XVIII, ni la hubo en el pensamiento agrícola. Los reformadores agrícolas franceses querían reforma, no revolución, y al parecer pretendían lograrla reproduciendo la mejor agricultura dentro del marco de referencia del pasado (Branderbur, 1969). Los intelectuales franceses de esa época han sido acusados de formular sus teorías y recomendaciones de cambio sin prestar atención a la realidad que sería afectada por los cambios propuestos (Branderburg, 1969).

En Estados Unidos tampoco hubo grandes cambios. Los agricultores, en la época de la Independencia, eran conservadores en relación a la adopción de nuevas prácticas. No podían arriesgarse a cambios probabilísticos de aumento de los rendimientos, y perder un año experimentando con nuevos cultivos o nuevos métodos (Rasmussen, 1969). La mayor parte de la experimen-

tación agrícola fue hecha por señores de la tierra de mucha riqueza y cultura, que podían costear esas actividades. Las primeras sociedades agrícolas fueron formadas por ellos. La más conocida de las sociedades es la *Philadelphia Society for Promoting Agriculture,* establecida en 1785. Otras similares se establecieron en la misma época en Carolina del Sur, Maryland y New Jersey. No tuvieron, sin embargo, un efecto inmediato sobre la productividad general, que no aumentó (Rasmussen, 1969).

La fama alcanzada por Coke de Norfolk, Gran Bretaña, quien dirigió su propio predio durante las últimas décadas del siglo XVIII y comienzos del XIX, atrajo la atención de los agricultores. Aumentó considerablemente los ingresos del predio y se transformó en uno de los líderes de la aplicación y promoción del progreso agrícola de la época. Instituyó las famosas Esquilas de Ovejas donde se reunía con otros agricultores, los cuales llegaron a ser los precursores de las exposiciones agrícolas del siglo XIX, donde se exhibían a los visitantes muestras de cosechas y cultivos, nuevos implementos y ganado de calidad dándoles una calurosa bienvenida a los visitantes. Otras influyentes personas, incluyendo al propio rey, organizaron también predios demostrativos (Fussell, 1969).

Algunos terratenientes actuaron individualmente promoviendo el desarrollo de la ciencia y la aplicación de los avances a la agricultura. Otros, en cambio, no actuaron individualmente y concentraron más esfuerzos en organizar sociedades para la promoción de métodos agrícolas avanzados. La sociedad de Bath y West de Inglaterra que se fundó en 1777, llegó a influir en todos los condados sureños de Inglaterra. La *Highland and Agricultural Society,* que actualmente es la *Royal Agricultural Society* se estableció en 1784. El *Smithfield Club,* dedicado a la promoción del ganado de calidad, se estableció en 1798 (Fussell, 1969).

En el año 1700 el desarrollo y progreso agrícola de Europa era muy variable según la localidad. Existían algunas regiones donde la agricultura ya era muy intensiva y desarrollada. Entre ellas cabe destacar: Flandes y Brabant en Bélgica, Holanda, Zelandia y Frisia en los Países Bajos, Palatinado, Rhineland, Baden y Nassau en Alemania; siendo otros lugares muy desarrollados Schleswig-Holstein y Mecklenburg. En Francia, sobresale Flandes, Artois y Alsacia; en España, Cataluña y en Italia el Valle del Po (Slicher van Bath, 1969).

Los países del Nuevo Mundo permanecieron alejados de este proceso, especialmente Chile que estaba tan aislado del resto del mundo. El interés desplegado por algunos agricultores hizo disminuir esta barrera intelectual en una época cuando los medios de comunicaciones eran aún rudimentarios. La creación de la Sociedad Nacional de Agricultura y de la revista El Agricultor en 1838 marca una etapa importante en la introducción de la tecnificación agrícola y de las ideas y métodos desarrollados en Europa en los siglos XVIII y XIX. Hasta esa fecha eran aún muy pocas las sociedades agrícolas que existían. Una de las primeras iniciativas de la SNA fue la de establecer un campo experimental. Además, se creó el Jardín Botánico de la Quinta Normal dirigido por el sabio francés Claudio Gay.

Tampoco estuvo ajeno al desarrollo tecnológico el establecimiento de la educación agrícola en el país. En 1871 la Sociedad Nacional de Agricultura, con la ayuda del Estado, fundó nuevamente la Escuela Práctica de Agricultura, que tenía como objetivo formar mayordomos y obreros especializados. Dos años después se contrató al profesor francés René Lefevre quien recomendó e inició la enseñanza agrícola superior a través del Instituto Agronómico, en el año 1874. Además llegaron otros científicos europeos con el propósito de estudiar la flora, fauna y otros recursos naturales y agrícolas con perspectiva de consumo humano. Sin embargo, se ha dado tradicionalmente poca importancia a la investigación científica de los problemas silvoagropecuarios. En Chile no se hacían investigaciones agrícolas serias porque, salvo algunas honrosas excepciones, no había investigadores (Matthei, 1939).

La enseñanza agrícola superior vino a suplir la necesidad cada vez mayor de profesionales del agro con conocimientos profundos de los problemas cada vez más complejos que deben resolverse para mejorar la agricultura y fue la iniciación de la tecnificación de la agricultura que tendría su mayor importancia después del año 1945.

Cada establecimiento de enseñanza agrícola debe tener sus institutos de investigación y sus campos experimentales anexos con el objeto de despertar el espíritu de investigación. Al mismo tiempo, el Estado ha de enviar a los profesionales más preparados a especializarse o a perfeccionar sus estudios en el extranjero o en escuelas de graduados del propio país, con el objeto de entregarles, más tarde, los trabajos de investigación de su especialidad (Matthei, 1939).

En 1869 se celebró la primera Exposición Agrícola y Ganadera en la cual se incluía tres rubros principales: maquinaria, ganado y productos agrícolas originales del país. La importancia de este certamen en el desarrollo agrícola posterior es difícil de ponderar, pues fue el estímulo inicial a la mecanización agrícola. Los agricultores tuvieron oportunidad de conocer las posibilidades de mejorar la eficiencia de las labores agrícolas por medios mecánicos, lo cual era una alternativa nunca antes vista pues hasta 1860 casi no se empleaba maquinaria agrícola. En 1869 se introdujo la trilladora a Chile, pero comenzó

a difundirse después de la Exposición de 1875. En esa misma fecha se celebró el primer Congreso de Agricultores.

Las máquinas sembradoras y trilladoras sólo se usaron en los países avanzados en forma generealizada en el siglo XIX (Fussell, 1969), aunque fueron desarrolladas a fines del siglo anterior.

En 1883, la inquietud por la mecanización era ya muy marcada entre los agricultores, y fue así como en esa fecha, la Sociedad Nacional de Agricultura organizó la Sociedad de Fomento Fabril que cumpliría una función análoga a la primera, pero de fomento de la industria. Ello suscitó gran interés de parte de los agricultores, que vieron en ella una forma de cultivar mayor cantidad de tierra con los limitados recursos humanos disponibles en esa época en el país.

La revolución agrícola del siglo XVIII no fue el resultado de la introducción de equipo e implementos agrícolas. El elemento más importante del cambio fue la introducción de cultivos voluminosos, raíces, crucíferas y praderas artificiales. Los agricultores que usaban estos cultivos para alimentar mayor cantidad de ganado de mejor calidad, difícilmente podrían estar satisfechos sólo con los implementos (Fussell, 1969).

Inglaterra y Estados Unidos tomaron el liderazgo en la manufactura de implementos agrícolas en los siglos XVIII y XIX, siendo luego seguidos por países de la Europa Occidental. Se inventaron o mejoraron herramientas de aradura tales como el arado Brabant que tiene un pequeño esquí en lugar de rueda, ventiladores para separar el capotillo del grano y cilindros trilladores. Primero se mecanizaron los cereales, que se cultivaban en áreas mayores. Los cultivos voluminosos se incluyeron en las rotaciones y se diseñó la maquinaria cortadora de raíces y trituradoras. Se desarrollaron los cinturones hortícolas alrededor de las ciudades que ya tenían mayor poder de compra, y se avanzó en la confección de almácigos bajo vidrio y en el cultivo de primores, comenzándose, al mismo tiempo, a fertilizar más intensamente (Slicher van Bath, 1969).

Las perspectivas de aumentar la población eran muy limitadas, por lo cual era necesario recurrir al incremento de la eficiencia del trabajo humano. Hasta esa época e incluso en el período siguiente, la estrategia fue aumentar la producción incrementando la superficie agrícola y no la productividad por unidad de superficie. Con un número similar de obreros agrícolas, fue posible aumentar la producción nacional pero utilizando una mayor superficie agrícola. Esta estrategia era posible y recomendable para una época en que aún existían enormes superficies de terrenos arables y ganaderos improductivos que no canalizaban su biomasa a través de productos utilizables por el hombre. Dicha estrategia puede ser utilizada con igual éxito hoy en la actualidad en algunas regiones que disponen de terrenos agrícolas cubiertos de bosques o de matorral, que esperan ser incorporados a la producción de acuerdo a su potencia. Este no es el caso de Chile, ni de Argentina ni de Uruguay, donde la casi totalidad de su territorio se encuentra utilizado o sobreutilizado. Algunos países amazónicos aún disponen de algunas tierras que pueden ser incorporadas, pero estas superficies son menores de lo que comúnmente se piensa. La estrategia moderna no debe ni puede ser ésta, sino la del aumento de rendimientos.

A pesar del esfuerzo desplegado por generar una corriente inmigratoria de colonos agrícolas hacia el país, había también una corriente emigratoria en sentido inverso, desde Chile hacia otras naciones latinoamericanas. En el período comprendido entre 1860 y 1870, según Izquierdo, 1972, la emigración de los países europeos era inferior a la de Chile. En Inglaterra, por cada 113 habitantes emigraba uno, en Alemania por cada 800, en Francia por cada 1.500 y en Chile por cada 76; algunos años después, en 1888, esta proporción fue aun menor, alcanzando a un emigrante por cada 18 habitantes. La calidad cultural de la emigración y su preparación agrícola era, sin embargo, muy diferente a la de la inmigración.

La población del país se había mantenido casi estática durante el período de la Colonia. De 1,2 millones de habitantes que supuestamente tenía el país a mediados del siglo XVI, apenas alcanzaba a 1,5 millones, trescientos años después. Era un aumento insignificante, que se hacía más notorio cuando aún no se utilizaba la maquinaria.

Los cambios ganaderos, durante el siglo XVIII, fueron menos importantes que los de los cultivos, con excepción de equinos y ovinos de lana. También comenzaron a aparecer algunas razas locales de vacunos. El progreso ganadero se vio fuertemente afectado por los ataques de epizotia, que fueron notables especialmente durante los años 1711, 1714, 1744 y 1745; 1762-1763 y 1768-1771 (Slicher van Bath, 1969).

Los ganaderos europeos comenzaron, durante la segunda mitad del siglo XVIII, a obtener mejores resultados a través de la selección de razas, aumento de los rendimientos de leche y matanza más temprana del ganado. Una de las innovaciones más exitosas del siglo XVIII fue la implantación de la ganadería de rotación con cultivos en el norte de Alemania, especialmente en Holstein, donde se alternaban cinco años de cultivos que involucraban aradura con cinco años de pradera y uno de barbecho. Ello permitió, posteriormente, la introducción a las praderas del trébol rosado *Trifolium pratense* en 1613 en

Gran Bretaña, lo que se tradujo en un aumento de los rendimientos (Slicher van Bath, 1969).

En Europa la declinación relativa de los porcinos y el incremento de los ovinos durante los últimos siglos, se acompañó de una industria textil lanera, y todo ello fue el resultado de un cambio en la fisionomía de la vegetación. La limpia del bosque trajo un incremento de las praderas y de los cultivos lo cual, a su vez, indujo el incremento de los ovinos (Clarke, 1947). Se había comenzado a observar que la ganadería podía producir utilidades, especialmente a través de la lana, lo cual originó un reemplazo de los cultivos por praderas. Debido a ello, en Gran Bretaña, por ejemplo, entre 1450 y 1560 quedaron cesantes 675.000 campesinos de una población nacional de sólo cinco millones de habitantes, lo cual hizo que se prohibiera una mayor expansión de la ganadería. Esta situación quedó resuelta con la revolución industrial que absorbió la cesantía y aumentó las necesidades de cultivos. Se gravó, además, con impuestos, a las importaciones de trigo y se bonificó las exportaciones de maíz, lo cual llevó a un aumento de la superficie cultivada (Moore, 1950).

La revolución industrial, además, produjo como subproductos sustancias que podían ser empleadas como fertilizantes tales como las escorias Thomas y posteriormente pesticidas, maquinaria y otras (Barnard y Frankel, 1964). Bajo tales circunstancias, los países desarrollados pudieron intensificar su agricultura y ganadería como un subproducto de su industria, sin incurrir en gastos de divisas, generando además una fuente de mano de obra y de exportación de productos de mayor costo, necesarios para intensificar la agricultura de las naciones menos desarrolladas.

En relación al mejoramiento ganadero de Chile, se introdujeron razas mejoradas de ganado. Desde que se hizo la primera introducción del Durham en 1843, estos animales se propagaron poco a poco en los terrenos regados de la región central, lo que influyó para que la ganadería principiara a tomar interés debido a que éstos adquirían mayor valor y a que se inició la explotación de lecherías y de las industrias derivadas de la leche, que producían más que el cultivo de los granos (Opazo, 1939).

Algunos años después, al término del siglo, se introdujeron otras razas: Holando-Europeo, Hereford, Normando, Bretona, Jersey y Carnogiolo; en 1895, Juan Slayer introdujo el Overo Colorado. La introducción de razas mejoradas más exigentes, trajo acompañada la necesidad de mejorar el ambiente donde la ganadería se desarrollaba. Es por ello que se introdujeron algunas forrajeras mejoradas; una de las cuales, el trébol rosado *(Trifolium pratense)* se trajo desde Inglaterra en 1869, simultáneamente con otras forrajeras introducidas en el mismo período.

El interés despertado por las razas mejoradas fue acompañado por la necesidad de conservar la calidad y pureza de ellas. Los registros genealógicos de vacunos se iniciaron en 1882. Los equinos de raza se importaron en 1853 y 1883, mientras en 1865 se importaron los fina sangre de carrera y se iniciaron los registros genealógicos. Los ovinos de raza se importaron por primera vez en 1874. En 1875 y 1879, tal como ya se dijo, se presentaron proyectos para importar camellos, los que prestarían utilidad en el desierto y a los cuales se les denominó "buques del desierto". En otras épocas se ha tratado de introducir a Chile otras especies exóticas, tales como el oso polar desde el hemisferio norte a la Antártida chilena, el búfalo, el ciervo europeo, la rata almizclera, el faisán, la codorniz, el oso del Paraguay, los jabalíes, los conejos, los coatíes, la cabra de Juan Fernández, las ratas y últimamente el reno.

La introducción de especies animales exóticas es, a menudo, una decisión muy delicada y requiere, por lo tanto, de cuidadosos estudios. Si se tiene éxito, es decir, si no se transforma en una plaga al aumentar en exceso, puede desplazar a otras especies ya adaptadas. En ese caso, la evaluación de los resultados debe considerar el beneficio que se obtendría en relación al perjuicio que ocasiona el desplazamiento de las predecesoras ya adaptadas. La diferencia entre ambas es lo que cataloga el éxito o el fracaso.

A manera de ejemplo, se puede citar el caso del reno introducido a Magallanes. Si esta especie ocupara el mismo nicho y hábitat que los ovinos, guanacos o vacunos que actualmente existen en Magallanes y no poseyeran una mejor convertibilidad de tejido vegetal en animal, no sería verdaderamente un incremento ganadero, solamente se estaría reemplazando una especie por otra. Generalmente, con la introducción de nuevas especies se evalúa solamente el efecto positivo, desconociéndose el efecto negativo que produce la competencia por el mismo nicho, hábitat y territorio.

Lo mismo ocurrió con la introducción de cultivos, la de la remolacha, por ejemplo, significó un desplazamiento de otros cultivos y praderas. A medida que la superficie cultivada con remolacha aumentaba, disminuían en igual proporción los otros, pues no se incorporaron nuevos suelos aún no habilitados. La utilidad de este reemplazo reside en el hecho de que su productividad es mayor, deja un remanente de fertilizantes en el suelo, diversifica la producción y, proporciona subproductos que son utilizables por el ganado.

Muchas de las introducciones se transforman en plagas, como es el caso de la galega, la zarzamora, la chépica, el chamico, el chocho, el maicillo y varias otras. Algunas de estas especies se intro-

dujeron como cultivos y otras, en forma accidental, como malezas.

El coatí, el conejo, la cabra de Juan Fernández y la rata almizclera se han transformado en verdaderas plagas. Otras introducciones se hicieron en forma casual, como es el caso del ratón y del pericote. Algunas especies y razas fracasaron en los luegares donde se les introdujo, como el faisán, el jabalí, la raza Carnagiolo, Jersey, Bretona, Aberdeen Angus por citar algunas. Este fracaso se puede deber a una falta de adaptación al hábitat o a un desplazamiento por otras especies y razas mejor adaptadas. Sólo en muy contados casos se logra tener éxito.

El traslado de la ganadería desde los terrenos montañosos al llano central, fue un cambio de significación para el futuro ganadero del país. Significó una variación en el tipo de ganadería, en razas, en los productos producidos por el ganado, y en la productividad del ecosistema ganadero. La introducción del alambre de púa, a fines del siglo pasado, permitió también un mejoramiento ganadero. Significó también la intensificación de las rotaciones agrícolas pastorales lo cual trae acompañado el mantenimiento de la fertilidad del suelo y el mejoramiento del rendimiento del cultivo. El traslado de la ganadería desde el cerro al plano, hizo que fuera más productiva que los cultivos.

El cruzamiento del Durham con el ganado criollo en el valle central se completó entre 1870 y 1886. El traslado de la ganadería bovina desde el cerro al plano ocurrió también en la segunda mitad del siglo XIX; y en esta misma época, en 1874, se dictó la ley de Marca de Animales.

La preservación de alimentos para el ganado se inició en este período pues en él se construyeron los primeros silos, con lo cual se esperaba mejorar el suministro de alimentos voluminosos durante los períodos de escasez en el invierno; etapa que todavía no se inicia en Aisén y Magallanes.

Entre los aspectos negativos cabe destacar la introducción de la fiebre aftosa en el año 1871 desde Argentina, país al que a su vez se introdujo accidentalmente desde Europa el año anterior. Cosa curiosa, algunas naciones europeas la han erradicado y prohiben la importación de animales o carne desde zonas donde existe la enfermedad, a pesar de que ellos fueron quienes la expandieron. Esta lección, que tanto perjuicios ha causado a muchos países, aún no se aprende. Se continúan introduciendo enfermedades, incluso durante los últimos años, tales como la peste porcina, *newcastle, marek,* queratitis infecciosa, laringotraqueiditis y otras.

Las enfermedades animales comenzaban a hacer un impacto en una ganadería ya más tecnificada. En 1877, la Sociedad Nacional de Agricultura fundó el Hospital Veterinario para suplir esta deficiencia y en 1887 fundó el Instituto de Vacuna Animal, cuya duración se prolongó hasta recientemente, cuando otras organizaciones la suplantaron en su labor.

La ganadería se expandió también a Magallanes, luego de tomarse posesión de aquel territorio en 1843. Once años después se introdujeron los bovinos y equinos desde Chile Central, y en 1877 se importaron 300 ovejas desde las Islas Malvinas, aumentando la masa que primitivamente se había introducido desde Valdivia y Chiloé en el año 1852. Un año después, en 1878, se hizo una segunda importación, esta vez de 500 ovinos. Vergara (1973) indica que hubo otra introducción anterior, en 1844.

La expansión ganadera de Magallanes, aunque ocurrió tres siglos después del descubrimiento de Chile, guarda mucha similitud a lo ocurrido en el período de introducción de especies, tecnología y orden europeo y al período siguiente, donde ocurrió un desarrollo agrícola acelerado; incluso las tasas de crecimiento fueron muy similares. En 1885 la masa ovina era de 40.000 cabezas, en 1893 de 406.550 ovinos y en 1930 de 2.338.418 (Figura I-7).

Estas cifras demuestran que la ocupación de nichos, hábitats y territorios fue rápida en su primera etapa, para estabilizarse en las últimas. El mejoramiento de Magallanes durante los últimos años se debió a otras estrategias diferentes.

Llama la atención, sin embargo, que en Magallanes, no hubo expansión de ganado bovino como la de Chile Central. Ello se puede interpretar basándose en el hecho de que en ese entonces las praderas eran de coironales y por lo tanto no tan adaptadas al vacuno, además del mayor interés que existía en ese entonces por la lana. Debe destacarse que la introducción de ganado bovino mejorado de las razas Hereford y Galloway, que se hizo en la década del 1960 tuvo éxito, entre otras razones a consecuencia del desarrollo de praderas mejoradas en terrenos originalmente cubiertos de bosques y matorrales. La expansión ganadera de Magallanes durante los últimos años, se logró como consecuencia del desmonte, habilitación de suelos y resiembra de praderas, debiendo interpretársele como un desarrollo integral del ecosistema. Entre 1850 y 1860 se quemaron más de 50 mil hectáreas de bosques de Magallanes, destruyéndose, en esa época, una gran proporción de la flora, fauna y población humana de la región. La incorporación de la Patagonia a la agricultura significó la destrucción de los recursos (Cunill, 1972).

La incorporación de la región de la Frontera, después de la pacificación de los araucanos por Saavedra en 1883, fue el inicio del desarrollo silvoagropecuario de la zona comprendida entre el río Biobío y el Toltén. La zona comenzó a ser colonizada de inmediato, y con ello comenzaron además, algunos problemas que con el tiempo

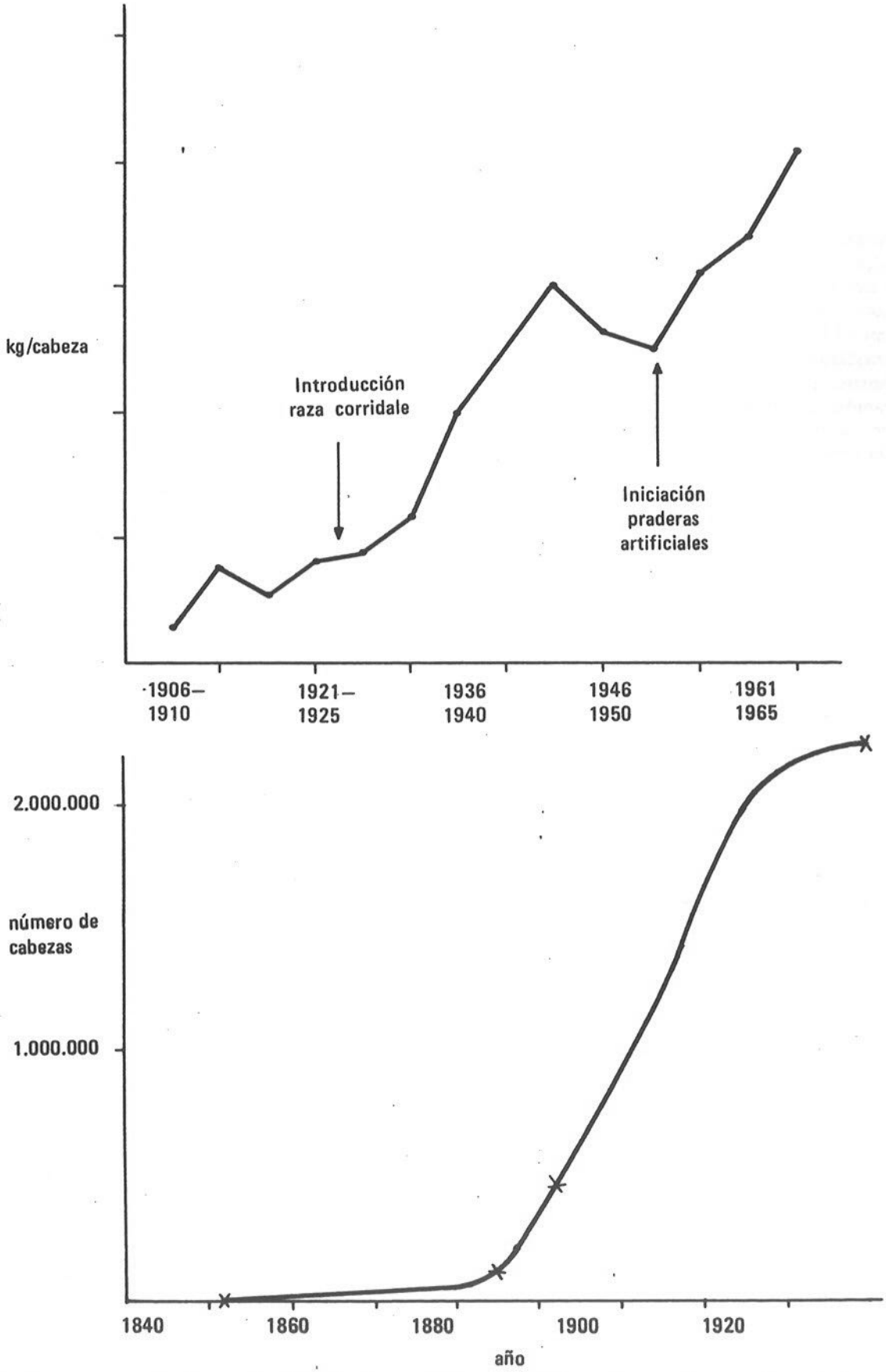


Figura I-7. *Incremento de la producción de lana de la ganadería ovina en los predios de la Sociedad Ganadera, Tierra del Fuego en Magallanes (gráfico superior) y de la masa ganadera ovina en Magallanes (gráfico inferior).*

llegaron a ser graves. Desde 1896, en la zona de Lautaro, Victoria y Traiguén se inició la erosión que ha seguido hasta nuestros días. El rendimiento del trigo bajó desde 15 qq/ha, que existían en 1900, hasta siete, en 1930 (Cunill, 1972).

La producción agrícola y ganadera de la región recién incorporada creció en los primeros años a medida que aumentaba en superficie, pero luego, una vez copada su expansión, la producción disminuyó debido a la degradación edáfica. Aun no existía un criterio de conservación para evaluar lo que significaba la erosión en términos de destrucción de los suelos, y de su incidencia en la disminución de los rendimientos.

En Europa y en las regiones más pobladas de América del Norte, se ha llegado a establecer un equilibrio más satisfactorio entre los bosques, cultivos forestales, praderas y plantaciones, hasta alcanzar un cierto equilibrio. En dichas regiones, la transformación del bosque ha resultado, de acuerdo a las condiciones del medio, en vegas y praderas, pasturas, cultivos forestales y matorrales (Mangenot, 1963).

La ocupación de los terrenos de Arauco, que constituían la antigua Frontera, fue el principal factor que permitió extender los cultivos de trigo, según se demuestra por los datos ya presentados. No fue, sin embargo, posible sacar provecho de dicha ocupación, ya que la mayor parte de esos suelos estaban cubiertos de bosques que era necesario rozar o explotar; además, era necesario abrir vías de comunicación. Las inclemencias del clima contribuían a impedir la rápida conquista para la agricultura de los terrenos de ese sector, que hoy día constituyen una de las mayores riquezas para el país (Opazo, 1939).

Una nación, una civilización escribe su historia en la tierra, historia que es de fácil lectura para aquellos que comprenden el simple lenguaje de la tierra (Lowdermilk, 1953). En 1890, por primera vez, se valorizó el problema de la erosión y se tomaron medidas para controlar las dunas de Chanco, iniciándose la replantación de las dunas que se habían originado algunos años antes al intensificarse los cultivos y erosionarse la cuenca circundante.

La expansión de la industria salitrera, durante el último cuarto del siglo pasado, creó un poder de compra de productos agrícolas que creció consistentemente hasta la primera guerra mundial. La producción de salitre llegaba a sólo 2,5 millones de toneladas en 1900. Esta expansión originó mayores ingresos, la mayor parte de los cuales se capitalizaron en la construcción de caminos, ferrocarriles, canales de riego y en la apertura de un mercado agrícola importante, lo cual estimuló la producción de ganado, trigo, licores, vinos, chacras, papas de Chiloé y maderas de la Araucanía. Entre los cultivos comenzó a tomar auge y a modernizarse la fruticultura y la viticultura. En 1851 se contrató a un viticultor francés de apellido Beltrán para que introdujera técnica moderna y variedades mejoradas, lo cual marca el inicio de la viticultura moderna en el país. La expansión de la viticultura en terrenos cerealeros ocurrió mucho antes en España, Francia, Suiza y Alsacia. Al terminar el siglo XVIII ocurrió una crisis del vino que se había expandido durante la primera mitad del siglo. Debido al aumento del precio de los granos hizo que la población disminuyera sus gastos de la bebida, al mismo tiempo que diversificó sus consumos hacia otras bebidas tales como café, té y chocolate (Slicher van Bath, 1969). Ello obligó a arrancar enormes superficies de viñedos, para dedicarlas nuevamente al cultivo de granos.

El período de desarrollo agrícola más satisfactorio y digno de ser recordado es el de la segunda mitad del siglo XIX. Se hicieron caminos, puentes, ferrocarriles, canales de riego hasta completar un millón de hectáreas bajo agua, se desarrollaron ciudades importantes en todo el país y se incorporó la Araucanía y Magallanes (Correa, 1938).

Saturación de la superficie silvoagropecuaria, 1914-1945

Entre los años 1914 y 1945 se terminó de ocupar el territorio disponible, cuya ocupación durante el período de expansión agrícola se inició en la segunda mitad del siglo XIX. Dicha etapa se caracterizó por lo exiguo del progreso silvoagropecuario. Las medidas que se tomaron en pro del mejoramiento agrícola son de poca significación o se ejecutaron mediocremente, pues los grandes cambios se habían realizado en la etapa anterior. Durante este período sólo se materializaron algunas de las medidas del período anterior y se terminó de copar la superficie de ser utilizada en la producción silvoagropecuaria.

Poco se hizo para mejorar la agricultura en una época en que ya se vislumbraba la necesidad de hacerlo, pues sólo hubo preocupación por continuar expandiendo el área dedicada a la explotación silvoagropecuaria. El Estado, que disponía en esa época de grandes superficies de terrenos fiscales, pudo haberlos colonizado acertadamente e incorporarlos a la agricultura nacional. Pudo además haber desarrollado algunas regiones más atrasadas y, sin embargo, se perdió miserablemente el tiempo y el esfuerzo (Matthei, 1939).

En el año 1912 ya existía una serie de servicios agrícolas que se habían ido desarrollando y evolucionando a medida que las necesidades se presentaban. En esa época se estudió la reorganización de los servicios del agro. En 1915, a las diversas reparticiones agrícolas se les dio el carácter de Dirección General de los Servicios Agrícolas, dependientes del Ministerio de Fomento. Poco

después, en 1924, se creó el Ministerio de Agricultura por iniciativa de la Sociedad Nacional de Agricultura, y en 1932, por primera vez un ingeniero agrónomo ocupa la cartera de Ministro de Agricultura.

La Dirección General de Servicios Agrícolas, creada en 1915, abarcaba la inspección de enseñanza, el fomento agrícola, inspección de escuelas agrícolas y el servicio de aguas y bosques, creándose posteriormente otros servicios. Los existentes en la Quinta Normal de Agricultura en el año 1924, algunos de los cuales fueron posteriormente la base del Ministerio de Agricultura, son los que a continuación se indican:

Estación Agronómica Central
Servicio de Policía Sanitaria Animal
Laboratorio de Investigaciones Veterinarias y de Preparación de Vacunas y Sueros
Servicio de Policía Sanitaria Vegetal
Estación Enológica y de Industrias Agrícolas
Instituto Meteorológico y Geofísico
Servicio de Agrónomos Regionales
Inspección de Escuelas Agrícolas
Escuelas Prácticas de Agricultura: Talca, Chillán, Concepción y Temuco
Estaciones Frutícolas
Servicio de Bosques, Pesca y Caza
Viveros Forestales: Linares, San Fernando, Vallenar, Chanco y Llico
Plantación de Dunas de Chanco
Reserva forestal de: Malleco, Collipulli, Villarrica, Petrohué y Puerto Montt
Pisciculturas de río Blanco y Lautaro

Existían además, tres Escuelas de la Universidad de Chile:

Instituto Agronómico
Escuela de Veterinaria y Clínica Veterinaria
Escuela Práctica de Agricultura.

Entre las medidas de progreso, que se tomaron en relación a la educación silvoagropecuaria, está la creación de la Escuela de Medicina Veterinaria y la Clínica Especial. En 1917 se construyó el edificio del Instituto Agronómico, con mejores facilidades para la enseñanza de la agricultura. El Jardín Zoológico se creó en 1936, y en 1918 se había ya creado una Escuela de Arboricultura en Temuco, lo cual indica que comenzaba a materializarse el interés por la tecnificación silvícola y la fauna silvestre.

Algunas medidas aisladas de protección de la ganadería vienen a confirmar las estrategias de mejoramiento que se aplicaban en la época. La explotación ganadera tuvo un auge desproporcionado en el período comprendido entre 1915 y 1918 (Opazo, 1939). En el año 1906 la masa ganadera era ya de 2.674.090 bovinos y 4.000.000 de ovinos. En 1926 se dictó el Decreto-Ley Número 538 que prohibía el beneficio y castración de hembras menores de cuatro años. Esto era la resultante de la crisis ganadera que comenzaba a materializarse, pues ya entre 1915 y 1920 se internaban alrededor de 35.000 cabezas bovinas al año. La dictación del reglamento de Policía Sanitaria Animal se hizo en 1918.

Entre 1920 y 1925, la Sociedad Nacional de Agricultura creó el Instituto biológico Enrique Matte y la Estación Experimental; ambos tuvieron posteriormente marcada influencia en el desarrollo agrícola y ganadero. En 1919 se organizó un Congreso Campesino, basado en el éxito del anterior. En 1914 se dicta la ley de regadío.

En relación al crédito agrario, en 1924 se dictó el Decreto Ley que establecía el contrato de prenda agraria, base de la Caja de Crédito Agrario creada en 1926.

El valor de la producción agrícola en 1924, expresado en porcentaje de cada rubro, da una idea de la importancia de cada uno. En porcentaje del valor total, el 25,3 % correspondía al trigo blando, 10,7% al vino, 15,9% a bovinos, 3,8 a fréjoles, 3,7% a alfalfa, 4,7% a avicultura, 6,1% a leche y derivados, 2,6% a ovinos, y 1,7% a maíz (Cuadro I-5).

El aumento de la producción silvoagropecuaria hasta 1935 se debió al aumento de la superficie cultivada con el cereal. Desde la segunda mitad del siglo pasado el centro de gravedad de la producción de cultivos se movió hacia la zona sur. Dos tercios de la producción de trigo provenía de la región de Ñuble al sur, mientras que los mejores suelos arables abandonados por el cereal en la región central, fueron ocupados por otros cultivos tales como papa, viña, fréjoles, alfalfa, lechería, cebada y maíz.

Cuadro I-5. Valor de la producción silvoagropecuaria en varias épocas, expresado en porcentaje del total.

Rubro	*1929*	*1950-1955*
Cultivos	44,3	40,5
Viticultura y vinos	11,4	9,2
Fruticultura	5,0	5,7
Olivas	0,0	0,7
Apicultura	0,1	0,3
Avicultura	4,7	7,2
Pecuarios	20,4	19,9
Derivados pecuarios	7,9	16,5

Los rendimientos de los cultivos en los países de Europa Oriental se mantuvieron constantes desde los siglos XVI al XIX, en tanto que en los Países Bajos y en Inglaterra aumentaron (Slicher van Bath, 1969). La situación en Chile durante la Colonia fue similar a la de los países de la Europa Oriental, donde no se produjo un aumento sustancial en los rendimientos debido a que los métodos de cultivo no mejoraron. Los rendimientos debían, en cambio, empeorar, a causa a que inicialmente se utilizaban suelos vírgenes, con una alta fertilidad acumulada durante períodos muy largos de tiempo. Las rotaciones cortas o el monocultivo llegaron, en algunas zonas, a destruir la fertilidad y a erosionar los suelos.

Según Opazo (1939), las causas del alto costo del trigo en aquella época eran:

Mala distribución de las lluvias
Dificultad de transporte
Carestía de los fletes
Escasez de dinero
Continuo aumento de contribuciones
Excesivo valor del suelo, y de los gastos de limpia de campos.

El cultivo menos remunerativo de los cereales se dejó en esa época para los países menos desarrollados de la Europa Oriental (Slicher van Bath, 1969). En Chile, al igual que en la Europa Occidental, el incremento del área cultivada con explotaciones más productivas se ha hecho a expensas de los mejores suelos trigueros y es por ello que se ha ido relegando a suelos más pobres. El mantenimiento de los rendimientos unitarios del trigo corresponde, por lo tanto, a un incremento de la productividad.

Es evidente la disminución de los rendimientos unitario del trigo en Chile al término del siglo XIX. Entre los años 1872 a 1878, casi la totalidad de las siembras se hacía en la región central, donde sólo en el área comprendida entre Santiago y Colchagua se sembraba un tercio de la superficie total. A partir del año 1888, la región comprendida entre el río Biobío y Valdivia aumentó desde un 10 % del total a un 50 %. La superficie sembrada en la zona central, donde los suelos y los rendimientos son mejores que los de la zona sur, disminuyó a menos de la mitad de la sembrada en el período comprendido entre 1872 y 1878 (Opazo, 1939).

Los rendimientos de trigo no han disminuido en la región central, de manera que no puede afirmarse que los rendimientos medios han aumentado, si se les compara con los del período 1872 a 1878, lo que se ha debido a la mejor preparación del suelo, unido al perfeccionamieto de las labores del cultivo. La disminución de los rendimientos medios de la región sur y de la Costa y entre Maule y Biobío proviene de que estos terrenos nunca han sido suficientemente ricos en los elementos minerales que el trigo necesita, y el cultivo continuado ha originado un proceso de erosión unidos, a la disminución de su fertilidad (Opazo, 1939).

En los países de civilizaciones antiguas, el empirismo secular ha modificado gradualmente los métodos agrícolas hasta llegar a establecer diferentes formas de uso de la tierra de acuerdo a su capacidad de uso (Mangenot, 1963). Ha sido posible mantener los rendimientos medios sin grandes disminuciones, por los cambios constantes de los suelos resembrados y por medio de la fertilización mineral; pero como son muchos los terrenos que se cultivan sin abonos, y cada año aumentan los que han perdido su fertilidad, eso contribuye a que, a su vez, disminuyan los promedios generales. Paralelamente, el aumento de la producción de trigo obligó a aumentar la crianza de ganado con el fin de disponer de la tracción necesaria para las labores del cultivo, de la trilla y del transporte del cereal (Opazo, 1939).

Si se quiere implantar la investigación científica en Chile, deben formarse ante todo investigadores, enviando los profesionales más destacados al extranjero para que adquieran la preparación necesaria para investigar. Pero de nada serviría enviarlos y no aprovechar sus conocimientos como ya ha ocurrido' (Matthei, 1939). Sólo a partir de 1958 se empezó a enviar en forma masiva a profesionales del agro para que se perfeccionaran y adquirieran preparación de investigador.

La fundación de Estaciones Experimentales en los principales regiones agrícolas del país, que según Matthei (1939) son La Serena, Santiago, Chillán, Temuco y Osorno, darían resultados negativos si no se cuenta con especialistas preparados en materia de experimentación e investigación agrícola.

Bibliografía

Anderson, E. 1952. *Plants, man and life*. Little, Brown. Boston. Mass.

Baker, H. G. 1971. *Human influences on plant evolution*. Bioscience 21: 108.

Barnard, C. y O. H. Frankel. 1964. *Grass, grazing animals and man in historic perspective*. En: C. Barnard (ed.). Grasses and grasslands. Mac-Millan. N. Y. 2: 1-12.

Bartholemew, G. A. y J. B. Birdsell. 1953. *Ecology and the protohominids*. Am. Anthopologist. 55: 481-498.

Bibar, G. de. 1966. *Crónica y relación copiosa y*

verdadera de los reinos de Chile. 1558. Santiago.

Braidwood, R. J. 1962. *The earliest village communities of southwestern Asia reconsidered.* Roma. VI Congr. Inter. Sci. Preist. e Protost., Atti 1: 115-126.

Brandenburg, D. J. 1969. *Commentary on eighteenth century British agriculture.* Agric. History 43: 19-24.

Brown. R. 1949. *The ape-men. Scientific American.*

Brown, L. R. 1970. *Human food production as a process in the biophere.* En: *The biosphere.* A. Scientific American Book. : 95-103. Freeman. San Francisco.

Burkill, I. H. 1953. *Habits of man and the origins of cultivated plants of the Old World.* Proc. Linn. Soc London. 1964: 12-42.

Cavada, F. 1912. *Chiloé y los chilotes.* Santiago.

Clark, J. D. 1960. *Human ecology during Pleistocene and later times in Africa, South Sahara.* Current Anthropology 1: 307-324.

Clarke, G. 1945. *Farmers and forest in the neolithic Europe.* Antiquity 19: 57-71.

Clarke. G. 1974. *Shepp and swine in the husbandry. of prehistoric Europe.* Antiquity. 21: 122-136.

Coale, A. J. 1974. *The history of human population.* Sci. Amer. 231: 41-51.

Coe, M. D. y K. V. Flannery. 1964. *Microenvironments and mesoamerican prehistory.* Science 143: 650-654.

Correa, F. L. 1938. *Agricultura chilena.* Nascimento. Santiago, Chile. 410 p.

Cunill, P. 1972. *El deterioro geográfico del paisaje chileno se produjo en el siglo* XVI. El Mercurio, 30 de enero.

Curween, E. C. 1953. *Prehistoric farming in Europe and the near East.* En: *Plough and Pasture.* H. Shuman. 147 p.

Childe, V. G. 1954. *What happened in history?* Great Britain. C. Nicholl.

Dansereau, P. 1957. *Bigeography, an ecological perspective.* N. Y. Ronald. 394 p.

Dickson, A. 1762. *A treatise on agriculture.* Edimburgo.

Dovring, F. 1969. *Eighteenth-century changes in european agriculture: a comment. Agric. History* 43: 181-186.

Encina, F. A. 1940-1952. *Historia de Ghile.* Veinte Volúmenes. Nascimento. Santiago.

Farb, P. 1968. *Rise and fall of the indian of the wild west.* Natur. History. 77: 32-41.

Fertig, F. 1970. *Child of nature, the american indian as an ecologist.* Sierra Club Bull. 55: 4-7.

Flannery, K.V. 1965. *The ecology of early food production in Mesopotamia.* Science 147 1247-1256 Fussell, G.E. 1969.

Gay, C. 1862. *Historia física y política de Chile.* París.

Góngora, M. 1970. *Encomenderos y estancieros.* Univ. Chile, Sede Valparaíso Santiago, 244 p.

Góngora de M., A. 1969. *Historia de Chile desde su descubrimiento hasta el año* 1575. Universitaria. Santiago. 121 p.

Guthrie, D. A. 1971. *Primitive man's relationship to nature.* Bioscience 21: 721-723.

Hardin, G. 1974. *Living on a lifeboat.* Bioscience 24: 561-568.

Harlan, J. 1969. *Evolutionary dynamics of plant domestication.* Japanese J. Genetics. 44: 337-343.

Harlan, J. R. y D. Zohary. 1966. *Distribution of wild wheats and barley.* Science 153: 1074-1080.

Hartley, W. y R.J. Williams. 1956. *Centers of distribution of cultivated pasture grasses and their significance for plant production.* Proc. 7th Int. Grassl. Congr. 190-199.

Heiser, C. B. 1969. *Some considerations of early plant domestication.* Bioscience 19: 228-231.

Helbaeck, H. 1959. *Domestication of food plants in the Old World.* Science 130-365-372.

Helbaeck, H. 1966. *Commentary on the phylogenesis of Triticum and Hordeum.* Econ. Botany. 20: 350-360.

Herrera, A. de. 1901. *Descripción de las indias y tierra firme del mar océano que llaman Indias Occidentales.* Colección Historiadores de Chile. Vol. 27. Santiago.

Hester, J. J. 1970. *Symposium on pleistocene man environmental relationships.* Introduction. Bioscience 20: 209.

Hidalgo, L., J. 1972. *Culturas protohistóricas del Norte de Chile.* Universitaria, Santiago. 98 p.

Hoebel, E. A. 1961. *El hombre en el mundo primitivo.* Barcelona.

Hutchinson, J. 1965. *Crop plant evolution: a general discussion.* En: J. Hutchinson (ed.). *Crop Plant Evolution.* Cambridge.

Iversen, J. 1956. *Forest clearence in the stone age.* Scientific American 194 [3]: 36-41.

Jara, A. 1971. *Guerra y sociedad en Chile.* Universitaria, Santiago, 255 p.

Keller, C. 1956. *Revolución en la agricultura.* Zig-Zag. Santiago.

Kerridge, E. 1969. *The agricultural revolution reconsidered.* Agric. History 43: 463-475.

Kluckhohn, C. y H. A. Murray, 1956. Personality *in nature, society and culture.* Alfred A. Knopf. N. Y. 701 p.

Latcham, R. E. 1938. *La agricultura precolombina en Chile y los países vecinos.* Universidad de Chile.

Le Houérou, H.N. 1973. *Risorse agricole e problemi demografici dei paesi in via di sviluppo del becino del Mediterraneo.* Minerva Biológica 2: 23-31.

Lorenz, K. 1963. *On aggression.* Bantam Books Ink. N. Y. 306 p.

Lovera, P. M. 1970. *Crónica del reino de Chile.* Universitaria. Santiago. 116 p.

Love, R. M. 1961. *The range-natural plant communities or modief ecosystems.* J. British Grass. Soc. 15: 89-99.

Lowdermilk, W. C. 1960. *The reclamation of man-made desert.* Scientific American 202: 54-63.

Malin, J. C. 1953. *Soil, animal and plant relations of the grassland, historically reconsidered.* Sci. Monthly 76: 207-220.

Mallowan, M. E., A. A. Frankfort, J. A. Wilson, T. Jacobsen y W. A. Irwin. 1946. *The intellectual adventure of ancient man.* Univ. Chicago Press. Chicago.

Mangelsdorf, P. C. 1952. *Evolution under domestication.* Am. Naturalist. 86: 65-77.

Mangelsdorf, P. C. 1953. *Wheat.* Scientific American.

Mangelsdorf, P.C., R. S. Macneish y W. C. Galinat 1964. *Domestication of corn.* Science 143: 538-545.

Mangenot, G. 1963. *The effect of man on the plant world.* p. 117-126. En: Fosberg. F. R. (Ed.). *Man's role in the island ecosystem.* Tenth Pacific Science Congress, Honolulu, Hawaii, 1961. Bishop Museum Press.

Martin, P. S. y H. E. Wright, Jr. (ed.) 1967. *Pleistocene extinctions.* Proc. 7th Cong. Int. Assoc. for Quaternary Res. Vol. 6 Yale Univ. Press. New Haven, Conn.

Matthei, A. 1939. *La agricultura en Chile y la política agraria chilena.* Nascimento. Santiago. 291 p.

Maruyama, M. 1963. *The second cybernetics: deviation-amplifying mutual causal processes.* Amer. Scientist. 51: 164-179.

Molina, C. de. 1895. *Conquista y población del Perú.* En: J.T. Medina. Vol. 7, Santiago.

Mostny, G. 1970. *140 años del Museo Nacional de Historia Natural.* M. N. Hist. Nat., Noticiario Mensual XV [170]: 3-4.

Nava, C., R., J. Gastó C. y R. Armijo T. 1976. *Alternativas de transformación de las zonas áridas.* Monografía Técnico-Científica 2: 146-179. Saltillo, Coahuila, Méjico.

Opazo, R. 1925. *El fomento de la ganadería en relación con la conservación de forrajes.* Dir. General Servic. Agric., Serv. Difus. y Propag. Agric. N 130. 8 p.

Opazo G., R. 1939. *Agricultura. Monografía cultural de las principales plantas agrícolas susceptibles de cultivarse en Chile. Plantas forrajeras e industriales.* Tomo II. Tercera edición. 943 p.

Ortiz G., J. 1969. *Plantas silvestres chilenas de frutos comestibles por el hombre.* Museo de La Serena. Contribuciones Arqueológicas 8. 28 p.

Ovalle, A. 1888. *Histórica relación del reino de Chile.* Col. Hist. Chile. Santiago.

Parain, Ch. 1966. *The evolution of agricultural technique.* En: Cambridge Economic History of Europe. 1: 135.

Rasmussen, W. D. 1969. *The american revolution and american agriculture: a comment.* Agric. History 43: 125-127.

Rosales, D. de. 1969. *Historia general del reino de Chile, Flandes indiano.* Universitaria. Santiago.

Roszak, T. 1969. *The making of a counter culture.* Doubleday & Co., Garden City, N. Y. 303 p

Schneider, T. 1904. *La agricultura en Chile.* Santiago.

Simpson, G. G. 1964. *This view of life, the world of an evolutionist.* Harcourt, Brace & World, Inc. N. Y. 308.

Slicher van Bath, B. H. 1969. *Eighteenth-century agriculture on the continent of Europe: evolution or revolution?* Agric. History 43: 169-179.

Smith, C. E. 1965. *The archaeological record of cultivated crops of the New World origins.* Econ. Botany. 9: 322-334.

Solheim, W. G. 1972. *An earlier agricultural revolution.* Sci. Amer. 226: 34-41.

Sparre, B. 1956. *Rasgos florísticos en Chile de las glaciaciones pleistocenas.* Agronomía. Agosto 1 [4]: 38-40.

Tacla Ch., O. 1975. *Panorama demográfico de Chile y su evolución en el presente siglo.* Inst. Nac. Estadísticas, Chile. 47 p.

Tomson, J.M. 1970. *The ecological backlash-Nature versus man.* Univ. of Quensland Press. 15 p.

Tuan, Yi-Fu. 1970. *Our treatment of the environment in ideal and actuality.* Amer. Sci. 58: 244-249.

Urey, H. C. 1952. *The origin of the earth.* Scientific American 187 (4): 53-60.

Valdivia, P. de. 1970. *Cartas de relación de la Conquista de Chile.* Universitaria. Santiago. 193 p.

Vergara, Q., S. 1973. *Economía y sociedad en Magallanes* 1843-1877. Univ. Chile, Dept. Historia, Cuadernos Historia 3. 84 p.

Vicuña M., B. 1856. *La agricultura de Chile.* Santiago.

Weckler, J. E. 1957. *Neanderthal man.* Scientific American.

Wheat, J. B. 1967. *A paleo-indian bison kill.* Sci. Amer. 216: 44-52.

White, K. D. 1969. *Fallowing, crop rolation and crop yields in roman times.* Agric. History 43: 281-290.

Wilke, P. J., R. Bettinger, T. F. King y J. F. O'Connell. 1972. *Harvest selection and domestication in seed plants.* Antiquity 46: 203-209.

Willey, G. R. 1960. *New World prehistory.* Science 131: 73-86.

Wright, A. S. C. 1963. *El proceso de suelos y la evolución de la agricultura en el norte de Chile.* Comisión Coord. Zona Norte. Santiago. 8 p. (Mimeografiado).

Wright, H. E. 1970. *Environmental changes and the origin of agriculture in the Near East.* Bioscience 20: 210-212.

Wynne-Edwards, V. C. 1964. *Population control in animals.* Sci. Amer. 192: 2-8.

Zohary, D. 1965. *Colonizer species in the wheat group.* En: *The genetics of colonizings species.* H. G. Baker y G. L. Stebbins (eds.), 403-419, Academic Press, Inc. N. Y.

Segunda Parte

EL ECOSISTEMA

El concepto de ecosistema no sólo es el centro de la ecología moderna, sino que es, además, el concepto más importante en relación a los problemas del hombre y el medio.

E.P. ODUM., 1972

Una de las mayores dificultades de los especialistas en ciencia silvoagropecuaria es definir y delimitar la unidad ecológica con la cual se trabaja. Ello es en sí un problema básico que debe ser resuelto con anterioridad al estudio detallista de cada uno de los elementos que componen esta unidad. El hombre, a pesar de tener una larga historia evolutiva como integrante de la biósfera, no ha logrado aún adquirir un conocimiento cabal del papel que le corresponde desempeñar en la naturaleza ni del efecto que su acción produce sobre los recursos naturales.

Algunos naturalistas del siglo pasado comprendieron perfectamente que, en la naturaleza, se integran los elementos que componen los reinos mineral, vegetal y animal, formando una unidad más compleja o ecosistema. El conocimiento científico de la época, no les permitió, sin embargo, continuar progresando hasta conocer más a fondo esta unidad ecológica integradora. La tendencia general, en cambio, fue hacia la disección de esta unidad en fragmentos y componentes cada vez más pequeños, con un enfoque merológico (Odum, 1972), donde los atributos de cada componente se alejan de las propiedades ecosistémicas cuando éstos actúan holocenósicamente.

El esfuerzo intelectual desplegado durante este lapso no se ha perdido; por el contrario, ha entregado valiosa información, que conjugada a la luz de los conocimientos actuales relativos a la unidad ecológica fundamental, el ecosistema, puede contribuir a comprender e interpretar los principios que regulan su funcionamiento y arquitectura. Durante los últimos años, sin embargo, la tendencia general del estudio de la naturaleza ha tenido un enfoque integracionista holológico, que ha permitido utilizar el enorme acopio científico en la comprensión e interpretación de esta unidad natural.

Por tratarse de un tópico básico en el estudio y resolución de problemas del agro, se ha comenzado este trabajo definiendo y describiendo lo que se entiende por ecosistema. La comprensión y solución de los problemas silvoagropecuarios se inicia con el conocimiento detallado e integral del ecosistema, donde se considera a cada uno de los componentes como un elemento más del complejo holocenósico.

Luego de describir al paciente ecológico o ecosistema, se analizan, en esta sección, algunos principios y leyes ecológicas que regulan su funcionamiento y arquitectura. La validez universal de los principios y leyes, se alcanza a través del método inductivo, donde mediante la repetición de casos particulares se logra establecer relaciones causativas generales que explican el origen de los fenómenos ecológicos. La aplicación de estos principios generales a casos particulares, permite predecir los efectos de las modificaciones antropogénicas del ecosistema.

En el capítulo denominado metodología clínica se hace un análisis de las etapas seguidas en el estudio del ecosistema o paciente ecológico, que se encuentra presumiblemente enfermo. La denominación de este capítulo, aunque se aleje de lo que ha sido tradicional en ciencias silvoagropecuarias y en ecología, es más clara y permite reunir en un solo acápite materias que, a menudo, han sido ignoradas o tratadas con un enfoque no ecológico o integracionista. La metodología, aunque presenta matices propios de la ecología silvoagropecuaria, contiene, sin embargo, algunos elementos de análisis propios de la clínica médica y de los fundamentos de lógica y matemáticas. Por su analogía con la primera de estas ciencias se ha empleado el término de clínica, aunque se haya reemplazado, en este caso, al paciente original por el ecosistema.

No es el objetivo de este capítulo dar un recetario de exámenes que deba hacérsele al paciente ecológico, sino que presentar ordenadamente las etapas, procesos y metodología para hacer estudios clínicos de casos particulares de pacientes silvoagropecuarios.

II
LA UNIDAD ECOLOGICA

El medio del hombre es la naturaleza, la tierra donde se conjuga el suelo y el agua, la vegetación y la fauna. En muchas regiones estos componentes han alcanzado un equilibrio natural, que el hombre altera so pena de poner en peligro su propia subsistencia.

C.L. BOYLE, 1954

La unidad ecológica básica es el ecosistema, unidad que es el resultado de la integración e interdependencia ordenada de los elementos vivos y no vivos de la naturaleza. El desarrollo del concepto de ecosistema es un proceso largo y complejo, el cual, luego de pasar por todas las etapas de análisis de cada uno de los elementos integrantes del sistema, se logró finalmente reunir en una sola unidad y en un solo proceso de funcionamiento.

El término ecosistema fue originalmente propuesto por Tansley en 1935. Otros autores, con anterioridad o posterioridad, lograron desarrollar el mismo concepto de Tansley e incluso propusieron términos que involucran la misma idea. Según Evans (1956) y Fosberg (1963), en 1887 se propuso el término microcosmo por Forbes, naturkomplex o complejo natural en 1926 por Markus, holocen, holozön o zön, por Friederichs (1930), biosistema por Thienemann (1939) y biogeocenosis por Sukachev (1950), siendo el término de mayor aceptación en la actualidad el propuesto por Tansley.

El concepto de un sistema ecológico integrador de la materia viva con la inerte, a pesar de haberse propuesto desde hace casi un siglo, ha sido de amplio uso y aceptación sólo a partir de los últimos años, aproximadamente desde la década de 1950. En la actualidad no sólo se le emplea con frecuencia sino que constituye el concepto básico en el estudio e interpretación del funcionamiento de la naturaleza. Una población o conjunto de organismos de una especie o una comunidad, o grupo de poblaciones, no existen en la naturaleza como tales. Son sólo un fragmento del estudio de una unidad más compleja que incluye el medio donde se desarrollan.

Desde que se enunció la doctrina del holismo los conceptos parciales tales como clima, vegetación, suelo, ambiente y comunidad dejaron de tener el valor primitivo que se les asignaba con un criterio analítico. Para que expresen su real valor deben ser considerados con criterio sintetizador o de ecosistema (Fosberg, 1963). Los ecólogos tratan a menudo de evitar el estudio simplificado de las relaciones de causa-efecto, debido al sentido holocenósico que se le atribuye al ecosistema, tanto respecto a su funcionamiento como a su estructura (West, 1964). La principal dificultad que emana del concepto de ecosistema es su holismo; el ecosistema es tan complejo que, en la práctica, se tiende a simplificarlo en exceso (Maelzer, 1965a).

El ecosistema ha sido estudiado desde varios puntos de vista, entre los que está el merológico, en el cual se estudian sus partes para tratar de integrarlo en un todo (Odum, 1972). El otro punto de vista es el holológico: el ecosistema se trata como una caja negra y se infiere sobre sus componentes y arreglo topológico, determinándose su comportamiento a base de la relación entre los estímulos y las respuestas.

El procedimiento holístico es, posiblemente, el que ofrece el punto de vista más apropiado para el análisis de los problemas ecosistémicos. La conveniencia de su aplicación a base del uso de herramientas tan útiles y formales como la teoría matemática, cibernética, procesamiento electrónico de datos y otras, permite considerar las posibles consecuencias de las combinaciones de los elementos y arreglos de un sistema.

Major (1951) ha resuelto el problema de interpretación del complejo ambiental en una base factorial. Las relaciones de la biocenosis con el complejo ambiental son:

$$b = f(cl, m, r, o, t)$$

donde, b se refiere a cualquier propiedad cuantificable de la biocenosis; cl, clima; m, material generador; r, relieve; o, organismo y t, tiempo. La ecuación original de Major, similar a la de Jenny (1941) para problemas de formación del suelo, se refiere sólo a vegetación y no a biocenosis. Puede interpretarse, sin embargo, como de aplicación válida tanto en la fitocenosis como en la zoocenosis.

Definición

El sistema ecológico o ecosistema es la unidad funcional y estructural de la naturaleza. Existen varias definiciones de ecosistema que, conceptualmente, son similares. Una manera de definirlo puede ser la siguiente: el ecosistema es un arreglo de componentes bióticos y abióticos, o un conjunto, o colección de elementos que están conectados o relacionados de manera que actúan o constituyen una unidad o un todo. Conexión y relación en cualquier sistema dinámico significa transporte de materia, energía e información (Becht, 1974; Distéfano *et al.*, 1967; Odum, 1972; Maynez. Armijo y Gastó, 1975). Puede ser de variados tamaños, desde muy pequeño, tal como ocurre con un tubo de ensayo, un acuario o de mayor

tamaño como un cultivo, un campo con ganado, una represa, un bosque, e incluso los recursos ocupados por un país entero. Desde el punto de vista analítico-conceptual resulta, a menudo, conveniente trabajar con unidades pequeñas. El mínimo de tamaño debe ser tal que no destruya la unidad compleja y, por lo tanto, mantenga todos los elementos básicos que constituyen el sistema. Teóricamente, pueden considerarse hasta unidades infinitamente pequeñas.

Cada unidad constituye un microecosistema, que se pueden integrar en otros de tamaño cada vez mayor hasta formar el macroecosistema. Se podría, incluso, considerar que todos los sistemas de un país funcionan en último término como un macroecosistema nacional. La unión de todos los sistemas del globo terrestre en funcionamiento simultáneo e interdependiente, constituye la biósfera.

Ningún sistema ecológico es completamente independiente (Evans, 1956). Todos ellos reciben recursos y elementos del hábitat y de la biocenosis desde afuera y liberan otros. No es válido, por ello, referirse a sistemas abiertos en oposición a sistemas cerrados, pues los límites entre una unidad de microecosistema en relación a las vecinas no son nítidos y, por lo tanto, lo que le ocurre a uno afecta, en alguna forma, a todos los demás. La biósfera del planeta tierra funciona integradamente.

Tansley, en 1935, introdujo el concepto de ecosistema antropogénico indicando que los sistemas naturales difieren de aquellos que se han desarrollado bajo el umbral del hombre. Los factores formativos esenciales son los mismos, aunque la intensidad de aquellos modificables puede ser considerablemente alterada. Desde un punto de vista conceptual y funcional resulta preferible considerar al hombre como un elemento ajeno al sistema, el cual dirije, modifica y planifica las acciones que se puedan ejercer sobre éste, esperando alguna respuesta determinada.

Fenómeno e imagen

Recientemente se ha dejado sentir la necesidad de contar con una estructura teórica y sistemática que permite examinar las relaciones generales del mundo empírico dentro del cual se ubican los recursos naturales. Este es el objeto de la teoría general de sistemas donde está contenido el sistema ecológico o ecosistema, la cual no busca, obviamente establecer una teoría única, autocontenida y general, aplicable a todo y que reemplace a todas las teorías de las disciplinas particulares. Tal teoría estaría desposeída en su mayor parte de contenido, porque siempre existe una relación inversa entre contenido y generalización y, por lo tanto, lo único que se puede decir de casi todo es casi nada. Sin embargo, entre lo específico, que no tiene significado y lo general, que carece de contenido debe existir para cada propósito y en cada nivel de abstracción un grado óptimo de generalidad (Boulding, 1956).

Para comprender los problemas de los recursos naturales y concebir un plan de solución, es necesario describir el fenómeno. Lo anterior significa generar, a partir del fenómeno, una imagen a través de la formulación de un modelo. Simbólicamente se tiene:

Fenómeno → Imagen
Imagen → Fenómeno

La transformación del fenómeno en imagen requiere establecer una cierta relación que permita, luego determinar los atributos fundamentales del primero, desarrollar una imagen que corresponde en cierto sentido al fenómeno. Igualmente, esta relación debe permitir que una vez establecida la imagen, exista la posibilidad de contrastación entre imagen y fenómeno.

En la descripción de un sistema existen dos extremos: la postulación de una máxima simplicidad o la de una máxima complejidad. Un sistema simple es completamente irredundante; es decir, ningún aspecto del sistema es derivable de cualquier otro (Simón, 1965). Un sistema totalmente complejo resulta epistemológicamente trivial (Levins, 1970). La descripción apropiada está regida por consideraciones de optimidad y relevancia en las constricciones de interacción.

Se requiere, por lo tanto, definir el conjunto de fenómenos que pertenecen al recurso natural para construir una imagen o modelo y eventualmente delimitar una metodología de trabajo. El conjunto de premisas o paradigma es el siguiente:

1. Los fenómenos del recurso natural son eminentemente dinámicos,
2. La dinámica no es caprichosa ni enteramente al azar,
3. La imagen que representa la unidad básica de estudio es el ecosistema,
4. El ecosistema se caracteriza por su arquitectura y funcionamiento,
5. Existe una interdependencia entre su funcionamiento y arquitectura, expresado en su cambio de estado, y
6. Es posible actuar sobre la arquitectura y modificar el funcionamiento y viceversa.

Dadas las dificultades que se presentan en la resolución de los problemas de manejo y utilización de los recursos naturales, a través de planteamientos de esta naturaleza, la experiencia indica que es preferible resolverlos siguiéndose una dialéctica diferente, centrada en el concepto de ecosistema.

Los problemas de los recursos naturales deben ser planteados y resueltos en su imagen ecosistémica. Esta imagen debe presentar tales características que permita comprender, plantear y resolver el fenómeno tal como se presenta en la naturaleza. Una vez logrado el objetivo es necesario ejecutar la solución, lo cual implica regresar el fenómeno (Figura II-1).

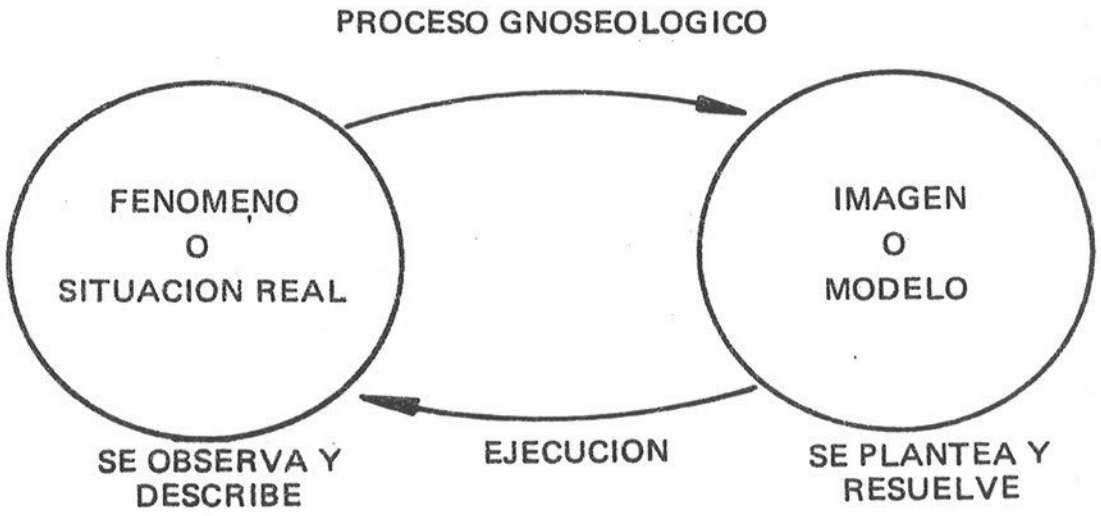


Figura II-1. *Diagrama ilustrativo del proceso gnoseológico.*

La imagen es una representación más o menos fiel de algunos de los elementos del fenómeno. La imagen que se construya de un fenómeno puede ser una representación que esté contenida dentro de una gradación de ajustes al fenómeno actuante, del cual sólo algunos atributos son los observables (Figura II-2).

Dentro del universo fenomenológico se tiene el conjunto de elementos que pertenecen al fenómeno F y los que no le pertenecen F^c. Algunos elementos del conjunto F son observables B, además de contener elementos que son inobservables $B^c \cap F$. Este último conjunto, en la transición de fenómeno a imagen, constriñe el

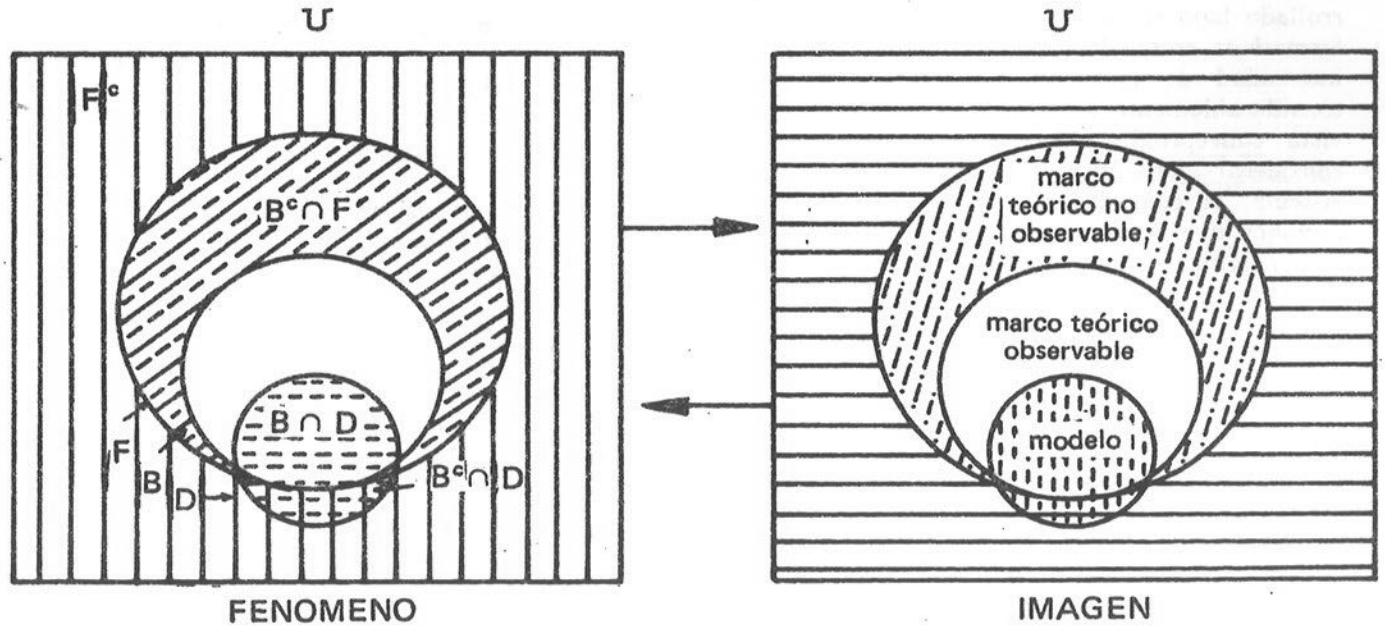


Figura II-2. *Relación entre fenómeno e imagen.* F^c *representa los elementos del universo que no pertenecen al fenómeno, F representa los elementos que pertenecen al fenómeno, B representa los elementos que pertenecen a los observables propios del fenómeno,* $B^c \cap F$ *representa a los elementos inobservables, D representa a los elementos observados,* $S = B \cap D$ *representa a los observados que pertenecen al fenómeno y* $C = B^c \cap D$ *representa a los observados que no pertenecen al fenómeno.*

poder resolutivo de la imagen. En el caso que la imagen correspondiera completamente al fenómeno, su poder predictivo podría llegar a ser isomórfico.

En el proceso de pasar del fenómeno a la imagen, y de regresar desde ésta nuevamente al fenomeno, se cometen algunos errores que pueden, invalidar el modelo propuesto. Las fuentes principales del error son las que aparecen en la figura indicada al respecto.

Modelos

En la resolución de problemas de recursos naturales se requiere observar el fenómeno y analizarlo de manera que le permita comprenderlo y predecir su actividad. Para el hombre el proceso cognositivo se logra a través de la elaboración de imágenes que no son otra cosa que una representación conceptual del fenómeno mismo, sin serlo. Existen muchos estilos de construir imágenes de un mismo fenómeno, distinguiéndose, en general, por su simpleza y por su capacidad y fidelidad de interpretar al fenómeno. Entre los estilos de imagen se tienen los modelos a escala, isomórficos y homórficos. El ecosistema es una imagen del fenómeno real.

Dado que no es posible elaborar imágenes o modelos, totalmente fieles, que reproduzcan íntegramente y con exactitud al fenómeno de la naturaleza o ecosistema-fenómeno, es necesario decidirse por algunos de ellos, todos los cuales presentan ventajas y desventajas. La descripción que se haga es por lo tanto *ad hoc*, siendo diferente para cada caso.

Los problemas de los recursos naturales deben ser planteados y resueltos en su imagen ecosistémica. Esta imagen debe presentar tales características que permita comprender, plantear y resolver el fenómeno tal como se presenta en la naturaleza. Una vez logrado el objetivo es necesario ejecutar la solución, lo cual implica regresar al fenómeno.

La transformación del fenómeno en imagen requiere establecer una cierta relación que permita, luego de determinar los atributos fundamentales del primero, desarrollar una imagen que corresponda en cierto sentido al fenómeno. Igualmente, esta relación debe permitir que una vez establecida la imagen, exista la posibilidad de contrastación entre imagen y fenómeno. El requisito indispensable para la resolución formal de problemas de recursos naturales está dado por la capacidad de establecer relaciones fieles del tipo fenómeno-imagen.

Los científicos que han estudiado la naturaleza han empleado enfoques muy diversos para escudriñar sus propiedades más íntimas y ocultas del objeto en sí. En este proceso de estudio que debe tener el doble atributo de ser detallista, pero sin perder su noción de conjunto, se ha logrado a través de los años, volúmenes grandiosos de información científica. A pesar que el detalle de cada uno de los procesos no deja de ser valioso, las limitaciones de uso se han magnificado debido a la falta de una visión de conjunto y la incapacidad de integrar los componentes del ecosistema.

Modelos a escala

Los modelos a escala presentan una apariencia similar a la realidad, aunque se presentan en una dimensión más conveniente (Figura II-3). Es-

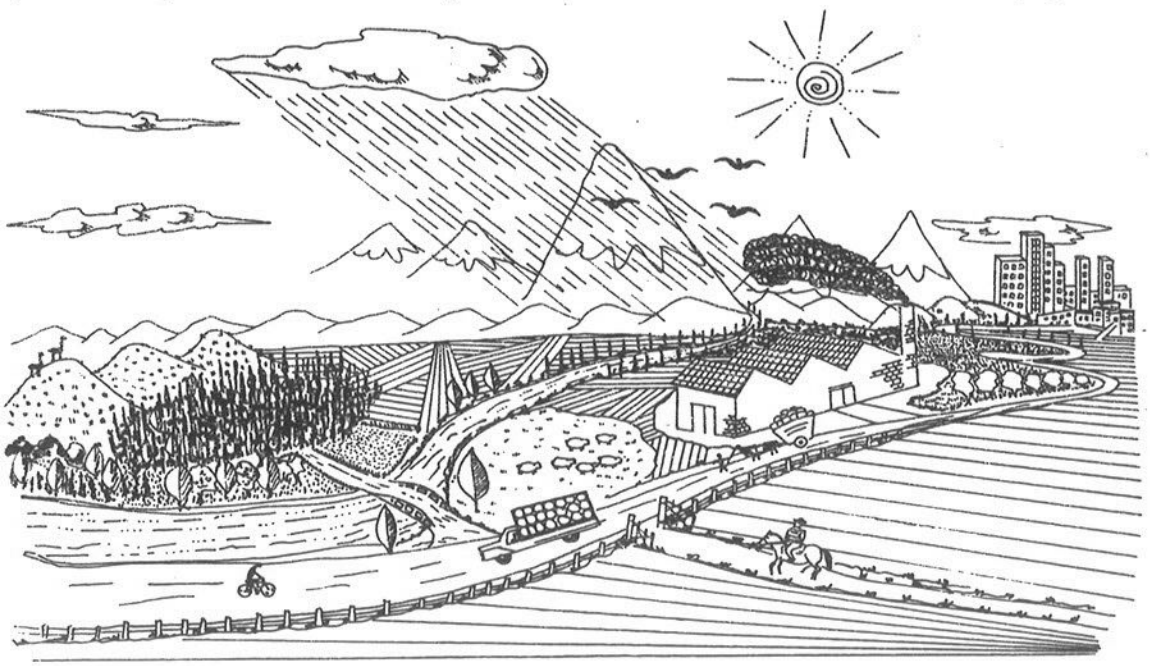


Figura II-3. *Esquema de modelo del tipo a escala de un ecosistema cualquiera.*

tos modelos, que son de una apariencia visual similar al fenómeno son posibles debido a que la teoría está suficientemente desarrollada como para modificar las escalas de tiempo y espacio. Estos modelos no proporcionan una solución a los problemas del fenómeno. Contribuyen, sin embargo, a encontrar una solución al fenómeno debido a que reemplazan la realidad de manera de facilitar estudios a través de la experimentación. Ejemplos de modelos a escala son los planos que se realizan tratando de reproducir la estructura de algunos fenómenos tales como fotografías aéreas, mapas, y modelos tridimensionales de estructuras.

Modelos isomórficos

Los modelos de fenómenos se denominan isomórficos o de igual forma cuando se observa una correspondencia total de los elementos del modelo con los del sistema real o fenómeno (Figura II-4). Esta correspondencia es similar a la que ocurre entre el negativo de una fotografía y la imagen obtenida del mismo; el dibujo y la pieza elaborada de acuerdo a éste; los procesos de un fenómeno y la solución de la ecuación que describe su comportamiento (Korshunov, 1976). El concepto de isomorfismo indica la existencia de una similaridad de patrones entre el fenómeno y el modelo. En otras palabras se dice que existe una relación uno a uno (Ashby, 1956). Sin embargo, la similitud no requiere ser visual y puede corresponder a una ecuación o a una representación abstracta.

A menudo, los modelos isomórficos resultan demasiado complicados e incómodos para su utilización práctica. Pueden resultar más apropiados aquellos modelos que presenten solamente los aspectos esenciales de la estructura o del comportamiento del sistema real o fenómeno, aunque sin detallarlos (Korshunov, 1976).

Los grupos isomórficos difieren unos de otros por la naturaleza de sus elementos y por la denominación de las operaciones definidas en el grupo; pero todas las propiedades de los grupos isomórficos entre sí, que derivan de las propiedades de las operaciones definidas en ellos y que no dependen de la naturaleza de los elementos del grupo, son iguales (Korshunov, 1976). Entre los elementos de cada grupo existe una equivalencia biunívoca, lo cual indica que para cada elemento existe un elemento correspondiente.

Modelos homomórficos

El requisito indispensable para la resolución formal de problemas de recursos naturales está dado por la capacidad de establecer relaciones fieles del tipo fenómeno-imagen. Para lograr lo anterior, se requiere que el marco teórico donde se ubique la imagen corresponda al nivel de profundidad y precisión de manera que sea susceptible de establecer retroactivamente el fenómeno a partir de la imagen. El marco teórico debe permitir elaborar imágenes que sean a la vez predictivas y explicativas, lo cual depende en un alto grado de la profundidad teórica de su construcción.

Se denominan homomórficos aquellos modelos, algunos de cuyos elementos sólo corresponden a grandes partes del fenómeno o sistema real y en los cuales falta la correspondencia total entre los elementos del modelo y del fenómeno. La correspondencia entre grupos homomórficos es unilateral (Korshunov, 1976). Cuando la relación entre el fenómeno y la imagen es planteada por un observador que discrimine con mayor detalle los patrones del fenómeno, se concluirá que existe una relación de muchos a uno entre el fenómeno y la imagen o modelo. A esta relación, de muchos a uno, se le denomina homomórfica (Ashby, 1956).

Dada la complejidad de los sistemas reales en la naturaleza resulta en extremo difícil pretender elaborar modelos que no sean homomórficos y que reproduzcan al fenómeno y los procesos involucrados, tal como ocurre con los modelos a escala y los isomórficos (Figura II-5).

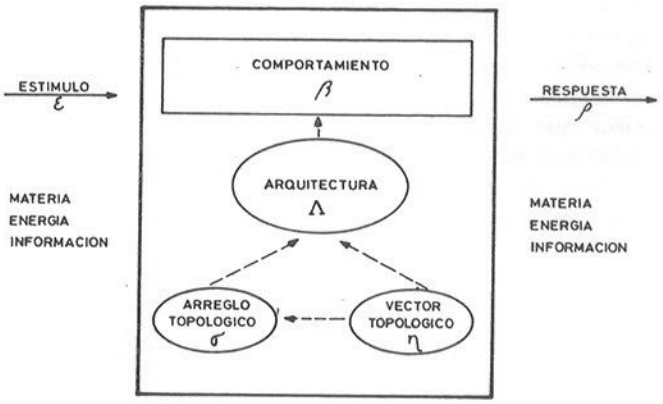


Figura II-5. *Esquema de modelo del tipo homomórfico del ecosistema.*

La profundidad de una teoría, depende de la profundidad de los problemas que intenta resolver; cuanto más profundos son los problemas que consigue resolver, tanto más profunda debe ser la teoría. Las teorías más profundas son las más específicas y, por lo tanto, las más informativas. Como consecuencia de esa mayor determinación o compromiso son también las mejor contrastables y por ser mejor contrastable son más aptas para adquirir y perder una buena fundamentación empírica, o sea, el conjunto de los datos relevante, para ellos es más variado y por lo tan-

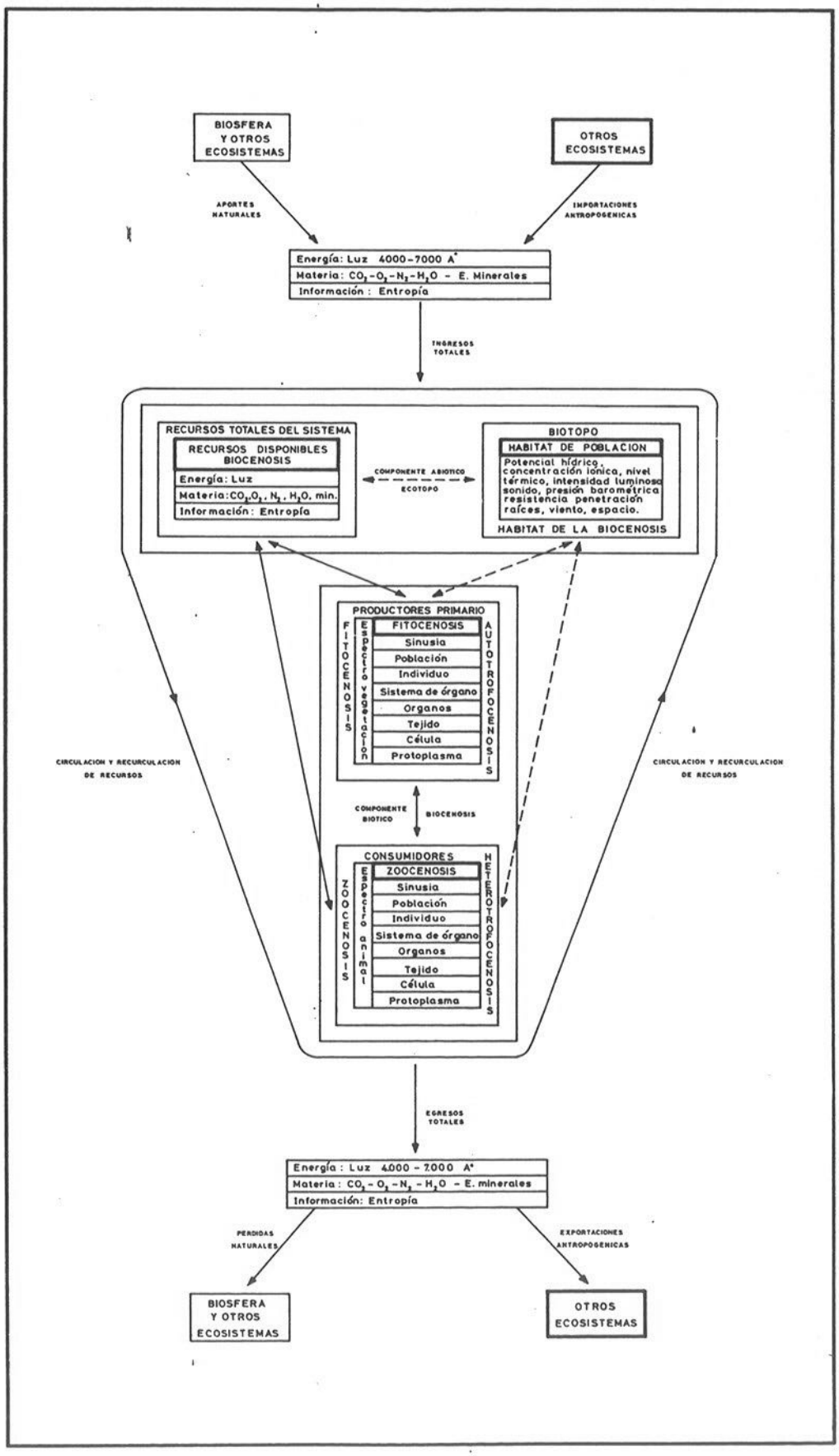


Figura II-4. *Esquema de modelo del tipo isomórfico del ecosistema.*

to, aumenta la probabilidad de que surja evidencia desfavorable (Bunge, 1969).

Según el mismo autor, la profundidad de las teorías, puede caracterizarse por la posición de los tres atributos.

—La presencia de construcciones de alto nivel,
—La presencia de un mecanismo, y
—Una intensa capacidad de explicación.

Las tres propiedades están íntimamente vinculadas: sólo introduciendo conceptos de alto nivel, es decir empíricos pueden formularse hipótesis sobre mecanismos inobservables y sólo lo que por hipótesis ocurre en las profundidades puede explicar lo que se observa en la superficie.

Las teorías del tipo de caja negra consideran al elemento que puede ser una variable de estado o conjunto de variables de estado constituyendo un sistema cualquiera o ecosistema, como si estuviera desprovisto de estructura interna; de manera de considerar sólo su comportamiento global al ser tratado como una unidad simple (Figura II-6).

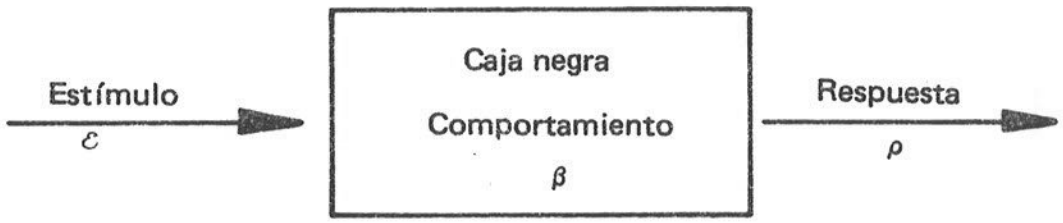


Figura II-6. *Teoría del tipo de caja negra que considera al elemento como desprovisto de estructura, donde intervienen variables periféricas* $\mathcal{E}$, ρ, *vinculadas mediante variables intermedias* β.

Dadas las características propias de la caja negra, de presentar paredes no transparentes, no es posible conocer directamente su contenido. Su estructura interna puede inferirse al hacerse variar y cuantificarse los estímulos y las respuestas, de manera de lograr finalmente establecer su función de comportamiento. Consecuentemente y de manera hipotética, es posible en etapas sucesivas construir la imagen conceptual de su estructura interna.

Las teorías del tipo de caja negra pueden esquematizarse de la siguiente forma:

$$\rho = \mathcal{E} \circ \beta$$

de manera de relacionar las variables periféricas de estímulo $\mathcal{E}$ y respuesta ρ con la variable mediadora β, o función que relaciona a las variables periféricas (Bunge, 1969). La variable mediadora debe corresponder a:

$$\beta : \mathcal{E} \longrightarrow \rho$$

La variable mediadora β debe resumir las propiedades de la caja negra pero no se deriva de sus propiedades. La variable β es sólo un vinculo sintáctico que permite establecer relaciones particulares o generales entre los estímulos y respuestas. Las teorías del tipo de caja negra consideran variables mediadoras β sin su correspondiente interpretación. En la medida que se vaya logrando una mayor interpretación de la variable, donde se incluya un mayor acopio de respaldo teórico y conceptual de manera de lograrse una mayor comprensión de su contenido y operación, la caja negra se transforma gradualmente en traslúcida (Bunge, 1969).

La variable mediadora β puede ser mejor conocida en las teorías de tipo traslúcido o representacional, pero no por ello debe constituir un mecanismo representable mecánica ni intuitivamente; la teoría debe permitir contener un conjunto de variables internas que permiten caracterizar su interior. La caja traslucida es sólo un conjunto de cajas negras que deben ser analizadas e interpretadas en base, a su vez, de los conjuntos menores de cajas negras, que a su vez contienen (Bunge, 1969).

Las propiedades más sobresalientes de las cajas negras, en relación a la resolución de probemas ecosistémicos, según el mismo autor citado, son:

su alta generalidad, siendo coherentes con un número ilimitado de mecanismos de la más diversa índole,
su holismo y capacidad de resolver probemas globales, sin prestar atención a detalles de su contenido interior,
su sencillez epistemológica, lo cual permite resolver eficientemente problemas no observables, y
su precisión, pues a través del ajuste y reajuste de parámetros permiten cubrir mayor cantidad de información que las teorías representacionales, y su mayor seguridad, debido a la falta de explicidad acerca de los mecanismos interiores de la caja negra.

Las teorías del tipo de caja negra son más empleadas en las etapas iniciales de desarrollo científico, es decir cuando se trata de sistematizar

más bien que de interpretar. Estas teorías entregan las bases para la elaboración de modelos homomórficos de fenómenos.

Las desventajas de las teorías del tipo de caja negra, según Bunge (1969) son las siguientes:

1 escaso contenido en relación a las teorías representacionales, menor contrastabilidad, y escasa potencia heurística, pues debido a su bajo contenido no pueden guiar las investigaciones más profundas.

En la actualidad, no es posible ni conveniente pretender resolver en forma pragmática problemas ecosistémicos complejos que requieren conocer y comprender sus mecanismos con un alto grado de detalle y precisión. Las soluciones superficiales basadas solamente en interpretaciones ecosistémicas, con un enfoque de caja negra pueden concluir a un oscurantismo científico, que a la larga no permita siquiera resolver los problemas de índole práctica, que sean de naturaleza más sencilla. Las teorías representacionales son a la larga las de mayor valor, las más predicativas y las que permiten resolver un mayor número de problemas de naturaleza práctica (Bunge, 1969).

Puesto que el estudio de ecosistemas bajo el concepto de caja negra entrega al investigador cierta información y cuando las parejas estímulo-respuesta estén especificadas, de la caja negra no se puede esperar más. En este caso la imagen del fenómeno visto como caja negra, está identificado, a lo sumo, en forma isomórfica (Ashby, 1956).

El procedimiento fundamental empleado en la resolución de problemas de caja negra debe seguir las siguientes etapas (Klir, 1969):

1) Las variables periféricas o cantidades externas al sistema se observan o miden en el tiempo en el nivel de resolución respectivo y todos los resultados obtenidos se ordenan en la forma de una sola actividad o un conjunto de actividades separadas,
2) La actividad lograda se procesa de manera de descubrir las relaciones invariantes en el tiempo o comportamiento entre cantidades,
3) Se investiga el interior de la caja negra de manera de lograr tanta información de su arquitectura como sea posible,
4) Se determina su comportamiento o se elabora una hipótesis en base a los resultados obtenidos, y
5) Se determina su arquitectura o se plantea hipotéticamente en base a su comportamiento y de otras evidencias conocidas del sistema.

En la resolución de problemas ecosistémicos debe buscarse las variables y vectores de estado que permitan establecer las relaciones propias de los elementos y conexiones del mundo empírico, dentro del cual se encuentran los recursos naturales. En la búsqueda del marco teórico general donde se ubican los ecosistemas de recursos naturales, con el fin de elaborar la imagen o modelo, se procede describiéndole como un sistema cada vez más general, lo cual implica necesariamente una reducción de su contenido, ya que existe una relación inversa entre contenido y generalización (Boulding, 1956).

En el paso desde el ecosistema-fenómeno o recurso natural al ecosistema-imagen o modelo representación general del fenómeno debe eliminarse los componentes y conexiones que sean de ínfima o nula relevancia al sistema-imagen, lo cual no es otra cosa que quitarle el ruido al sistema. El ecosistema, por lo tanto, debe estar definido por las variables y vectores de estado que constituyan la esencia de sus componentes y conexiones. Todos ellos son los que determinan los grados de libertad del sistema, debiendo estar contenidos en cualquier imagen del fenómeno.

La esencia del conocimiento es la generalización y lo que no es pertinente o relevante al fenómeno debe ser excluido de la generalización (Reichenbach, 1953). En el estudio de los recursos naturales y de la elaboración de imágenes debe buscarse establecer una separación entre los factores pertinentes y los no pertinentes o relevantes, lo cual constituye el principio del conocimiento. El significado del término pertinente puede corresponder a lo que debe mencionarse para que la generalización sea válida. La generalización es pues el origen de la ciencia (Reichenbach, 1953).

Los grados de libertad del fenómeno, correspondientes al nivel de complejidad del sistema ecológico, son los mínimos requeridos para su descripción. La elaboración de imágenes redundantes, lejos de contribuir a resolver los problemas ecosistémicos, origina una nueva fuente de complejidad que incrementa la variabilidad no contenida dentro del marco de las relaciones generales de estímulo-respuesta.

Arquitectura

El modelo homomórfico del ecosistema consta de dos atributos fundamentales que definen su estado. Uno de ellos es el aspecto anátomo-morfológico o apariencia física, es decir, que representa los aspectos tangibles o de forma y se denomina arquitectura. El otro es el transporte y transformación de materia, energía e información y corresponde a la fisiología del ecosistema, lo cual se denomina funcionamiento.

Una forma de estudiar el modelo ecológico es separándolo en dos partes: arquitectura y funcionamiento. Cualquier clasificación que se ha-

ga es, sin embargo, selectiva y por ello es, también arbitraria (Hospers, 1954). Esta forma de estudio es análoga a la que se sigue en biología, donde los organismos se estudian desde un punto de vista fisiológico o de su funcionamiento y anátomomorfológico o de su arquitectura.

La ecología ha sido definida como la arquitectura y funcionamiento de la naturaleza (Odum, 1972). El funcionamiento de un ecosistema que se encuentra en un estado dado, implica necesariamente un cambio de arquitectura, cambio que se produce debido a un aumento o disminución en el contenido de materia, energía o información. Al proceso ordenado de cambio de arquitectura que ocurre en la naturaleza se le denomina sistemogénesis (Locker, 1973), lo cual viene necesariamente acompañado de un cambio en el comportamiento y funcionamiento ecosistémico.

Los estudios sistemogénicos permiten conocer los cambios de estado que ocurren en el ecosistema, considerados como un proceso ordenado, y cuyo resultado es consecuencia del estado y funcionamiento anteriores. La sistemogénesis considera, además de los cambios morfológicos o de arquitectura, los procesos de cambio de estímulos que operan simultáneamente con la arquitectura propia de cada instante.

Cualquier estudio ecosistémico debe considerar, por lo tanto, dos aspectos:

—El estado del ecosistema, definido a través de su arquitectura y funcionamiento, y
—El cambio de estado.

La identificación de los elementos pertinentes de la arquitectura, permite diseñar modelos homomórficos y estudiar la relación entre la forma y el funcionamiento de los mismos (Klir, 1969). El diseño arquitectónico de los ecosistemas no debe ser el producto de la imaginación y emotividad del momento, sino que debe obedecer a normas generales que relacionen la arquitectura con el funcionamiento esperado. El problema de diseñar y construir arquitecturas de ecosistemas es de naturaleza tanto o más compleja que el de cualquier otra rama de la ingeniería de sistemas diferenciándose sólo en la naturaleza del problema.

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

La arquitectura representa las diferentes modalidades que puede tomar un conjunto de estructuras. La integración de los diversos elementos estructurales en magnitudes y ordenamientos definidos constituye la arquitectura de un ecosistema. Arquitectura y estructura, por lo tanto corresponden dentro del contexto de este trabajo, a conceptos diferentes pero estrechamente relacionados de manera que para una estructura dada existe un conjunto de arquitecturas posibles.

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

La arquitectura representa lo físicamente ponderable del ecosistema. Esto significa que cada componente de la arquitectura tiene dimensiones de tiempo t, espacio l, masa m y carga q.

La arquitectura del modelo homomórfico del ecosistema está definida por el conjunto de componentes topológicos σ_i, los cuales a su vez pueden agruparse en cuatro subconjuntos:

$\{\sigma_A\}$ conjunto de variables de recursos abióticos o recurso

$\{\sigma_B\}$ conjunto de variables de organismos fotosintetizadores o autotrofocenosis

$\{\sigma_E\}$ conjunto de variables de organismos consumidores de otros organismos o herotrofocenosis

$\{\sigma_H\}$ conjunto de variables del ambiente físico o hábitat.

Los subconjuntos $\{\sigma_A\}$, $\{\sigma_B\}$ y $\{\sigma_E\}$ constituyen otro subconjunto de las variables de estado reales $\{\sigma_R\}$. El subconjunto $\{\sigma_H\}$ representa la parte virtual de la arquitectura $\{\sigma_V\}$.

El recurso $\{\sigma_A\}$ es el conjunto de elementos inorgánicos, organizados en diversos niveles de integración abiótica. Los niveles generales de integración de la materia inanimada son los siguientes:

atómico
molecular
materia homogénea
mezcla de materias homogéneas
estratificación de las mezclas
fisiografía de estratas
ecosistema, integración con la vida.

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

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

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

Un tercer nivel de organización es el que corresponde al conjunto de moléculas de una misma clase en sustancias homogéneas. En el caso de los sólidos pueden agruparse en sustancias de formas cristalinas de gran simetría o en formas amorfas o seudocristalinas. Otras moléculas se agrupan formando gases o líquidos. Todas estas estructuras corresponden a unidades moleculares homogéneas de integración. En estos tres niveles de complejidad, la acción del hombre como elemento modificador es sólo limitada, siendo mayor a medida que el nivel de complejidad se incrementa.

Un cuarto nivel de integración de la materia corresponde al de mezclas de materias homogéneas, en el cual se combina en arreglos topológicos definidos, los elementos de los niveles topológicos inferiores. En el caso de los sólidos un ejemplo de este nivel de integración son las rocas, en el caso de los líquidos las aguas turbias y contaminadas de los ríos, y en el caso de los gases, la atmósfera contaminada, que además puede contener algunas partículas sólidas y líquidas en suspensión.

La organización de partículas rocosas en su estado natural o transformada por procesos de intemperización u otras, conduce al nivel siguiente de organización que corresponde al de estratificación de las mezclas, dando origen a conjuntos más complejos, como ocurre con la organización edáfica. Esta organización, además de los atributos propios de la roca, cristal, molécula, etc., manifiesta atributos emergentes propios, característicos de este nivel topológico de integración. Entre las características que definen la organización edáfica, destacan los horizontes o estratas definidas de grupos de partículas rocosas y la estructura edáfica u organización de micropartículas en macropartículas con características diferentes a las de sus componentes. El agua y el aire, al igual que el suelo, presentan también una organización en estratas.

Un último nivel de integración del componente abiótico, lo constituye la organización geotopológica donde se integran los niveles anteriores de organización de la materia en geoformas que se caracterizan por presentar atributos físicos propios, diferentes de los presentados por sus componentes de organización topológica inferior. Como ejemplo de lo anterior se puede citar los componentes del paisaje tales como: valles, llànos, laderas, montañas, etc., cuya integración en unidades de paisaje, que a menudo corresponde a la cuenca o conjunto de cuencas, todo lo cual constituye una unidad de paisaje con atributos diferentes a la sumatoria de sus componentes. La atmósfera y las masas de agua, al igual que los sólidos presentan también una organización equivalente en este nivel de integración, que podría denominárseles aerotopológica e hidrotopológica, respectivamente.

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

(2) El hábitat $\{\sigma_H\}$ o constricciones de la materia, energía e información, es el conjunto de variables de estado eminentemente pasivas, que actúan por presencia en los vectores del estado. Lo anterior significa que el hábitat es el catalizador de los procesos de funcionamiento del ecosistema. Se le considera como tal pues no interviene en forma activa.

Los elementos principales del hábitat son los siguientes:

Materia:
- potencial hídrico
- concentración iónica
- densidad de partículas
- resistencia de partículas

Energía:
- nivel térmico
- presión barométrica
- intensidad de sonido
- energía cinética atmosférica
- energía cinética de cuerpos sólidos
- fuerza de gravedad
- intensidad luminosa

Información:
- tensión sicológica
- tensión mecánica.

El organismo no utiliza como abiotopo a ninguno de ellos, pero sus límites de tolerancia ambiental no le permiten vivir en un hábitat determinado cuando el nivel de cualquiera de ellos es demasiado elevado o bajo. Por no constituirse en una parte integrante del organismo o no ser incorporados como componentes de sus estructuras, no se les considera como recurso sino que como hábitat.

A manera de ejemplo, y para distinguir entre hábitat y abiotopo, puede citarse al contenido de humedad y al potencial hídrico. El primero de ellos actúa directamente incorporándose dentro de la biocenosis y del ecotopo. El potencial hídrico, en cambio, actúa sólo como catalizador, es decir, no se incorpora en el sistema, si no que establece límites que deben corresponder a los de tolerancia de los organismos y procesos del ecosistema.

Independientemente de la cantidad de agua que exista en un momento dado en un sistema, la presencia o ausencia de un organismo está dada por la relación entre el potencial hídrico del medio y la capacidad de tolerancia del organismo a este potencial.

La cantidad de energía térmica y lumínica debe distinguirse, en igual forma, de sus características del hábitat que sean intensidad térmica o temperatura e intensidad luminosa. Estas últimas dos variables de estado, han de corresponder a los límites de tolerancia de los organismos y procesos; el organismo, sin embargo, no utiliza para vivir a la temperatura ni a la intensidad lumínica, pero debe estar capacitado para tolerarlas.

El macrohábitat es el medio general donde se desarrolla el ecosistema, el cual depende del macroclima y del sustrato original del lugar además de considerar la acción de la biocenosis sobre el medio y de éste sobre la biocenosis. El resultado de dicha acción, reacción y coacción, es el desarrollo del microhábitat, el que ha menudo es muy diferente del macrohábitat general de la región. Los organismos se adaptan al microhábitat donde viven independientemente del macrohábitat general de la zona, el que frecuentemente sobrepasa sus límites de tolerancia.

La alteración del ecosistema puede llegar a niveles tales que concluya por modificar el microhábitat particular, hasta niveles en que sus características se aproximen en exceso o en defecto al macrohábitat, y lo hagan así intolerable para el organismo, la población, la sinusia o la biocenosis original del lugar. Se tiene así que, organismos adaptados a ecosistemas bien manejados, desaparecen al ser mal manejados. Ello, generalmente, se interpreta como una inadaptación al biotopo, hábitat general o macrohábitat ignorándose y no aprovechándose su capacidad adaptativa a los microhábitats favorables que pueden generarse en ese medio. El hábitat es el ambiente donde el organismo vive y no se considera, por lo tanto, si el recurso o elemento es utilizado o no por el organismo. Es la intensidad de los factores o recurso donde el organismo vive no incluyendo, por lo tanto, la tasa de extracción o de aporte del elemento.

El hábitat de un organismo en un ecosistema lo constituye, primordialmente, la intensidad luminosa, la concentración iónica, la velocidad del viento, el potencial hídrico, el nivel térmico o temperatura, la gravedad, la presión barométrica y la intensidad de sonido. El recurso es la cantidad de agua, de energía luminosa o de nutrientes inorgánicos que el organismo utiliza, independientemente del nivel en que se encuentren. Se puede modificar el hábitat sin modificar el recurso, y viceversa.

A menudo se confunde el medio donde la comunidad vive o biotopo, con el de la especie o individuo, que es realmente el hábitat (Udvardy, 1959 y Maelzer, 1965 a). La especie y el organismo tienen un hábitat propio pero no biotopo. La comunidad, en cambio, se alberga en el biotopo (Udvardy, 1959). El medio general que rodea a un organismo cuantificado a través de las mediciones con instrumentos meteorológicos generales, es diferente del hábitat de la interfase del organismo con su medio, siendo esto lo que corresponde al microhábitat.

El clima en su aceptación más amplia y cuantificando en la magnitud de acción sobre los organismos, es equivalente al hábitat y microhábitat. Con mayor precisión se le domina, a menudo, microclima. Este término tiene, además, otra acepción, en relación a un área protegida por condiciones fisiográficas, cercanía a grandes masas de agua, protección del viento, posición en la ladera u otra por la cual se habla de regiones del viento, posición en la ladera u otra por lo cual se habla de regiones con microclimas particulares. No es ésta la acepción que se desea darle en este trabajo, pues dicha acepción corresponde realmente al mesoclima o clima local, donde las influencias de los recursos naturales sobre el clima general se expresa en toda su intensidad. El macroclima es el clima general de una zona, el cual no se modifica apreciablemente por la acción de las condiciones locales o de los organismos.

El clima o microclima que rodea al organismo incluye, también, a su acción en el medio edáfico. La temperatura del suelo a diversas profundidades, el potencial hídrico edáfico en el cual el organismo vive o la intensidad luminosa es la estrata edáfica y vegetacional donde se desarrolla son sólo algunas de las manifestaciones climáticas del hábitat edáfico.

Los recursos se consideran, a menudo, sinónimo de suelo o sustrato edáfico. Ello es sólo una interpretación restringida del término, lo cual, además, puede conducir a errores si también se le introducen elementos edafoclimáticos. A través del suelo los organismos reciben recursos tales como algunos nutrientes y parte del agua. Sin embargo, la energía solar la obtienen del sustrato aéreo y la mayor parte del carbono, hidrógeno y oxígeno que utilizan en la confección de sus tejidos, proviene del aire.

Los recursos disponibles para el organismo al nivel general varían en magnitud en relación a las disponibilidades al nivel del organismo. La acción del organismo sobre el medio, lo modifica en tal grado que hace que una distinta cantidad de elementos existan al nivel microambiental que al macroambiental.

Conviene distinguir en sistemas silvoagropecuarios cuando lo que se persigue es modificar el hábitat, de las circunstancias en que se pretende modificar los recursos que recibe el organismo. La aplicación de fertilizantes por ejemplo, se hace con el objeto de incrementar la cantidad de recursos disponibles para el organismo; en cambio la aplicación de enmiendas se hace el objetivo próximo o inmediato de modificar el microhábitat. El objetivo último o mediato es, frecuentemente, la liberación de otros nutrientes que contribuyan al mayor desarrollo del cultivo.

Es frecuente observar que hábitat se confunde con el lugar geográfico donde el organismo se desarrolla. El lugar es indicativo de la posición espacial donde vive o está ubicado, pero no es indicativo ni de la calidad del ambiente donde vive o hábitat y microhábitat, ni de la cantidad o calidad de los recursos que extrae del medio.

El ecotopo consta de recursos propios que son utilizados por los organismos en la construcción de sus estructuras, como asimismo, constituyen partes del ambiente que les rodea o hábitat, que representa la densidad o concentración de éstos.

Los factores ambientales pueden ser derivados en físicos y biológicos, pero la división es de por sí arbitraria pues los organismos actúan sobre otros organismos en forma física (Billings, 1965). El ambiente incluye, por lo tanto, no sólo al ecotopo sino que también a todos los demás organismos de la misma especie, de otras especies del mismo nivel trófico y los de otros niveles, pues modifican tanto el hábitat como a los recursos. El ambiente, en su contexto ecosistémico, incluye al ecotopo original transformado por la biocenosis, es decir la magnitud holocenósica del hábitat y el abiotopo, sin considerar que parte de esa magnitud se origina en el ecotopo mismo, pero el resto tiene su origen en la biocenosis.

El ambiente ha sido definido por Mason y Langenheim (1957) como el componente que resulta de la suma de aquellos fenómenos que integran un sistema de reacciones del organismo o que, en forma directa, le infringen un modo de vida en alguna etapa de su ciclo. Ello de acuerdo a sus requerimientos ontogénicos, o por cualquier otra condición del organismo que modifique sus requerimientos del medio. También ha sido definido por Hutchinson (1957) como cualquier propiedad fuera del organismo. Los componentes ambientales más importantes son, según Andrewartha (1970), el tiempo en su acepción climática, los predatores, parásitos y enfermedades, los alimentos, otros recursos y los otros individuos de la misma especie.

El ambiente que rodea a un organismo es mucho más que el hábitat o el recurso. Un componente del ambiente es cualquier propiedad, fuera de las propias del organismo, que tiene una influencia directa cuantificable en la fecundidad, longevidad, tasa de desarrollo o posición espacial de un organismo (Maelzer, 1965 b). El ambiente, según este autor, incluye cinco categorías de factores: recursos, tensión mecánica, tiempo en un sentido climático, número de especies y predatores, parásitos y patógenos. Ambiente, según Browning (1963); es cualquier cosa que sea usada en una forma u otra por un organismo y por lo tanto, que influya en sus posibilidades de reproducirse o de sobrevivir.

Uno de los aspectos relacionados con la arquitectura y funcionamiento del ecosistema que no ha recibido un adecuado tratamiento es lo que Maelzer (1965 b) denomina tensión mecánica. Ninguna propiedad puede ser considerada, según ese autor, como el azar ya que influyen la posición espacial del organismo y, por lo tanto, pueden en forma directa o indirecta aumentar o disminuir las probabilidades del organismo de sobrevivir y multiplicarse.

Las telas de araña que atrapan insectos, canales y lagunas donde algunos animales se ahogan, torres y postes de electricidad y teléfonos donde algunos animales chocan y mueren, barro a la orilla de las represas donde los animales se inmovilizan y ahogan, alambradas donde el animal se puede lastimar, son sólo algunos de los ejemplos que pueden agruparse bajo la denominación general de tensión mecánica, aunque corrientemente se les denomina azar. También se incluye en esta denominación a aquellos animales que, accidentalmente, matan o dañan a otros mientras caminan o deambulan en un campo de pastoreo. La tensión mecánica se divide en dos categorías: obstructora y conductora (Maelzer, 1965 b).

Una colisión es, según dicho autor, la tendencia de un cuerpo de compartir el mismo espacio-tiempo o una porción del que está siendo ocupado por otro objeto u organismo. Ahora bien, si dos organismos o un objeto y un organismo chocan, al menos uno de ellos debe tener moméntum. Si una oveja choca contra una alambrada o cae desde una pendiente pronunciada, un organismo se daña por una roca al caer, tanto la roca como la cerca pueden ser clasificados como tensores mecánicos. Otros ejemplos presentados por el mismo autor incluyen los peces embancados en las orillas de un río, un huevo de un pato que rueda pendiente abajo desde un nido, un microorganismo atrapado por una gota de agua, un animal que cae a un hoyo. Todos son ejemplos de tensiones obstruccionistas, al igual que el agua, la ribera y la pendiente.

Los organismos disponen de reflejos que permiten minimizar sus probabilidades de colisión y de daño mecánico, ocasionándoles fracturas o dislocaciones. Sólo cuando la tensión sobrepase valores definidos de la resistencia del tejido del organismo, puede ocurrir el daño. Los reflejos del organismo actúan constantemente manteniendo la tensión mecánica dentro de los límites de tolerancia fisiológico-anatómica (Ashby, 1960).

Debido a los reflejos, los animales son raramente dañados por colisiones, ríos, lagos, pantanos, precipicios o algún otro tensor mecánico, y su distribución está frecuentemente limitada por esos tensores ambientales que deben ser denominados obstrucciones.

La otra categoría de tensores mecánicos corresponde a la de conductores. Entre ellos, Maelzer (1965 b) menciona algunos ejemplos tales como: aves que transportan accidentalmente microorganismos, ovejas que transportan semillas, diséminulas que flotan en ríos, océanos y viento.

La autotrofocenosis $\{\sigma_B\}$ es la fracción del componente vivo del ecosistema que está constituido por organismos fotosintetizadores o vegetales con clorofila, que se conoce como fitocenosis o comunidad vegetal organizada como sistema.

La biocenosis es el componente vivo del sistema, y está integrado por la totalidad de los organismos organizados e integrados en una comunidad, que consta de dos partes fundamentales. Una de ellas está constituida por organismos fotosintetizadores o vegetales con clorofila que se conoce como fitocenosis o comunidad vegetal. En sentido estricto, no corresponden a este componente todos los vegetales pues aquellos que no fotosintetizan o que no se comportan como productores primarios o autótrofos, corresponden a la heterotrofocenosis.

La comunidad de organismos autótrofos es el resultado de la integración de organismos fotosintetizadores en los diversos niveles de integración u organización de la materia en seres vivos. Los diversos niveles del espectro son:

protoplama
célula
tejido
órgano
sistema de órganos
organismo
población
sinusia
autotrofocenosis.

El componente individual está en cada una de las situaciones relacionado con los niveles superiores e inferiores de integración y presenta propiedades emergentes propias de su nivel de complejidad o integración, las cuales son diferentes de las propias de otros niveles.

El organismo individual, denominado organismo o individuo no puede vivir aislado en un ambiente, por no tener alguna de las propiedades necesarias para su sobrevivencia, las que presentan las poblaciones. La tasa de natalidad, mortalidad, crecimiento y otras, son atributos de las poblaciones que les permite adaptarse y perpetuarse en un ambiente determinado. A medida que los organismos mueren pueden ir siendo reemplazados por otros, en forma tal que la población se mantenga en la trofocenosis correspondiente. Las formaciones de forma vital similar se agrupan en unidades mayores donde se conjugan los organismos que, además ocupan nichos similares, denominándoseles sinusia. El nivel de complejidad superior al de las sinusias fotosintetizadoras es el de la autotrofocenosis.

La comunidad vegetal de productores o autotrofocenosis tiene, en cada ecosistema, una estructura individual, poblacional y sinusial característica además de su composición florística propia. Ello es el resultado del proceso de adaptación al ecosistema en su conjunto, donde se integra el recurso, hábitat, autotrofocenosis y heterotrofocenosis. La acción directa del usuario de este recurso, el hombre, modifica holocenósicamente la arquitectura y funcionamiento del ecosistema y con ello se altera su productividad y estabilidad.

En beneficio de la precisión terminológica, se ha empleado autotrofocenosis en el caso de las trofocenosis productoras primarias, ya sea que se trate de microproductoras o de macroproductoras. Esto debido a que existen algunos vegetales que no tienen clorofila o no realizan el proceso de fotosíntesis, por lo cual se comportan como consumidores, ya sea en forma saprófita, parasitaria o alguna otra. Corrientemente, a la autotrofocenosis se le denomina fitocenosis, aunque en sentido estricto no corresponde a tal, pues el conjunto organizado de vegetales incluye tanto a organismos autótrofos como heterótrofos. El agrupamiento de los organismos del sistema, con el objeto de elaborar modelos homomórficos hace más aconsejable la clasificación en autotrofocenosis que en fitocenosis pues la primera es operacional y la segunda es anatomomorfológica.

El organismo individual, organismo o individuo no puede vivir aislado en un ambiente, pues no tiene algunas de las propiedades necesarias para su sobrevivencia, las que se presentan en las poblaciones. La tasa de natalidad, mortalidad, crecimiento y otras, son atributos de las poblaciones que les permiten adaptarse y perpetuarse a un ambiente determinado. A medida que los organismos mueren pueden ir siendo reemplazados por otros, en forma tal que la población se mantenga

en la trofocenosis correspondiente. Las poblaciones de forma vital similar se agrupan en unidades mayores donde se conjugan los organismos que, además, ocupan nichos similares y se denominan sinusias. Ocasionalmente se afirma que sinusia es, para los vegetales, lo que nicho es para los animales. Este no puede ser el caso por cuanto uno se refiere a función y el otro a forma vital. Con el objeto de evitar vaguedades o duplicidades innecesarias, en el presente trabajo se utiliza sinusia con la acepción de forma vital que, además, agrupa a organismos con nichos similares. El nivel de integración superior al de las sinusias vegetales fotosintetizadoras es el de la autotrofocenosis.

La heterotrofocenosis $\{\sigma_E\}$ es el resultado de la integración de los organismos consumidores, en los diversos niveles de integración. Los niveles del espectro heterotrófico corresponden a:

protoplasma
célula
tejido
órgano
sistema de órganos
individuo
población
sinusia
heterotrofocenosis.

Los consumidores o heterótrofos pueden agruparse en diversas formas de acuerdo al objetivo que se persiga. Pragmáticamente pueden clasificarse de acuerdo al reino a que pertenezcan en:

animales y
vegetales.

Los vegetales heterótrofos corresponden, principalmente, a plantas parásitas y a vegetales detritófagos, desprovistos de clorofila, tales como los hongos.

De acuerdo al tamaño del consumidor y a la forma de digestión, ya sea interna o externa, los heterótrofos pueden clasificarse en:

macroconsumidores y
microconsumidores.

Los macroconsumidores corresponden a organismos de digestión interna, en tanto que los otros se caracterizan por tener digestión externa. Los microconsumidores son, a menudo, tratados como descompositores.

La heterotrofocenosis depende de la autotrofocenosis para su sustentación, pues de ella deriva su alimento. La acción de la fauna sobre los vegetales altera considerablemente su funcionamiento y arquitectura, lo que puede finalmente conducir a un mejoramiento o deterioro de la biocenosis. La alteración de la acción de los organismos heterotróficos sobre la fitocenosis es, a menudo, el mecanismo que regula la arquitectura, el funcionamiento y la dinámica del ecosistema.

La comunidad de organismos heterótrofos es el resultado de la integración de organismos consumidores en los diversos niveles de integración u organización de la materia en seres vivos.

Funcionamiento

Conexión en cualquier sistema dinámico significa transporte de materia, energía e información. Los componentes del ecosistema para que constituyan una unidad y actúen como un todo deben estar conectados a través del transporte de estos elementos entre los diversos componentes del sistema.

Los elementos de mayor incidencia en el ecosistema son: CO_2, O_2, N_2, H_2O, nutrientes sedimentarios y energía luminosa. Debe destacarse que por la característica dinámica del ecosistema, el transporte de materia, energía e información se efectúa, generalmente, en estados líquidos, gaseosos y a través de ondas. El transporte de elementos sólidos complejos, en la dinámica del ecosistema, se lleva a cabo en forma menos generalizada. Generalmente ocurre en forma iónica transportados o movilizados en un medio líquido. Un ejemplo del transporte de sólidos es la erosión, deslizamiento de laderas por gravedad y otras formas de movimientos de partículas complejas, cuyo transporte ocurre generalmente en medios líquidos o gaseosos.

El transporte de materia, energía e información ocurre en forma de:

—Flujos, donde el transporte es direccional y la tasa de recirculación es insignificante dentro de cada ecosistema en particular. Ejemplos característicos de flujos ecosistémicos son el agua y la energía

—circulación y recirculación, cuyos elementos son transportados en forma sucesiva a través de los diversos componentes del ecosistema. Ejemplo característico de ello es la circulación de nutrientes sedimentarios en el ecosistema.

—transporte simultáneo de materia y energía

—las cadenas y redes tróficas son un caso particular de transporte simultáneo de materia y energía.

Todos estos procesos se caracterizan por provocar un cambio en el contenido de información de la materia y energía. Mientras mayores son las conexiones más extenso es el funcionamiento del ecosistema.

Ningún sistema ecológico es completamente independiente (Evans, 1956). Todos ellos reciben elementos desde afuera y liberan otros. No es válido, por lo tanto, referirse a sistemas abiertos en oposición a sistemas cerrados. Los límites

entre una unidad ecosistémica y las demás no son nítidos, y por lo tanto, lo que le ocurre a uno, afecta en alguna medida a todos los demás.

La función β representa el comportamiento de un estímulo $\mathcal{E}_i$ en todo su dominio, a través de una ruta r_i al interactuar con el arreglo topológico σ (η) o arquitectura Λ del ecosistema. Una ruta r_i del estímulo $\mathcal{E}_i$, en el sistema, corresponde a la forma de fluir de este estímulo. El comportamiento puede ser definido en forma alternativa como el conjunto de pares ordenados ($\mathcal{E}_i$, ρ_i) tales que satisfagan una condición para el dominio del tipo de estímulo $\mathcal{E}_i$; en otras palabras representa la variable mediadora.

La interacción del estímulo con el ecosistema significa cambios en el contenido de información del estímulo, lo cual acontece en cada nodo, estando definidos por cierta función β_n que depende de σ (η) y del nivel de estímulo que incide sobre ese nodo.

Para poder conocer con mayores probabilidades de certeza, el comportamiento total del sistema es necesario conocer el comportamiento β_n de cada nodo. Este comportamiento β_n es la función de particionalidad o integración de diversos estímulos con igual o diferente contenido de información y su transformación en respuesta con igual o distinto contenido de información. La característica esencial de la función β_n para cada nodo es la de modificar en cierto grado el contenido de cada estímulo.

El comportamiento total β del ecosistema representa por lo tanto, el conjunto $\{\beta_1, \beta_2, \beta_n\}$ de las diversas funciones de comportamiento de cada nodo. Simbólicamente tiene:

$$\beta = \psi(\beta_1, \beta_2 \ldots, \beta_n); \quad \beta_i = \beta(\sigma_i(\eta_i))$$

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

Estrategias de cambio del estímulo ($\mathcal{E}$), y
Estrategias de cambio del comportamiento (β).

La adición de tasas superiores de estímulos, tanto en lo que respecta a su cantidad como a su calidad, resulta a menudo la estrategia más frecuente. Durante las últimas décadas especialmente, se ha logrado a través de esta estrategia y, con el uso de agua de riego y fertilizantes nitrogenados, incrementar la respuesta en forma de granos y otros productos alimenticios. La utilización de esta estrategia hace posible el incremento de la respuesta de prácticamente cualquier ecosistema.

Es posible afirmar que, en general, el cambio de la respuesta de un ecosistema a través de la edición de mayores tasas de estímulo no resulta conveniente cuando:

1) La disponibilidad global de estímulos es limitada, o cuando
La ineficacia del sistema de acuerdo con la disponibilidad de estímulo es alta.

Los recursos son constantemente aportados al ecosistema desde afuera, ya sea desde el universo, especialmente el Sol y la Luna, o desde las capas contiguas e interiores de la corteza terrestre en forma de materia, energía e información. Sin este aporte de recursos, el sistema deja de funcionar y en un período relativamente corto de tiempo termina por paralizarse y destruirse. En un principio el continuo aporte de recursos a un sistema significa mayor almacenamiento de ellos y, por lo tanto, un cambio en su arquitectura. Estos cambios ocurren normalmente, pero a medida que se construye y perfecciona el sistema las pérdidas de recursos también varían. En sistemas en equilibrio la diferencia entre el aporte y la pérdida de recursos debe ser igual a cero.

Algunos recursos ingresan al sistema, son utilizados, producen su efecto y luego salen del sistema, pues por su naturaleza no pueden permanecer indefinidamente en él. Estos son los recursos no circulatorios o de paso en el sistema, entre los cuales debe mencionarse especialmente a dos de ellos que se comportan principalmente como tales: el agua y la energía.

Los recursos circulatorios son aquellos que pueden ser utilizados y reutilizados en repetidas ocasiones dentro del sistema, el cual puede seguir funcionando sin el aporte desde afuera. Entre los nutrientes están el carbono, el hidrógeno y el oxígeno que obtienen del agua y anhídrido carbónico. Ellos, junto con el nitrógeno, fósforo y azufre, constituyen las proteínas que forman el protoplasma. Además son esenciales para el desarrollo y crecimiento de los vegetales: calcio, magnesio, potasio, hierro, manganeso, molibdeno, cobre, boro, zinc, cloro, cobalto, vanadio y sílice. La proporción del elemento nutritivo que recircula es muy variable, de acuerdo a las características del sistema, y al producto cosechado y a su manejo. Las pérdidas pueden ser variables debido a la erosión o transporte de elementos fuera del territorio operacional del sistema, lixiviación hacia capas más profundas o fuera de él donde no se ejerce la acción del sistema y, por lo tanto, no pueden ser recirculados. La formación de sustancias gaseosas que, a través del movimiento convectivo de masas de aire o difusivo, debido a diferentes concentraciones del elemento, se alejan del sistema, y la fijación en forma de sustancias complejas inaprovechables, son sólo algunos de los ejemplos de las pérdidas de elementos inorgánicos del sistema.

Al alcanzarse un estado de equilibrio en un sistema, los aportes de nutrientes inorgánicos deben ser iguales a las pérdidas. Como aporte ha de considerarse cualquier adición al sistema que pueda ser utilizada por los organismos, y como pérdida

a cualquier sustracción del sistema por erosión, fijación, lixiviación o cualquier otro medio que signifique un transporte del recurso fuera del sistema o que lo transforme en inaprovechable para el organismo. La fijación de aniones y cationes no es, de por sí, una pérdida, sino desde el punto de vista del funcionamiento ecosistémico.

En sistemas antropogénicos, el aporte y la pérdida de recursos puede variar considerablemente. Una parte importante del éxito alcanzado en el incremento productivo de los ecosistemas silvoagropecuarios, tiene su origen en el mayor aporte de recursos al sistema.

Este mayor aporte de recursos no es una mayor eficiencia de funcionamiento, sino que un cambio de tamaño ecológico o capacidad sustentadora del sistema al eliminar algunas de las limitantes ecotópicas reguladoras de la productividad. Desde siempre, dos de las modificaciones en la tasa de aporte de recursos que han recibido atención especial, son el aporte de nutrientes inorgánicos o fertilizantes para las plantas y el aporte de agua a través del riego.

Frecuentemente se aportan también, desde fuera del sistema, otros recursos elaborados tales como forrajes, alimentos concentrados y otros para el ganado. Esto no un mejoramiento en forma absoluta, sino que resulta compensatorio, pues el incremento de un sistema se logra a expensas de la reducción de otro, el que lo produce.

El funcionamiento del ecosistema requiere del aporte de energía luminosa. El agua es un recurso fundamental del ecosistema, pues interviene en la formación de carbohidratos, aminoácidos, proteínas y protoplasma. En la primera etapa se logra la formación de carbohidratos a través del proceso de fotosíntesis. La unión del anhídrido carbónico con agua en presencia de los integrantes de la autotrofocenosis resulta en la formación inicial de glucosa, que tiene integrada en sus moléculas un equivalente a 673 calorías.

El proceso de síntesis del agua con anhídrido carbónico en presencia de energía solar es realizado por la molécula de clorofila,

Clorofila: $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$

$$6CO_2 + 6H_2O + 673 \text{ Calorías} \underset{\text{Respiración}}{\overset{\text{Fotosíntesis}}{\rightleftharpoons}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

La oxidación de la glucosa produce liberación de la misma cantidad de energía fotosintetizada proveniente de la luz solar. Si el producto final es grasa o proteína, la cantidad liberada en el proceso de combustión varía de acuerdo a la energía incorporada en el proceso de fotosíntesis y etapas metabólicas siguientes.

La única forma de atar energía luminosa en productos orgánicos consimibles por el hombre y otros animales herbívoros, es a través del proceso de fotosíntesis. Otras formas de sintetizar son de importancia muy reducida, tal como ocurre con la quimosíntesis. El proceso interno de la planta es de naturaleza más compleja, pero no corresponde ser analizado en el presente trabajo. En otras etapas se llega a la producción de sustancias más complejas que se usan en la formación del tejido del vegetal, o bien almacenado como productos de reserva. El déficit o exceso de cualquiera de los elementos necesarios en el proceso metabólico, hace que los organismos alteren su funcionamiento.

El agua interviene en el ecosistema desarrollando funciones específicas, tanto dentro de los organismos como fuera de ellos. Dentro de la planta es un constituyente del protoplasma, actúa como reactivo químico en el proceso de fotosíntesis y en reacciones hidrolíticas. Es, Además, un solvente de gases y sales minerales nutritivas, interviene en el flujo de ellas y mantiene la turgencia de las plantas. En el ecosistema, además de sus funciones fisiológicas dentro de los vegetales y animales, es un regulador homostásico de la temperatura, un solvente de nutrientes minerales, modifica el biotopo y hábitat, libera nutrientes para las plantas, e interviene en el proceso de descomposición de la materia orgánica.

El manejo adecuado de ecosistemas silvoagropecuarios puede conducir a la reducción de las pérdidas de algunos recursos esenciales del medio, mejorar la circulación y recirculación, aumentar la eficiencia de utilización, y lograr, en esta forma, incrementar la productividad.

Los nutrientes minerales circulan en una alta proporción, pero algunos de ellos pasan por el ecosistema y no logran recircular, ya sea debido a su naturaleza propia del manejo de la unidad silvoagropecuaria. El proceso de circulación y recirculación de elementos a través del medio biótico y abiótico, recibe el nombre de ciclo biogeoquímico. Un porcentaje pequeño de algunos elementos se pierde en forma natural fuera del ecosistema a través del aire o agua, o bien son fijados en forma inaprovechable o en las capas edáficas más profundas.

La relación entre los recursos y el medio se ejerce, según Maelzer (1965 b), a través de dos influencias diferentes. La primera rleación ocurre cuando el organismo es el recurso para un proceso espe-

cífico, ya sea de naturaleza bioquímica o de asimilación. Además, cuando el recurso influye en el comportamiento de la reproducción o en incorporación de materiales en sus nichos o cualquier otra estructura que de una manera u otra se relaciona con su abundancia. El segundo tipo de relación ocurre cuando el recurso estimula el movimiento del organismo hacia la aceptación de ellos mismos por los demás.

El investigador silvoagropecuario, en el proceso de estudio del sistema, confronta cuatro problemas principales:

1) Determinar entradas y salidas del sistema.
2) Poner de manifiesto los flujos de información a través de experimentos sucesivos, con el objetivo de reducir la variabilidad de las respuestas del sistema.
3) Romper el código de la información estableciendo las relaciones dicotómicas necesarias y las reglas de asignación de entrada y de salida o función de transferencia.
4) Construir el modelo de caja negra sujeta a investigación estableciendo su algoritmo correspondiente (Parin y Baievsky, 1969).

Estado y cambio de estado

El concepto de estado y cambio de estado de un ecosistema es importante porque, en un momento dado, es útil para conocer las condiciones específicas en las que se encuentra el sistema observable y las transformaciones del mismo por unidad de tiempo. El estado del sistema se define por sus componentes o arquitectura, y sus procesos o funcionamiento.

Estado de un sistema es el modo o condición de existir. En ciencias de sistemas, el estado generalmente está dado por una definición operacional en términos de variables de estado. En otras palabras, el estado de un sistema es la condición de las variables de estado, hallándose definidas por sus partes componentes, atributos observables o agrupamiento arbitrario de partes (Patten, 1971).

El estado de un sistema E (t), según Patten (1971), se define por la siguiente ecuación con n componentes y χ_n variables de estado.

$$E(t) = [x_1(t), x_2(t), \ldots, x_n(t)]$$

donde cada variable de estado es una función del tiempo.

Existe una correspondencia homomórfica entre los componentes topológicos $\sigma_i(\eta)$ y las variables de estado $\{x_i\}$ de manera que se puede establecer una relación del tipo siguiente:

$$\sigma_i(\eta) \longrightarrow \{x_i\}$$

De manera similar existe una relación entre los vectores $\mathcal{E}$ y ρ, y cierto subconjunto de variables de estado $\{X\}_{\mathcal{E}}$ y $\{X\}_{\rho}$, de manera tal que representan particiones de las clases de equivalencia de los historiales de los estímulos.

Los vectores de estado $\vec{x_i}$, pueden corresponder a funciones vectoriales de funcionamiento para un tipo y nivel de estímulo dado.

Los vectores de estado están dados por:

$\vec{\chi} = (x_1, x_2, \ldots, x_n)$; o bien

$$\chi\vec{\xi} = \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ . \\ . \\ . \\ . \\ x_n \end{bmatrix}$$

Los vectores de estado $(\vec{\chi_i})$, a diferencia de un conjunto de variables de estado (χ_i), tienen un orden definitivo en la enumeración de sus componentes. Las variables de estado pueden corresponder a cualquier observable del ecosistema tales como: textura, pendiente, potencial hídrico, densidad de plantas, etc. Algunas de estas variables afectan en mayor grado al vector y se les denomina pertinentes; las restantes corresponden a las impertinentes (Reichenbach, 1973).

Si E (t) es el estado o conjunto de vectores de estado de un sistema al tiempo t, lo que a su vez está dado por las variables de estado, entonces el estado futuro al tiempo t + 1 puede ser representado como:

$$E(t+1)$$

Si, por lo menos, una de las n variables de estado ha cambiado durante este intervalo de tiempo, entonces:

$$E(t) \neq E(t+1),$$

y la ecuación de tasa de cambio para la variable de estado x_i se expresa como:

$$\frac{\Delta x_i}{\Delta t} = \frac{x_i(t+\Delta t) - x_i(t)}{\Delta t}$$

En general, es factible definir el estado E de un ecosistema en términos del triplete (ϵ, β, ρ) dado en las ecuaciones:

$$\rho = \rho(\mathcal{E}, \rho)$$
$$\beta = \beta(\mathcal{E}, \Lambda); \frac{\Delta\Lambda}{\Delta t} \quad M(\Lambda(t), \mathcal{E}(t), t)$$
$$\Lambda = \Lambda \quad (\sigma, \eta); \sigma(\eta)$$

Estas ecuaciones generales determinan el estado de un sistema en términos de:

sus estímulos $\mathcal{E}$
el comportamiento β
su arquitectura Λ, determinada ésta a la vez por su arreglo topológico δ, y el número y dimensión de los componentes η
la función sistemogénica M $(\Lambda, \mathcal{E}, t)$, es decir, de cambio simultáneo de estímulo y arquitectura.

Cabe mencionarse que tanto ρ, β, y $\mathcal{E}$, dependen implícitamente del tiempo y en su

acepción más amplia representan procesos estocásticos. La magnitud de los estímulos y de la respuesta se expresa normalmente en forma de tasas.

El estado del sistema puede fluctuar dentro de márgenes muy amplios pero su organización y manejo debe ser el resultado del estudio detenido de su estado inicial y de su transformación llevada a cabo con criterio de optimización antrópica. Dada la importancia de la arquitectura y su posibilidad de determinar y elegir una que se aproxime al óptimo, es necesario plantear formalmente las rutas a seguir para alcanzar el estado seleccionado.

El proceso de cambio de estado que ocurre en el tiempo se denomina génesis y está regido por principios generales. No basta con seleccionar la arquitectura y la ruta a seguir en el proceso de génesis, sino que es necesario también, que una vez que se alcance el estado elegido, que supuestamente corresponde al óptimo, sea posible mantenérsele.

El aporte de estímulos desde fuera del ecosistema puede ser de máxima importancia en el manejo y mejoramiento de sistemas silvoagropecuarios. El recurso aportado al ecosistema natural puede ser el elemento limitante que impida su normal funcionamiento y limite su productividad. Aquellos recursos que se encuentran en equilibrio en el sistema, deben tener un aporte igual a su pérdida o extracción:

$$\text{Aporte de recursos} - \text{Pérdidas de recursos} = 0$$

Los sistemas que se encuentran en alguna etapa seral distinta de cualquier tipo de clímax, tienen valores diferentes de cero y, por lo tanto, no están en equilibrio. Si el valor de la diferencia es mayor o menor de cero es indicativo de la existencia de un proceso de sucesión progresiva o retrogresiva:

$$\text{Aporte de recursos} - \text{Pérdidas de recursos} \neq 0$$

En sistemas silvoagropecuarios de bosques, cultivos o ganaderos, la finalidad del manejo es exportar fuera del sistema productos animales o vegetales para ser utilizados por el hombre en otros lugares. Además, a menudo se recurre a importaciones de biomasa vegetal o animal con el objeto de elevar temporalmente el nivel de funcionamiento hasta alcanzar un mayor desarrollo. Los ecosistemas de cultivos exportan granos, tubérculos, raíces u hojas que son retiradas del ecosistema para ser consumidas o utilizadas por el hombre en otros lugares. Los sistemas de pastizales exportan tejido vegetal o son directamente utilizados por ganado, siendo entonces su producto de exportación el ganado mismo.

Algunos ecosistemas importan ganado de menor desarrollo o tamaño y, luego de algún tiempo, lo exportan. Algunos sistemas pecuarios importan alimento para el ganado el cual, una vez consumido, es exportado fuera del sistema luego de ser transformado en productos animales.

Para que exista equilibrio en un ecosistema, los aportes naturales de recursos más las importaciones al sistema, deben ser iguales a las pérdidas naturales de recursos más las exportaciones:

$$\frac{\text{Aporte de recursos} + \text{Importaciones ecosistémicas}}{\text{Pérdidas de recursos} + \text{Exportaciones ecosistémicas}} = 1$$

Frecuentemente, en sistemas pratenses o forestales de bajo potencial productivo no es posible suplementar antropogénicamente y en forma continuada, el aporte natural de recursos al ecosistema. El mejoramiento del manejo ecosistémico permite, a menudo, mejorar la eficiencia de utilización de los recursos disponibles, disminuir las pérdidas e incrementar la productividad y capacidad de exportación de productos silvoagropecuarios.

La cuantificación del aporte y pérdida de recursos puede ser una forma de evaluación del manejo de sistemas productivos, siempre que se mantengan constantes otros factores. La productividad del ecosistema se incrementa al aproximarse al óptimo las relaciones entre el suministro, las pérdidas y las necesidades de recursos.

La alteración de cualquiera de los cuatro componentes principales del ecosistema: abiotopo, hábitat, autotrofocenosis y heterotrofocenosis, modifica directa o indirectamente a todos los demás y por lo tanto, conduce finalmente a un clímax diferente. La Figura II-2, en que se presenta al ecosistema, indica que las relaciones entre los cuatro elementos principales del ecosistema son mutuas. Cualquiera alteración en alguno de ellos modifica holocenósica y automáticamente a todos los demás, tendiendo a alcanzar un nuevo equilibrio.

La adición de agua, por ejemplo, es en sí un incremento en el aporte de un estímulo, que modifica también al hábitat pues su capacidad térmica es diferente a la del suelo, con lo cual cambia su temperatura y la del aire que rodea la vegetal. Parte de la energía solar es utilizada en evaporar el agua, en lugar de elevar la temperatura. La acción de los organismos descompositores de la materia orgánica se acelera, lo cual se traduce en una reducción del porcentaje de materia orgánica del suelo, pero se incrementa la disponibilidad de nutrientes originalmente fijados en la materia orgánica. La mayor disponibilidad de agua, unido al mejoramiento del microhábitat, y la liberación de nutrientes minerales, originan un mayor crecimiento de las plantas, especialmente de sus raíces. Ello se traduce en una mayor intercepción

de la luz por la planta y, por consiguiente, una reducción del albedo y de la intercepción edáfica de la luz solar, lo cual hace que se tenga una menor temperatura y mayor humedad relativa en el área circundante a la fitocenosis. La velocidad del viento y el movimiento de masas de aire circundante de la biocenosis también se reduce. Se crea entonces un microhábitat adecuado para el desarrollo de zoocenosis diferentes, las cuales a su vez modifican la fitocenosis y ésta, a su vez, al ecotopo.

Se podría ir más allá en la descripción de los cambios subsecuentes que ocurren en el ecosistema al modificar cualquiera de los factores. Algunos factores ejercen mayor poder de control que otros, los cuales el hombre trata de modificar con el objeto de obtener finalmente un mejor funcionamiento, mayor productividad y mejor canalización antrópica.

La biocenosis natural, donde existen diversas especies vegetales que producen tejido no utilizable por el hombre es, a menudo, modificada parcial o totalmente. En algunos casos es destruida, como ha ocurrido en algunas regiones forestales donde los bosques han sido reemplazados por cultivos y el secano por riego. Bosques, praderas, matorrales y estepas han sido frecuentemente eliminados y reemplazados por cultivos de alimentos, pasturas o cultivos forestales. Los animales salvajes se han eliminado total o parcialmente y reemplazados por especies domésticas. Los suelos deficitarios de nutrientes y agua, han sido mejorados con el aporte adicional de recursos. El microhábitat ha sido intensamente modificado para adaptarlo a la tolerancia de las especies domésticas. La flora y fauna original desaparecen parcial o totalmente, para dar cabida a otras especies mejor adaptadas a las nuevas condiciones.

La totalidad de los factores del hábitat pueden ser modificados por el hombre ya sea a través de su acción directa sobre el ecosistema o en forma indirecta. En forma directa, el hombre lo hace en invernaderos, laboratorios, cámaras de crecimiento y ensayos de campo. En la práctica, el ecosistema es también modificado por los agricultores, ganaderos y forestales.

El solo hecho de arar la tierra significa de por sí innumerables cambios en el medio, tales como destrucción de malezas y otros elementos de la vegetación existente, enterramiento y desenterramiento de semillas e invertebrados, modificaciones en la porosidad del suelo, estructurar, infiltración, mineralización de la materia orgánica y muchos otros cambios que terminan por transformar intensamente al sistema. La remoción de árboles y arbustos se traduce en cambios de la composición botánica de la fitocenosis remanente, aumento de las especies herbáceas, modificaciones en la temperatura del aire y del suelo, alteraciones en la intensidad luminosa, variación en la cantidad y distribución de la materia orgánica en el suelo, afecta la microflora y microfauna, altera la competencia e interferencia radical, y muchos otros cambios que directa o indirectamente terminan por transformar holocenósicamente al sistema.

Entre los factores controlables antropogénicamente en sistemas pecuarios, están la carga animal, la especie, la raza, la clase, la edad del ganado, la sal y el agua de bebida como elementos reguladores de la distribución del mismo, la cantidad de alimento disponible por cabeza y la suplementación alimentaria. La cantidad de pisoteo y la distribución de los animales en el potrero, está afectada por el manejo mismo y los cercos. El pastoreo rotativo afecta a la pradera en distinta forma que el continuado. La cantidad y distribución de las deyecciones animales en el potrero se modifican a través del manejo pecuario. La intensidad de utilización de especies vegetales de palatabilidad diferente, varía al cambiar la especie animal que utiliza la pradera. En resumen, cualquier cambio que se le haga al manejo o estructura del sistema, modifica holocenósicamente su funcionamiento y se traduce, finalmente, en un aumento o reducción de la productividad. La cuantificación exacta del efecto de las alteraciones ambientales inducidas antropogénicamente, son de resolución matemática extremadamente difícil (Cain, 1944); pero en la actualidad de posible solución.

El hombre es el rector de estos cambios. El hombre moderno se sitúa fuera del ecosistema y ejerce su acción en forma accidental o lo dirige con el objetivo de obtener mayores beneficios al cosechar algún recurso o por el simple placer de destruir. Algunos de los cambios, sin embargo, son favorables, pero otros no lo son.

Las actividades del hombre consisten principalmente en la manipulación de ecosistemas. Con mayores conocimientos y comprensión esta intervención antropogénica puede ser menos destructiva reduciendo las pérdidas de materia o energía y aumentando la productividad de ellos, diversificando los ciclos de transferencia y substituyendo los organismo ecológicamente equivalentes por otros de mayor interés antropogénico (Fosberg, 1963).

El hombre es, en la naturaleza, un factor ecológico esencial y casi universal debiendo ser considerado al interpretar los ecosistemas actuales. Al interactuar con factores tales como el suelo y el clima, el hombre limita o estimula el crecimiento y variabilidad de las especies, crea nuevos ecotipos, los selecciona y determina en cada región el carácter y composición de la biocenosis. Incluso, las comunidades naturales están, en alguna forma, reguladas por el hombre (Mangenot, 1963).

El concepto moderno de manejo de ecosistemas involucra considerar al hombre como rector y beneficiario del manejo. Los profesionales silvo-

agropecuarios deben determinar la capacidad de uso del ecotopo y decidir el que se le debe dar al ecosistema de acuerdo a las necesidades del hombre y a su capacidad productiva. El uso del recurso, de acuerdo al concepto de uso múltiple (Cliff, 1960, Gastó y Gastó, 1970 y Mc Ardle, 1960), que es más amplio que lo que tradicionalmente se ha asignado, incluye: cultivos vegetales, cultivos forrajeros, cultivos forestales, recreación, producción de agua, vida silvestre, ganadería y urbano-industrial-vial, y otros.

Los ecosistemas naturales son frecuentemente el residuo o remanente que resulta luego de la cosecha, a menudo descontrolada, del ecosistema original. Luego de un período prolongado de explotación, la resultante puede ser la retrogradación del ecosistema natural y su transformación en estados inferiores que, a menudo, se caracterizan por la dominancia de especies invasoras indeseables y por la destrucción del ecotopo.

Los profesionales del agro, cuya actividad se centra en la naturaleza, requieren del conocimiento de los atributos que definen a la unidad básica con la cual trabajan o ecosistema. Los atributos del ecosistema, en un instante dado, corresponde al estado en que se encuentra dicho ecosistema. La naturaleza dinámica de los ecosistemas implica cambios en los atributos que se expresan como variaciones, con respecto al tiempo de cada uno de sus atributos así como del conjunto todo lo cual corresponde al cambio de estado.

IV *Armonía, estilo y periodicidad*

Armonía o balance ecosistémico puede ser definido como una conveniente proporción entre los elementos del sistema ecológico en un estado dado. El ecosistema contiene un conjunto de componentes y conexiones que deben estar balanceados en cuanto a sus atributos cualitativos y cuantitativos de manera que entre ellos exista adaptación y ajuste.

Los ecosistemas incoherentemente organizados son aquellos cuyos componentes no están bien balanceados en lo que se refiere a sus atributos de funcionamiento o de almacenamiento de materia, energía, e información. Pueden presentar, además, conexiones entre los componentes que no correspondan a los requerimientos de flujo de elementos, o de ellos y las características de los componentes.

Estilo ecosistémico, puede ser definido como el tipo de componentes y conexiones del estado de un sistema ecológico. De acuerdo al tamaño y arreglo de los componentes y conexiones del sistema puede generarse estructuras y comportamientos de la más diversa índole tales como: pradera, bosque o cultivo. Es equivalente a melodía.

Dada la definición de melodía, no existe necesariamente un estilo óptimo de sistema ecológico sino que la decisión debe ser concordante con el propósito del sistema, de acuerdo con algún criterio de optimización o *satisfactum*. El estilo del sistema se puede modificar al transformarse su estado, el cual, sin que necesariamente modifique su balance o armonía, concluye en un nuevo estado, representativo de otro estilo de componentes y conexiones.

Periodicidad puede ser definido como la proporción de tiempo guardada entre el acaecimiento de un evento y los demás. La variabilidad ambiental regulada a menudo por mecanismos externos centrados en eventos tales como la rotación de la tierra en torno a su eje, la descripción de una órbita alrededor del sol, la circulación de la luna en torno a la tierra provoca ciclos ambientales que describen variaciones ondulatorias de amplitudes y longitudes variables de acuerdo al proceso, lo cual en algunos casos es de sólo 24 horas, en otro de 365 días y en otros puede ser aún mayor.

La variabilidad rítmica del ecosistema puede ser cíclica, en cuyo caso el estado final al término del ciclo es análogo al estado inicial al comenzarse el ciclo. A menudo, la variación del estado ecosistémico puede ser direccional, en el caso que la diferencia de estados entre el inicio y fin de cada uno de los ciclos sean de igual signo y guardan una cierta proporción de magnitud. Una tercera situación ocurre cuando las variaciones son irregulares no direccionales.

El origen de la ritmicidad del cambio de estado ecosistémico, no requiere necesariamente de una causa natural. La intervención antrópica sobre el sistema en eventos tales como cosecha o aplicación de estímulos tales como siembras, araduras, riegos u otros, le infringen una ritmicidad al sistema diferente de la que ocurriría en forma natural.

Los atributos de balance, estilo y periodicidad del sistema ecológico son en cierta forma, análogos a lo que en música se conoce como armonía, melodía y ritmo, respectivamente. Cualquiera que sea el sistema de que se trate, su estado debe reflejar una cierta aproximación o diferenciación en cada uno de estos atributos en relación al óptimo o satisfactum.

Ecosistema-origen

El ecosistema-origen corresponde al sistema completo, integrado al nivel de complejidad propio de la naturaleza, lo cual constituye su centro u origen. Es factible hacer una descomposición del ecosistema origen en cinco subsistemas, descomposición que, además de ser natural, sea exhaustiva y mutuamente excluyente. Estos

cinco subsistemas, son a la vez ecosistemas en otro nivel de integración.

El ecosistema-origen puede ser definido como la unidad ecológica básica, cuya complejidad es el producto de la integración de los siguientes subsistemas:

1 biogeoestructura (E_{b_i})
2 socioestructura (E_{h_i})
3 tecnoestructura (E_{n_i})
4 entorno (E_{e_i}) y
5 sistemas externos incidentes (E_{c_i})

constreñidos por un tipo de complejidad dado por la unidad de referencia. En base a lo anterior, el ecosistema se puede considerar como:

$$E_i^J = \{E_{bi}, E_{hi}, E_{ni}, E_{ei}, E_{ci}\}$$

tal que los componentes estén conectados entre sí de manera que el conjunto actúe como una unidad.

1) La biogeoestructura corresponde al recurso natural propiamente tal, donde se conjugan los componentes abióticos del sustrato y atmósfera en un solo sistema al integrarse con los componentes bióticos de la fitocenosis y zoocènosis.

2) La socioestructura, en cambio, corresponde al hombre organizado en estructuras sociales, culturales y políticas definidas. No es posible aislar al hombre dentro del contexto de la naturaleza, por lo cual intrínsecamente es una parte de ella. La naturaleza, a su vez, está contenida en el hombre como unidad socioestructural. Las situaciones dinámicas que gobiernan la evolución de los fenómenos naturales son básicamente las mismas de las que gobiernan la evolución del hombre y las sociedades (Thom, 1975).

3) La tecnoestructura es el componente del ecosistema origen caracterizado por los elementos tecnológicos generados por el hombre en base a la transformación de elementos naturales bióticos y abióticos, provenientes de la biogeoestructura. Esta transformación es, por lo tanto, fruto de la interacción entre socioestructura y biogeoestructura.

La interacción de la unidad socioestructural con el recurso natural genera estructuras y arquitecturas diferentes a las propias de cada uno de estos componentes, produciéndose de esta manera arreglos topológicos de baja probabilidad de ocurrencia en el recurso natural, sin la intervención del hombre. La transformación de la estructura y arquitectura de algunos componentes de la biósfera, diseñados bajo el alero del intelecto humano como elemento rector de la transformación del recurso natural genera, por lo tanto, las unidades tecnoestructurales.

El subsistema entorno representa al medioambiente externo del sistema, el cual incide necesariamente sobre éste. Sus atributos más obvios se refieren al deterioro ambiental provocado por contaminación, lo cual incide sobre los sistemas circundantes.

Los sistemas externos incidentes corresponden a las conexiones entre un sistema dado y los demás. Ningún ecosistema puede ser cerrado, es decir no tener flujos de materia, energía e información desde o hacia otros sistemas. De acuerdo a la magnitud de las conexiones externas en relación a las internas se tiene el grado de apertura del sistema.

El estado de cada uno de los subsistemas del ecosistema origen está definido por las mismas funciones dadas anteriormente. En otras palabras, E_{Bi} corresponde a:

$$\rho_b = \rho_b(\mathcal{E}_b, \beta_b)$$
$$\beta_b = \beta_b(\mathcal{E}_b, {}_b)$$
$$\wedge_b = \wedge_b(\sigma_b, \eta_b); \qquad \sigma_b\ (\eta_b)$$

y similarmente para cada uno de los demás subsistemas.

Valores y deberes

Un problema o una situación problemática existe cuando se experimenta una necesidad o demanda para mejorar a través de alguna clase de actividad o búsqueda de una situación existente hacia otra situación imaginada, una situación objetivo, que no puede ser alcanzada inmediatamente o por cualquier actividad habitual o automática (Nordbeck, 1971). No existe un criterio objetivo para determinar la existencia de un problema. Existe un problema, según Clark y Cole (1975) si se piensa que una situación es indeseable y se requiere de una acción con el propósito de mejorarla (Duek y Gastó, 1977).

Los tres atributos esenciales del ecosistema: armonía, estilo y periodicidad pueden presentarse en estado distinto del óptimo o igual a él. Armonía es un atributo propio del sistema que no puede ser modificado de acuerdo a algún objetivo antrópico. El estado del sistema ecológico debe presentar un grado de armonía o balance entre sus componentes y conexiones. La diferencia que pudiera existir entre el grado de balance natural en el estado en que se encuentra y su balance óptimo no depende de ningún criterio antrópico de optimización.

La periocïdad del sistema es también un atributo natural cuyo óptimo debe aproximarse a la maximización de la armonía del sistema. Tanto la periocidad como la armonía pueden ser modificadas alterándose los componentes o las conexiones o al variarse los lapsos entre los eventos del sistema.

El estilo de un sistema determinado, al contrario de los dos anteriores, puede variarse considerablemente de acuerdo a algún objetivo antrópico. Este objetivo está usualmente relacionado con la magnitud y atributos de los estímulos que se adicionan al sistema y de su respuesta. Dado que la respuesta del sistema es función tanto de los estímulos como de la arquitectura del sistema, es posible modificar a cualquiera de ellos o a ambos, con el fin de lograr una optimización antrópica de la respuesta.

Ello, sin embargo, no debe ser una decisión totalmente arbitraria, pues a nivel de la biósfera también debe existir un cierto grado de armonía y, por lo tanto, cualquier incremento de los estímulos aplicados a un ecosistema dado, debe provenir necesariamente de un incremento de la extracción o cosecha desde otros ecosistemas a los cuales, a la vez, se les puede en esta forma degradar, reduciendo así su grado de armonía. El incremento de la respuesta del ecosistema, provocada por un incremento descontrolado de los estímulos o por un cambio no armónico de su arquitectura puede provocar una concentración excesiva de residuos en la biósfera, situación que a la larga tienda a alterar la armonía propia de otros ecosistemas.

Las limitantes ecológicas al desarrollo del hombre en la biósfera deben tener su origen en algún criterio antrópico de optimización del estilo del ecosistema que no esté divorciado de la optimización de su armonía y periodicidad; como asimismo, de la mantención de la armonía que debe existir en el nivel superior de complejidad, el de la biósfera, lo cual tampoco debe ser deteriorado.

Los recursos naturales renovables constituyen el marco donde ha evolucionado y desarrollado la especie humana. Los diversos componentes y conexiones del sistema del recurso natural donde el hombre vive y del cual usufructa constituyen los bienes que son necesarios para su subsistencia. Algunos de los elementos del sistema son útiles a la especie. Otros, en cambio, se utilizan para modificar el hábitat, tendiente a una optimización del medio donde la especie se desarrolla. Un tercer grupo de elementos del ecosistema no son de beneficio directo para la especie, sino que cumplen funciones específicas en el sistema, que permiten su normal funcionamiento, lo cual es de beneficio antrópico.

La especie humana evolucionó como un componente más del sistema. Su dominio sobre la materia y energía le permitió apoderarse del nicho, hábitat y territorio de organismos de otras especies. Además, el crecimiento numérico de la especie, además del incremento de sus necesidades, ha ido elevando los requerimiento del recurso para satisfacer sus necesidades. Su capacidad de control sobre la materia y energía le permite cosechar elementos de los sistemas de recursos naturales de manera de satisfacer cualquier necesidad del grupo humano.

Algunos de los elementos que se retiran del sistema ecológico, con el fin de satisfacer necesidades del momento de la especie o de los individuos, constituyen componentes o conexiones vitales para el normal funcionamiento del sistema. Nace aquí, entonces, un conflicto de intereses entre la cosecha de elementos del sistema para satisfacer la especie y la preservación del recurso natural, que pretende mantener los elementos vitales del sistema natural para optimizar su funcionamiento.

La cosecha de los elementos esenciales del sistema es conflictiva con su normal funcionamiento. Mientras mayor es la intensidad de cosecha los beneficios directos para la especie se incrementan, pero, dado que el sistema se deteriora, los beneficios posteriores provenientes de su funcionamiento se reducen. En el caso que la cosecha sea máxima, el sistema se destruye completamente.

Nace, en esta forma, un conflicto natural entre agricultura y preservación. La agricultura centra su atención en la artificialización y cosecha antrópica del sistema, lo cual provoca cambios de estado del sistema. La preservación, a su vez, tiende a minimizar los cambios de estado del sistema, de manera de aproximarse al estado natural.

Dado que existe un conflicto de intereses entre el valor que tienen para la especie y los individuos, los diversos elementos retirados del sistema como cosecha y el valor de éstos como constituyentes del ecosistema, el cual a su vez es de beneficio antrópico, debe valorarse en alguna forma las decisiones que se tomen en torno a ello.

Existe una clara diferencia entre el valor de cambio de los bienes y su valor intrínseco, el primero de los cuales está regulado por la ley de la oferta y la demanda. Las modalidades de organización social, cultural y política de la especie humana ha tendido hacia una tergiversación del valor de cambio en relación a su valor intrínseco.

En el manejo de recursos naturales renovables debe tenderse a la optimización de los bienes con mayor valor para la especie, aunque circunstancialmente, por razones de oferta y demanda exista una distorsión en relación a su valor intrínseco. En el proceso de mejoramiento de la calidad de vida, debe buscarse mecanismos que permitan valorar los recursos naturales renovables en la magnitud del beneficio que de ellos se deriva para la especie. Cualquier tergiversación de ello, significa a la larga, una reducción de la calidad de vida.

De lo anterior nace la necesidad de ajustar el estilo de ecosistema a algún propósito antrópico. Frecuentemente el propósito de la optimización del sistema puede ser la maximización de la produc-

tividad. A menudo, el interés antrópico se centra en optimizar la estética del sistema con el fin de satisfacer ciertas necesidades antrópicas.

Cualquiera que sea el estilo de ecosistema, debe buscarse el establecimientos de un justo equilibrio entre su óptimo y los requerimientos antrópicos del momento y a largo plazo. La modernización de la agricultura debe plantearse sobre la base del valor antrópico de los recuros naturales y del efecto de la artificialización y preservación sobre la calidad de vida.

El deber ha sido definido como la obligación de ejecutar un acto de dejar de hacerlo, de realizar un valor o apartarse de un no-valor (Meringo, 1952). En el caso de los recursos naturales, las bases de su modernización deben estar contenidas dentro del valor del recurso. Las generaciones actuales, tienen el deber de compatibilizar el valor de los recursos con las necesidades antrópicas con el fin de optimizar la calidad de vida. La modernización de la agricultura, debe estar contenida dentro del marco de valores y deberes.

Bibliografía

Armijo T., R., Nava C. y J. Gastó C. 1976. *Fundamentos de transformación de ecosistemas.* Univ. Auton. Agraria Antonio Narro. Monog. Técnico-Científica 2: 1-57. Saltillo, Coahuila, México.

Ashby, W.R. 1960. *Design for a brain.* London. Chapman and Hal.

Becht, G. 1974. *Systems theory, the key to holism and reductionism.* Bio-Science 24: 569-579.

Bertalanffy, L. von. 1968. *General system theory.* George Baziller. N.Y.

Billings, W.D. 1952. *The environmental complex in relation to plant growth and distribution.* Quartely Review Biol. 27: 251-265.

Billings, W.D. 1968. *Las plantas y el ecosistema.* Herrero Hnos. S.A. México. 168 p.

Boulding, K.L. 1956. *General systems theory. The skeleton of science.* Management Science: 2: 198-199.

Boyle, C.L. 1954. *Mother earth.* Jour. of the Soil Assoc. 3.

Bunge, M. 1969. *La investigación científica.* Ariel. Barcelona. 995 p.

Browning, T.O. 1963. *Animal populations.* Hutschinson. London.

Cain, S.A. 1944. *Foundations of plant geography.* Harper & Bros. N.Y.

Caswell, H., H.E. Koening, J.A. Resh y Q. E. Ross. 1972. En: B.C. Patten (ed.) *Systems analysis and simulation in ecology.* Vol. 2. Academic Press, N.Y.

Distéfano, J.J., A.R. Stebberud y I.J. Williams. 1967. *Freedback and control systems.* Schaum Publisching Co., N.Y.

Elliison, L. 1949. *The ecological basis for judging condition and trend on mountain rangeland.* Jour. Forestry. 47: 787-795.

Evans, F.C. 1956. *Ecosystems. the basic unit in ecology.* Science, 123: 1127-1128.

Fosberg, F.R. 1963. *The island ecosystem.* In: *Man's place lin the island ecosystem.* Tenth Pacific Science Congress, Honolulu, Hawaii. 1961. Bishop Museum Press.

Forbes, S.A. 1887. *The lake as a microcosm.* Peoria Sci. Assoc. Bull. (Reprinted, Illinois Nat. Hist. Survey Bull. 15: 537-550. 1925.

Frank-Kamenetski, D.A. 1970. *El plasma, cuarto estado de la materia.* Editorial MIR. Moscú. 253.

Friederichs, K. 1930. *Die Grundfragen und Gesetz-masigkeiten der land und fortwirthshaftlichen Zoologie.* 2 vols. Berlin.

Gastó C., J. 1977. *Manejo del ecosistema como estrategia del desarrollo.* En, Orrego V., F. *Escasez mundial de alimentos y materias primas.* Inst. Estudios Internacionales, Universidad de Chile: 143-179. Universitaria, Santiago. Chile.

Gastó C., J., y Cañas C., R. 1975. *Modelo simulado de funcionamiento del ecosistema silvoagropecuario.* Univ. Autónoma Agraria Antonio Narro. Monog. Técnico-Científica 1: 1-71. Saltillo, Coahuilla, México.

Gastó C., J., Nava C., R. y Armijo T., R. 1976. *El ecosistema silvoagropecuario. Entificación y atributos.* Univ. Autónoma Agraria Antonio Narro. Monog. Técnico-Científica 2: 180-249. Saltillo, Coahuila, México.

Harre, R. 1960. *An introduction to the logic of the sciences.* MacMillan. N.Y.

Hartmann. 1960. *Ontología.* Siglo XXI. México.

Hutchinson, G.E. 1957. *Concluding remarks.* Cold Spring Harbor Symposium. 22: 415-427.

Jenny, H. 1941. *Factors of soil formation.* McGraw Hill Book Co. N.Y.

Klir, G.J. 1969. *An approach to general systems theory.* Van Nostrand Reinhold, N.Y.

Korshunov, Y.M. 1976. *Fundamentos matemáticos de la cibernética*. MIR. Moscú.

Levins, R. 1970. *Towards a theoretical biology*. En: Waddington, C.H. (ed) Drafts, Edinburgh Univ. Press.

Locker, A. 1973. *Systemogenesis as a paradigm for biogenosis*. En: Locker, A. (ed). *Biogenosis. evolution, homotasis*. A symposium by correspondence. Springer-Verlag. N.Y.

Maelzer, D.A. 1965a. *A discussion of componentes of environment in ecology*. J.Theroet. Biol. 8: 141-162.

Maelzer, D.A. 1965b. *Environment, semantics and systems theory in ecology*. J. Theoret. Biol. 9: 395-402.

Major, J. 1951. *A functional factorial approach to plant ecology*. Ecology 32: 392-412.

Mangenot, G. 1963. *The effect of man on the plant world*. In: *Man's place in the island ecosystem*. Tenth Pacific Science Congress, Honolulu, Hawaii. 1961. Bishop Museum Press.

Markus, E. 1926. *Naturkomplexe*. Sitzber. Naturforsh. Ges. Univ. Tartu 21: 79-94.

Mason, R.L., J.H. Langenheim. 1957. *Language analysis and the concept environment*. Ecology 38: 325-340.

Maynez del R.F., R. Armijo T. y J. Gastó C. 1975. *Clínica ecosistémica silvoagropecuaria. Fundamentos y metodología*. Monog. Técnico-Científica 1:72-136.

Nava C., R., Gastó C., y Armijo T., R. 1976. *Arquitectura ecosistémica. Fundamentos y génesis*, Univ. Autónoma Agraria Antonio Narro. Monog. Técnico-Científica 2:738-855. Saltillo, Cohuila, México.

Odum, E.P. 1972. *Ecosystem theory in relation to man*. En: Wiens, J.A. (ed) *Ecosystem structure and function*. Oregon State Univ. Press: 11-24.

Parin, V.V. y R.M. Baievsky. 1969. *Introducción a la cibernética y a la computación médicas*. Siglo xxi. México.

Patten, B.C. 1971. *A primer for ecological modeling and simulation with analog and digital computers*. En: B.C. Patten (ed). *Systems analysis and simulation in ecology*. Vol. 1. Academic Press, N.Y.

Pimentel, E., L.E. Hurd, A.C. Bellotti, M.J. Forester, I.N. Oka, O.D. Sholes y R.J. Whitman. 1973. *Food production and energy crisis*. Science 182: 443-449.

Reichenbach, A. 1973. *Filosofía científica*. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 334 p.

Simon, H.A. 1965. *General systems* 10: 63.

Sukachev, V.N. 1950. *Biogeozonose*. Bolshaia sovetskaia Entsiklopediia (great Soviet Encyclopedia) 5: 180-181. Moscú.

Tansley, A.G. 1935. *The use and abuse of vegetational concepts and terms*. Ecology 16: 284-307.

Udvardy, M.F.B. 1959. *Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche*. Ecology 40: 725-728.

West, N.E. 1964. *Contribution of plant synecology to pure and applied biology*. The Biologist. 46: 73-80.

III

REGULACION

Por lo general, en la naturaleza, en las mismas circunstancias, causas idénticas producen efectos idénticos.
A DE MERINGO, 1952

El manejo y utilización de recursos naturales requiere, para su optimización y comprensión, el descubrimiento y aplicación de los principios y leyes que regulan su funcionamiento. Las leyes de la naturaleza son las que regulan las relaciones entre los fenómenos y las causas que las rigen. Son leyes fijas, que el hombre no puede reformar por más que logre avances científicos y tecnológicos.

El conocimiento de las leyes y principios es fundamental en la regulación antropogénica del ecosistema. Sólo el conocimiento *a priori* de las relaciones entre los fenómenos y sus causas permite al hombre transformarse en un eficiente e inteligente manipulador de los recursos naturales. A pesar del interés general por conocer y estudiar los recursos naturales en una unidad o ecosistema, no existe aún una ciencia integradora bien desarrollada que permita predecir las relaciones de causa y efecto a través del empleo de principios, de leyes o de simples generalizaciones (Detwyler, 1971).

Desde hace mucho tiempo, el hombre ha comprendido el funcionamiento de la naturaleza, aunque sea de una manera incompleta y dejando un amplio margen de probabilidades, debido a la incidencia de lo desconocido. Uno de los objetivos de las ciencias silvoagropecuarias es precisamente estudiar en forma ordenada estas relaciones.

El descubrimiento de las leyes de la naturaleza constituye un proceso largo y complejo que involucra el conocimiento de los fundamentos de lógica, aplicados a problemas específicos. El método de las ciencias naturales es de naturaleza inductiva, ya que la biología es una ciencia empírica basada en la experiencia y en la experimentación (Becht, 1974). La búsqueda analítica de las relaciones de causa-efecto en circunstancias específicas o particulares, permite elaborar hipótesis o explicaciones provisorias del fenómeno. La repetición del fenómeno, bajo condiciones mediante las cuales se eliminan causas accesorias o impertinentes, que no demuestran conexiones con el efecto, permite transformar la hipótesis en una etapa más avanzada y probable de explicación, en tesis o teoría.

La teoría debidamente demostrada y capaz de servir de explicación en todos los casos en que se aplique se transforma en principio y, luego, en ley. Las leyes que regulan el funcionamiento de la naturaleza, a pesar de haber sido estudiadas intensamente no son de certeza absoluta, pues basan su aplicabilidad en la teoría de las probabilidades. Su origen inductivo, que va de lo particular a lo general, no les permite tener el valor de las leyes matemáticas y filosóficas, que son de aplicación universal y no se basan en la teoría de las probabilidades. Los profesionales del agro pueden hacer buen uso de las leyes o principios generales en la predicción de fenómenos idénticos (Meringo, 1952).

Las leyes y principios que se incluyen en este capítulo son sólo algunas de las enunciadas en ciencias silvoagropecuarias. Se han elegido e incluido debido a su naturaleza aplicada a problemas generales de regulación y funcionamiento. Otras leyes y principios se incluyen en capítulos específicos.

El funcionamiento y arquitectura de la naturaleza se rige por leyes específicas diferentes de las que regulan el primer nivel de integración o nivel de la materia y diferentes también de las que rigen al tercer nivel de integración o nivel del hombre organizado en la naturaleza o el recurso natural modificado. Otras leyes ecológicas, no discutidas en el presente trabajo, aparecen en el estudio de Dansereau (1966) en el de Watt (1973).

Factores limitantes

Ley del mínimo de Liebig.

La ley del mínimo, que tan frecuentemente se discute en las ciencias silvoagropecuarias, es el resultado de un largo proceso de estudio de los rendimientos y productividad agrícola. Los primeros vestigios de la ley se encuentran, según Browne (1942), en la obra del investigador suizo Saussure publicada en 1804, y en la del químico agrícola alemán Sprengel, en 1837. En 1855 Liebig, sin embargo, formuló la necesidad de adicionar el elemento más deficiente como una primera etapa tendiente a aumentar la productividad del ecosistema.

Originalmente, la ley del mínimo se consideró aplicable sólo a los cultivos y a los elementos nutritivos del suelo y del aire que regulan el crecimiento vegetal. De acuerdo con Hooker (1917), la definición más común, cuando el principio se aplica en sentido restringido, es la siguiente: el rendimiento de cualquier cultivo siempre depende del constituyente nutritivo que se encuentre al mínimo. En los años siguientes al trabajo de Liebig, luego de comprender el significado del principio en la resolución de problemas de productividad silvoagropecuaria, se clarificó y amplió su aplicación. Mayer en 1870 (1912), Blackman (1905), Hooker (1917) y otros autores indican que el principio se aplica a problemas físicos, químicos, geológicos y biológicos.

Los factores limitantes pueden ser los nutrientes de la planta, la luz solar, la permeabilidad de la membrana o cualquier otro factor que por estar en un nivel muy bajo limite la productividad (Hendriks *et al.*, 1960; Rivas y Espinoza, 1969). Incluso se llegó a aplicar a la guerra, diciéndose que la derrota de un ejército se debe a que existe algún factor limitante (Figura III-1).

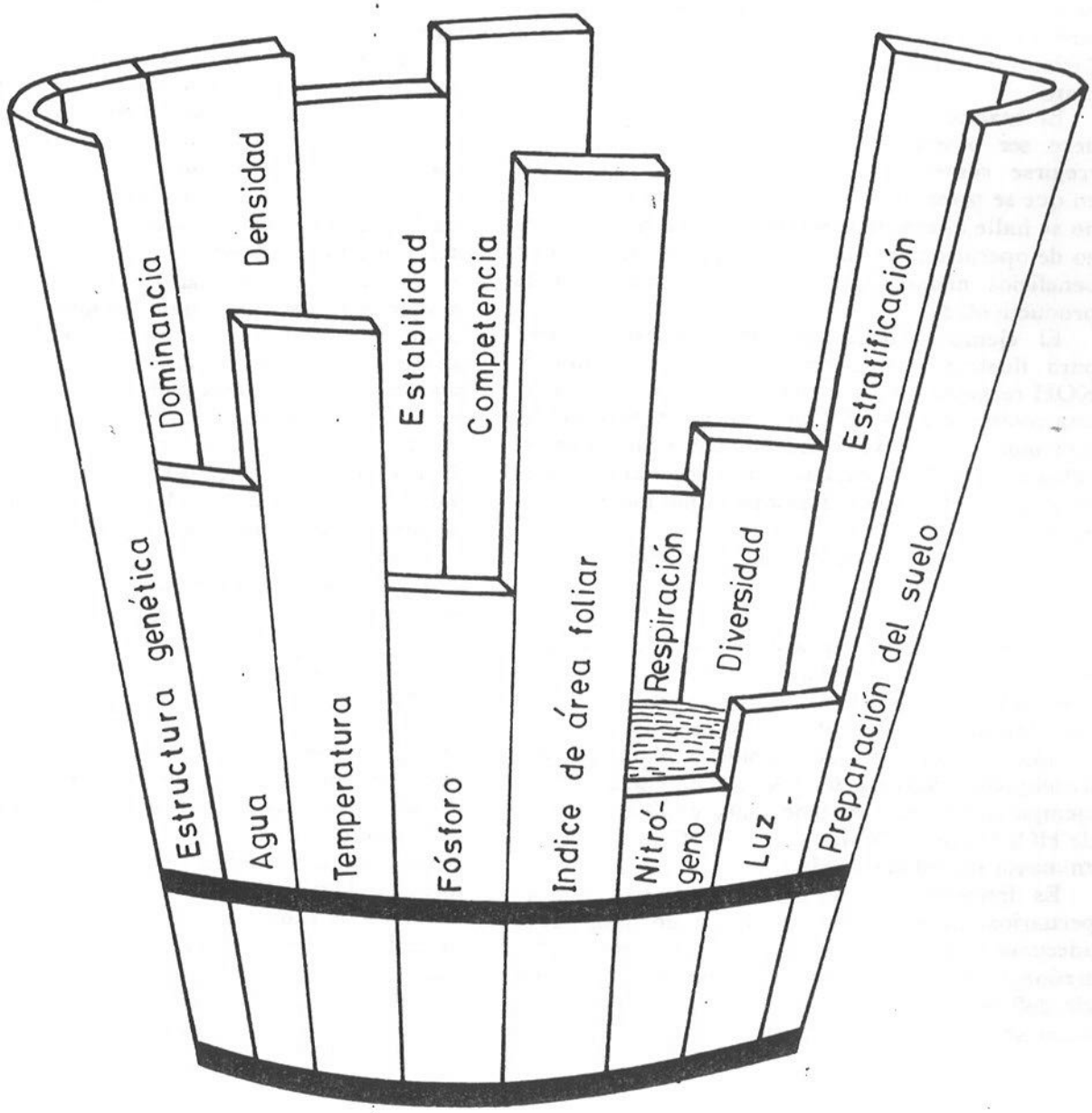


Figura III-1. *Representación gráfica de la ley del mínimo de acuerdo al estilo de presentación de la época en que se formuló.*

Este puede ser interno o externo al organismo, tales como temperatura, luz, suministro de agua, de anhídrido carbónico, contenido de clorofila, cantidad de alguna enzima, cantidad de malezas, algún nutriente mineral, época de siembra, permeabilidad de la membrana, densidad de plantas o cualquier otro factor que limite la productividad de la biocenosis. De allí, que el principio pueda enunciarse en la siguiente forma: cuando una cantidad depende de un número de factores variables y debe ser función de uno de ellos, la cantidad es aquella función que da el valor mínimo (Hooker, 1917).

Teóricamente, en problemas de productividad, se considera que existe un factor limitante. Si no existiera, la productividad expresada en términos de rendimiento por unidad de superficie sería

igual a infinito. Ello, sin embargo, no ocurre porque siempre aparece algún factor limitante.

Uno de los objetivos principales de las ciencias silvoagropecuarias es estudiar las limitantes, descubrir el factor que se encuentra al mínimo y corregir su deficiencia. Automáticamente, al eliminarse un factor que está al mínimo, aparece otro factor, originalmente de importancia secundaria, que empieza a presentarse como nuevo limitante.

El ataque a los problemas de productividad debe ser ordenado. Las deficiencias han de corregirse correlativamente, de acuerdo al orden en que se presenten. La corrección de un factor que no se halle al mínimo significa aumentar el esfuerzo de operación del sistema sin que se traduzca en beneficios materializados, en un aumento de la productividad.

El ejemplo citado por Hooker (1917) sirve para ilustrar esta afirmación: una molécula de KOH reacciona con una molécula de HCI y forma una molécula de KCI y otra de H_2O. Si sólo hay una molécula de KOH no importa cuantas moléculas más de HCI existan, pues el resultado final será que sólo puede formarse una molécula de KCI.

$$KOH + HCI \rightarrow KCI + H_2O$$

$$56{,}1\ g + 36{,}5\ g \rightarrow 74{,}6\ g + 18{,}0\ g$$

El término mínimo puede conducir a error si se le interpreta como sinónimo de la cantidad más pequeña. Mínimo, en realidad, significa el factor limitante que se halla en primer lugar evitando mayor productividad, debido a algún proceso incompleto, restringido por su carencia. En el ejemplo anterior, si se tiene 50,0 g de KOH y 36,5 g de HCLl el factor limitante es KOH, aunque existe en mayor cantidad que HCI.

Es frecuente, al manejar recursos silvoagropecuarios, no hacer un examen y un diagnóstico adecuados del ecosistema y que se recomienden erróneamente tratamientos destinados a corregir deficiencias que no son las limitativas. A menudo se observa, por ejemplo, en ecosistemas ganaderos donde la productividad de la pradera es bajísima y el ganado sufre obviamente de deficiencias alimenticias muy marcadas; que en lugar de corregir esta limitante se construya un nuevo galpón, se pinten los postes de la alambrada, se adquieran reproductores de pedigreé incapaces de sobrevivir en las condiciones de hambruna del ecosistèma, o se le proporcione medicinas al famélico ganado. No bastan las buenas intenciones, es necesario descubrir las limitantes y el ordenamiento correlativo, para luego recomendar tratamientos que eliminen las limitantes en la secuencia que les corresponda.

La interacción de dos o más factores ambientales limitativos cualesquiera sobre los componentes del ecosistema, puede ser mejor comprendida a través de la categorización de las situaciones y graficación del principio. Bouyer (1967) presenta tres situaciones diferentes. En una de ellas aparece un factor limitante predominante. En el segundo caso aparecen dos factores isolimitantes. Finalmente, existen otras situaciones donde la existencia de un factor provoca efectos depresivos sobre el otro (Figura III-2). La variable dependiente C, puede ser el rendimiento, la productividad o algún otro parámetro que defina el efecto.

La limitante de la producción puede ser la densidad de plantas, tal como ocurre en los resultados del estudio presentado en el Cuadro III-1. Cuando la densidad poblacional es de 45.000 individuos por hectárea, en el ejemplo citado, no se logran incrementos significativos en los rendimientos del maíz al agregar una fertilización fosfatada. Otro factor se encuentra operando como limitante en el orden correlativo, anterior al fertilizante; es la densidad de plantas, lo que debe ser elevado para poder así incrementar el rendimiento. En esta forma se logra aumentar de 11,1 ton/ha con 45.000 ind/ha a 13,2 ton/ha, por el sólo hecho de elevar la densidad a 75.000 ind/ha. La corrección de la segunda limitante, luego de corregida la primera, significa aumentar el rendimiento a 16,0 ton/ha. Por el solo hecho de aplicar el fertilizante por cons-

Cuadro III-1. *Efecto de la aplicación de fósforo en los rendimientos de maíz con dos densidades poblacionales, en Santiago (INIA, 1972).*

Densidad	*kg/ha de P_2O_5*		*Efecto del P_2O_5*
	0	300	
ind/ha			
45000	11,1	11,3	+ 0,2
75.000	13,2	16,0	+ 2,8
Efecto de la densidad	+ 2,1	+ 4,7	Interacción + 2,6

tituir la limitante, se logró un aumento de 2,8 ton/ha. En el caso de constituir la segunda limitante, sin antes haber eliminado la primera, no hubo efecto del fertilizante, pues sólo se incrementó de 11,1 ton/ha a 11,3 ton/ha, diferencia que sólo puede atribuirse al error experimental.

El estudio de Holland, Street y Williams (1969) presenta también resultados positivos que demuestran el efecto de la eliminación de una limitante en la productividad de la pradera. La aplicación del fertilizante fosforado aumentó la productividad de materia seca de 717 kg/ha a 4301 kg/ha. Las etapas operativas del factor limitante dentro del sistema, y la interpretación de su acción pueden dar lugar a discusiones que no corresponde considerar en el presente capítulo. Posiblemente, la limitante inmediata es la cantidad de nitrógeno disponible, lo cual regula la producción de materia seca de la fitocenosis. La aplicación de fósforo sólo estimula a la leguminosa, la cual, a su vez, sintetiza mayor cantidad de nitrógeno y éste es el responsable del mayor crecimiento de la pradera (Cuadro III-2).

Cuadro III-2. *Efecto de la aplicación de fósforo en la productividad de materia seca y de nitrógeno proteico, en praderas de secano dominadas por* Medicago hispida *(Holland, Street y Williams, 1969).*

Aplicación de Fósforo	*Productividad*	
	Materia seca	*Nitrógeno*
kg/ha	..... kg/ha	
0	717	9
119	4301	93

La aplicación de un tratamiento para corregir una limitante puede ser una demostración empírica que certifique la exactitud de la hipótesis de un estudio. Tollenaar (1969) planteó la hipótesis que el factor limitante, o agente causante de la pudrición de la flecha del pino insigne *(Pinus radiata),* era la deficiencia de boro (Cuadro III-3). La aplicación foliar de boro se hizo con el objeto de corregir la limitante y de demostrar la hipótesis. El boro aplicado en esa forma no tuvo un efecto marcado en la corrección del síntoma. Ello podría conducir a errores de interpretación de los resultados y concluirse que el boro no es el agente causante de la deficiencia o factor limitante. La aplicación de boro al suelo rechaza la hipótesis y confirma que la pudrición de la flecha está ligada con las disponibilidades de boro, pues el porcentaje de árboles con pudrición disminuyó de 80,0% a 0,0% luego de la aplicación.

Los resultados del estudio en Vicens y Joustra (1967), demuestran que durante el primer año del estudio de praderas de secano, el factor limitante fue la fertilización, ya que no hubo diferencias marcadas entre la pradera natural y la artificial, cuando éstas recibieron la fertilización adecuada (Cuadro III-4). En las condiciones ambientales donde se hizo el estudio, alguna otra limitante, posiblemente climática o de la etapa sucesional, impidió que se materializara el efecto en el incremento de la productividad, al transformar la pradera natural en artificial. Al año siguiente, en cambio, esa limitante desapareció, pues se produjo un incremento de 89 kg/ha al fertilizar la pradera natural y de 334 kg/ha al reemplazar la pradera natural por una artificial. Las condiciones climáticas, la etapa sucesional de la biocenosis o algún otro efecto, pueden haber causado que la segunda limitante aparecida en el primer año del estudio, haya pasado a un tercer lugar al año siguiente.

Cuadro III-3. *Crecimiento y pudrición de flechas de* Pinus radiata *y efecto de la aplicación de boro (Tollenaar, 1969).*

Tratamiento	Crecimiento anual de la flecha	*Arboles con síntoma de pudrición*		
		Artes de aplicación	*Después de aplicación*	
			7 meses	*12 meses*
	cm	..... %		
Sin boro	28,0 ± 13,7	91,3	65,1	1,3
Aplicación foliar de boro	39,4 ± 14,1	76,0	44,0	76,0
Aplicación de boro al suelo	68,4 ± 24,4	80,0	0,0	0,0

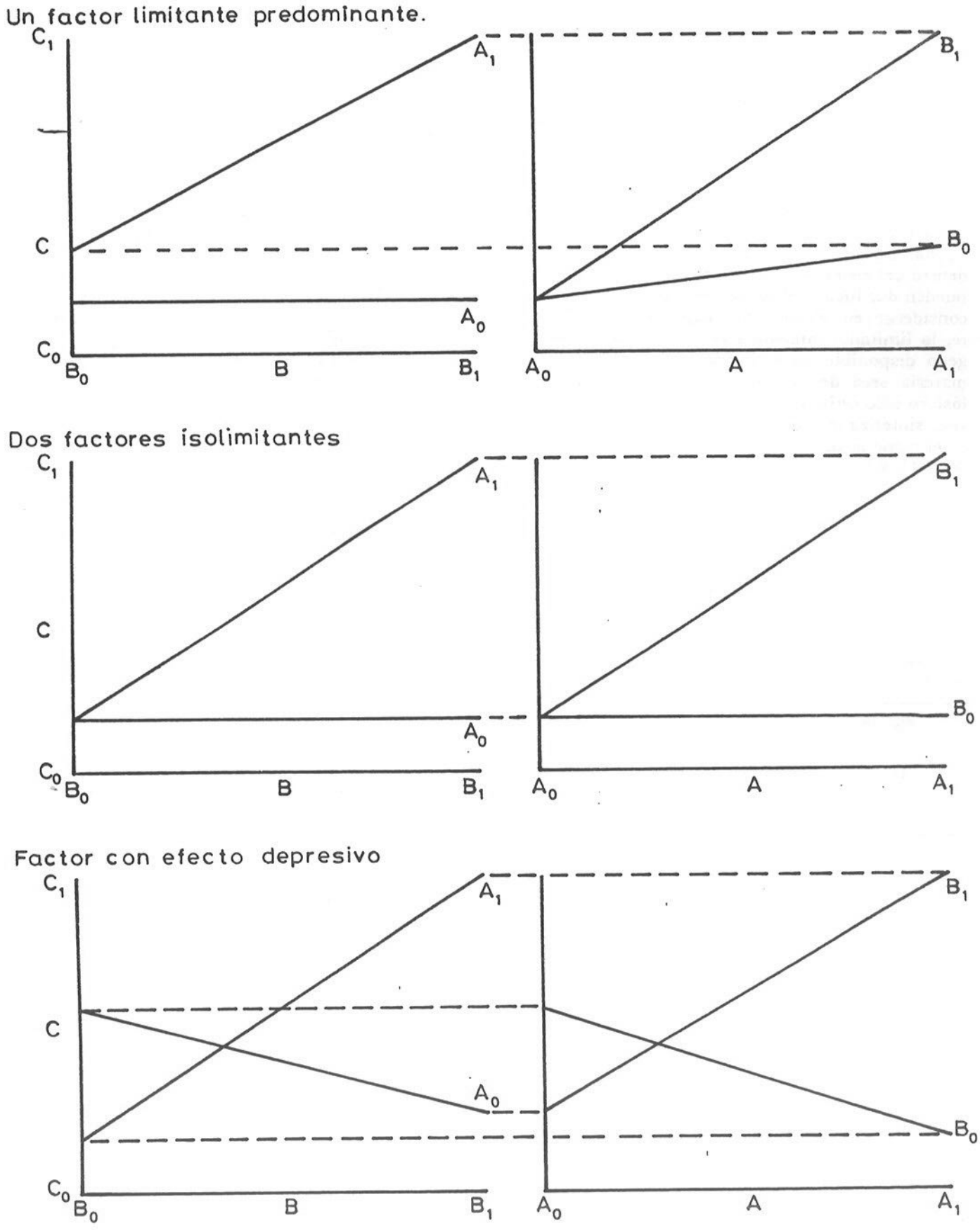


Figura III-2. *Respuesta ecológica a la aplicación de factores correctivos de deficiencias en tres situaciones diferentes, según Bouyer (1967).*

Cuadro III-4. *Ganancia de peso vivo en kg/ha obtenida en tres tipos de praderas, en Concón (Vicens y Joustra, 1967).*

Tipo de pradera y fertilización	*Año*	
	1965	*1966*
	.... kg/ha	
Pradera natural sin fertilizar	187	189
Pradera natural + 230 kg/ha de P_2O_5	312	278
Trifolium subterreneum (Trébol subterráneo) *Phalaris tuberosa* (Falaris) + 230 kg/ha de P_2O_5	313	523

Como un último ejemplo de factores limitantes puede citarse a la utilización de la pradera por el ganado (Cuadro III-5). La baja o alta natalidad de las especies forrajeras se debe a la utilización de la pradera, que hace que algunas aumenten su natalidad mientras otras disminuyen. La aplicación de fertilizantes o de algún otro tratamiento para mejorar la pradera, si no va acompañada del manejo y utilización adecuada de éstas no puede producir el efecto esperado en el mejoramiento sinecológico.

Cuadro III-5. *Natalidad media de plántulas de algunas especies pratenses perennes en Arizona (Canfield 1957).*

Especie	*Utilización pratense*	
	Utilizada	*No utilizada*
	... plántulas m^{-2} año^{-1} ...	
Especies primarias		
Heteropogon contortus	2,3	6,9
Bouteloua eriopoda	2,8	6,4
B. curtipendula	3,9	5,0
Lycurus phleoides	6,2	3,1
B. hirsuta	2,9	3,1
Aristida lamulosa	2,6	2,4
Trichachne californica	0,9	0,5
Especies secundarias		
B. rothrockii	29,0	15,7
Hilaria belangeri	23,6	11,2
B. chondrosioides	12,6	7,8
B. filiformis	11,9	5,2

El problema de la corrección de limitantes puede ser enfocado desde diversos ángulos. Gandarillas, Acevedo y García (1969), estudiaron el problema de la productividad del maíz en la provincia de Santiago. La limitante, de acuerdo al planteamiento de los autores, podría posiblemente deberse a alguno de los 22 factores analizados, que actuando independientemente o en conjunto regulan la productividad del sistema (Cuadro III-6). El o los factores limitantes pueden ocasionalmente ser reemplazados total o parcialmente por otros lo cual permite que la población se desarrolle en ambientes donde la magnitud del factor, de otra manera, no le permitiría desarrollarse (Rübel, 1935).

La clasificación y la diferenciación entre factores permanentes y controlables es de por sí arbitraria. No existen factores no controlables o

Cuadro III-6. *Factores permanentes y controlables en el cultivo del maíz según Gandarillas, Acevedo y García,* 1969.

Factor	*Denominación*	*Controlabilidad*
Rendimiento	y_1	Efecto
Densidad de plantas por hectárea	x_1	Controlable
Profundidad del suelo	x_2	Permanente
Drenaje del suelo	x_3	Permanente
Fertilización nitrogenada	x_4	Controlable
Fertilización fosfatada	x_5	Controlable
Nitrógeno nítrico del suelo	x_6	Permanente
Fósforo asimilable del suelo	x_7	Permanente
Potasio asimilable del suelo	x_8	Permanente
Porcentaje de materia orgánica del suelo	x_9	Permanente
Porcentaje de arcilla más limo del suelo	x_{10}	Permanente
Conductividad eléctrica del extracto saturado	x_{11}	Permanente
Reacción del suelo (pH)	x_{12}	Permanente
Densidad aparente del suelo	x_{13}	Permanente
Capacidad de uso	x_{14}	Permanente
Tiempo entre primera labor y siembra	x_{15}	Controlable
Número de labores	x_{16}	Controlable
Fecha de siembra	x_{17}	Controlable
Distancia entre hileras	x_{18}	Controlable
Cantidad de pesticida al suelo	x_{19}	Controlable
Ataque de gusano a la mazorca	x_{20}	Controlable
Número de labores de control de malezas	x_{21}	Controlable
Control de humedad del suelo	x_{22}	Controlable

permanentes, pues cualquier factor puede ser modificado. El esfuerzo requerido en la transformación de los factores permanentes o el tiempo necesario para que ello ocurra sobrepasa a menudo, los límites del esfuerzo aplicables en la resolución de problemas agrícolas. Los factores que se denominan controlables son los de más fácil corrección. Una forma de evitar que los factores permanentes afecten o interfieran con un cultivo, es la introducción en los ambientes que presenten las características adecuadas, de adaptación a los requerimientos de la especie, variedad o ecotipo.

Los valores presentados en el Cuadro III-7 provienen del mismo estudio y corresponden a las parcelas fertilizadas con 217 kg/ha de N y 141 kg/ha de P_2O_5. Los resultados de los análisis de cada uno de los factores se clasifican en tres categorías: bueno, regular y malo.

Los valores de las regresiones múltiples más importantes y de sus coeficientes de correlación aparecen en el Cuadro III-8. Los resultados del estudio indican que algunos valores tienen mayor incidencia en la regulación de los rendimientos. Los factores controlables más importantes son el déficit hídrico, el tiempo transcurrido entre la primera labor y la siembra, la fecha de siembra y la distancia entre hileras. Los factores permanentes que mayor incidencia tienen en los rendimientos son la conductividad eléctrica del extracto de saturación, el drenaje y la profundidad del suelo.

Ley del mínimo y del máximo o ley de los factores limitantes

Cualquier factor biocenósico comenzado con un límite inferior o mínimo, aumenta la capacidad productiva con cada incremento en la intensidad o cantidad hasta un cierto valor óptimo y desde ese punto, sin embargo, al continuar aumentando el factor activo, la capacidad productiva disminuye consistentemente, hasta que el aumento se hace insignificante o la biocenosis es completamente

Cuadro III-7. *Rendimiento y factores más importantes que afectan al maíz en parcelas fertilizadas con dosis de 217 kg/ha de nitrógeno y 141 kg/ha de fósforo (Gandarillas, Acevedo y García, 1969).*

Rendimiento qq/ha	*Densidad plantas* por ha	*Drenaje* *	*Conductividad* mmhos/cm^2	*Días desde rotura a siembra* días	*Profundidad suelo* **	*Déficit hídrico* ***	*Fecha siembra* ****	*Ataque* Helio this %	*Distancia entre hileras* m
142	48.438	3	1,7	190	3	0,0	26	30	1,0
126	50.500	3	1,1	181	3	0,0	6	80	1,0
124	52.188	3	1,9	72	2	0,0	17	20	1,0
118	40.972	2	0,7	79	2	0,0	4	40	1,0
114	57.500	3	1,2	33	2	0,0	24	15	1,0
114	41.563	3	1,3	77	1	1,5	0	50	1,0
112	39.062	3	0,7	137	3	0,9	17	70	1,0
110	37.672	2	1,2	24	3	0,0	5	80	1,0
108	43.322	1	0,2	50	2	0,0	15	55	0,8
104	58.571	1	1,6	146	2	1,6	10	80	0,7
104	55.448	3	0,5	30	3	1,9	5	70	1,0
103	50.391	3	1,6	37	1	1,5	2	80	0,8
100	39.063	3	0,7	37	1	0,0	28	60	1,0
100	37.813	1	1,4	35	2	1,7	41	80	1,0
98	41.358	3	1,5	76	3	2,4	0	90	1,0
93	27.813	3	1,5	107	3	0,0	21	40	1,0
93	36.250	2	1,1	78	3	2,9	53	85	0,8
88	35.157	2	1,9	35	3	2,8	75	90	0,8
86	51.563	3	1,5	33	3	3,3	25	90	1,0
82	27.500	2	1,9	47	3	4,6	8	60	0,8
78	43.666	1	0,7	62	3	5,3	35	100	0,8
74	44.933	3	2,4	63	2	0,0	29	35	0,8
69	29.063	3	2,1	60	3	6,7	29	80	1,0
67	33.125	3	1,8	20	3	6,5	66	80	1,0
64	37.813	3	1,1	58	3	7,9	29	100	0,8
60	34.688	2	1,3	30	3	8,0	36	100	0,8
58	20.313	3	0,9	129	3	0,0	9	25	0,8
54	39.179	2	3,9	48	3	9,1	5	45	0,8
52	32.188	2	0,8	15	3	9,3	25	100	0,8
51	30.625	3	0,7	53	1	9,5	28	55	0,8
48	19.375	1	3,4	21	1	0,0	57	75	0,8
47	26.364	3	3,9	35	1	0,0	5	80	0,8
46	35.625	3	0,6	70	3	0,0	35	15	0,8
44	18.214	3	0,8	90	1	10,3	33	90	0,8
43	34.063	2	1,5	62	3	9,8	22	100	0,8
42	23.438	1	5,0	26	1	0,0	51	100	0,8
20	10.000	1	1,5	20	1	0,0	25	100	1,0

* 1, malo; 2, regular; 3, bueno.
** 1 = 0,4 m; 2 = 0,4 m-0,8 m; 3 > 0,8 m.
*** Días entre emergencia y bandera floral con bajo porcentaje de marchitez permanente, en los 30 cm., superiores del perfile edáfico.
**** Días a partir del 15 de octubre.

Cuadro III-8. *Regresiones múltiples más importantes y sus coeficientes de correlación (r) y de determinación (r^2) en las parcelas fertilizantes con 217 kg/ha de N y 141 kg/ha de P_2O_5 (Gandarillas, Acevedo y García, 1970).*

Factores considerados	r	r^2
$y = f(x_1, x_2, \ldots\ldots x_{22})$	0,851	0,724
$y = f(x_1, x_2, x_3, x_{11}, x_{15}, x_{17}, x_{19}, x_{21} x_{22})$	0,817	0,667
$y = f(x_1, x_2, x_3, x_{11}, x_{15}, x_{17}, x_{19}, x_{20}, x_{21}, x_{22})$	0,806	0,654
$y = f;(\bar{9}x_2, x_3, x_6, x_7, x_8, x_9, x_{10}, x_{11}, x_{12}, x_{13})$	0,547	0,299

destruida en el límite superior o máximo (Wollny, 1891). Esta ley es sólo una ampliación de la ley del mínimo, en la cual la limitante al crecimiento puede ser cualquier factor que se halle en exceso o en defecto. Se le denomina frecuentemente ley de los factores limitantes (Billings, 1968).

Algunos de los factores limitantes más importantes que pueden ser modificados o controlados en sistemas silvoagropecuarios son la estructura genética de las poblaciones de plantas y animales, la época de siembra, de encaste, de control de malezas, de cosecha, la cantidad de nutrientes del suelo, de nutrientes y alimentos del ganado, la cantidad de agua y de energía disponible, malezas, densidad y ordenamiento poblacional, carga animal, labores de cultivo, porosidad del suelo, drenaje, insectos y otras pestes, grado de preparación del suelo para los cultivos, métodos de siembra, rotaciones y varios otros.

En el Cuadro III-9 se presenta un estudio del efecto de la dosis de nitrógeno en el rendimiento del maíz, en Bajío, México. El análisis de los resultados del estudio no puede hacerse de una manera simplista, en el cual sólo se considere al elemento ensayado. Por tratarse de condiciones de secano, además del nitrógeno, se ha de presumir que las disponibilidades hídricas pueden operar como factor limitante. Sin embargo, otros factores adversos pueden limitar la productividad, entre los cuales se cita el ataque de *Helmintosporium turcium* y el exceso de humedad del suelo.

El análisis de las relaciones de causa-efecto en el estudio de factores limitantes no puede hacerse esperando efectos idénticos cada vez que se adiciona o sustrae un mismo recurso con el objeto de eliminar la deficiencia o el exceso. El ecosistema es más complejo, por lo cual, puede esperarse que una misma causa produzca efectos diferentes,

Cuadro III-9. *Dosis de nitrógeno en el rendimiento de maíz de secano en Bajío, México (Rockefeller Foundation, 1964).*

Experimentos	*Dosis de nitrógeno kg/ha*			
	0	*40*	*80*	*120*
	..... ton/ha			
Media de 22 experimentos	1,08	2,14	3,08	3,71
Media de 12 experimentos sin efectos adversos	1,16	2,47	3,65	4,41
Media de 3 experimentos severamente afectados por sequía	1,71	2,26	2,13	2,28
Media de 5 experimentos afectados por *Helmintosporium turcium*	0,53	1,41	2,47	3,13
Media de 2 experimentos severamente afectados por un exceso de humedad edática	0,89	1,04	1,78	2,54

de acuerdo a las circunstancias de aplicación de la causa. Es necesario conocer y analizar el complejo ecológico o ecosistema en su conjunto, antes de pretender hacer predicciones de validez general.

La capacidad de habilitación de suelos de las naciones en desarrollo ha sido, durante mucho tiempo, la limitante principal al incremento de la productividad. La superficie susceptible de ser cultivada o utilizada en explotaciones agropecuarias, no ha sido la limitante al incremento de la productividad agrícola del macroecosistema. Sólo durante los últimos años, la superficie disponible para ser utilizada en producción agrícola se ha copado, en varias de las naciones en desarrollo, tales como Chile, Argentina y Uruguay. La única alternativa que se presenta en la actualidad para esas naciones es el incremento de la productividad en términos de rendimiento por unidad de superficie.

Las naciones en desarrollo no están aún íntegramente capacitadas para utilizar esta nueva estrategia. Para ello se requiere de un nivel tecnológico superior, de mayor cantidad de profesionales, de mayor número de especialistas en las diversas áreas de la producción silvoagropecuaria, de agricultores más especializados y capaces de tecnificar la agricultura, de estaciones experimentales, bibliotecas y publicaciones de extensión que reduzcan al mínimo las barreras existentes entre el conocimiento científico y la aplicación de la ciencia a problemas de producción.

Mucho se ha hecho durante las últimas dos décadas en algunas de las naciones latinoamericanas para eliminar las limitaciones tecnológicas que impiden el mayor desarrollo agrícola. Los frutos de este esfuerzo comienzan a vislumbrarse, y en un futuro cercano las naciones que hayan tomado acciones positivas para salir del subdesarrollo, sobrepasando las barreras tecnológicas, verán coronados sus esfuerzos con el incremento de la productividad de sus recursos naturales. Las otras naciones, aquéllas que hayan asignado prioridades a quimeras políticas mal fundamentadas y a promesas de oportunistas, continuarán deambulando en el subdesarrollo, la ignorancia y la miseria.

El Cuadro III-10 presenta los resultados de las estrategias de desarrollo aplicadas en naciones desarrolladas versus la aplicada en el resto del mundo. En las primeras, el incremento de la producción se logró mediante el aumento de la productividad por unidad de superficie; mientras que en las otras se logró por medio de superficie cultivada.

El factor limitante puede también, por ejemplo, afectar la capacidad de almacenamiento de nieve en los bosques localizados en cuencas productoras de agua. La cantidad y distribución de árboles en el bosque afectan la capacidad y densidad de almacenamiento de nieve y a la cosecha de agua de la cuenca. Los resultados de un estudio presentado por Love (1952), indican que el almacenamiento de nieve aumentó en 20,1% al cortar fajas alternadas del bosque, en 23,4% al seleccionar

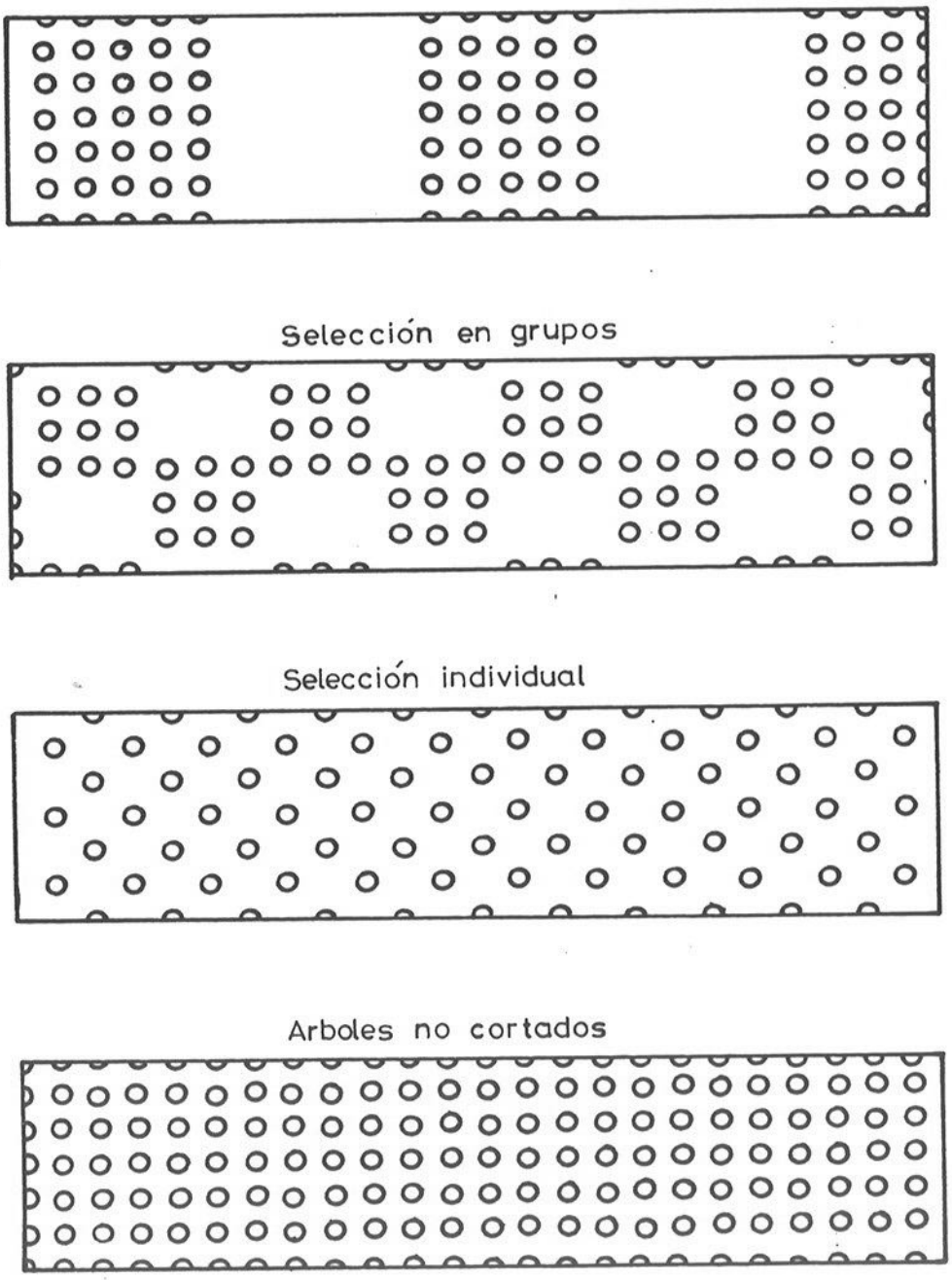
Cuadro III-10. *Indices de producción de granos, área cultivada, rendimiento y producción per cápita en las naciones desarrolladas y en aquellas en vías de desarrollo (Brown,* 1965).

Región	*Atributo*	Año	
		1934-38	1960
		... % ...	
Desarrollada (Norteamérica, Europa, Oceanía)	Producción de granos	100	151
	Superficie con granos	100	100
	Rendimiento	100	151
	Población	100	120
	Producción per cápita	100	126
Menos desarrollada (Asia, Africa, América Latina)	Producción de granos	100	142
	Superficie con granos	100	132
	Rendimiento	100	108
	Población	100	146
	Producción per cápita	100	97

grupos de árboles y en la misma cantidad al seleccionar árboles individualmente (Figura III-3).

Taylor (1934) reenunció la ley del mínimo de Liebig para explicar la distribución de las especies animales en la siguiente forma: cuando se encuentran presentes una multiplicidad de factores y sólo uno se encuentra cerca del límite de tolerancia, ese factor es el controlador.

Al estudiar la distribución de las especies, si se desea lograr el máximo de progreso, debe estudiarse la distribución en los ambientes extremos o marginales. Las condiciones extremas son de mayor significación para el organismo que las medias o condiciones normales donde el organismo se desarrolla.



	Aumento	Cosecha de agua
	%	mm
Selección en fajas	20,1	387,5
Selección en grupos	23,4	388,6
Selección individual	23,4	388,6
Arboles no cortados	0	315,0

Figura III-3. *Influencia de los métodos de cosecha forestal en el almacenamiento de nieve en cuencas hidrográficas productoras de agua (Love,* 1960*).*

Principio desencadenador

La eliminación de limitantes ambientales ocasiona, en forma directa o inmediata, mayor desarrollo de los organismos afectados, pero en forma indirecta o mediata, otros cambios ambientales debido al mayor desarrollo de los organismos. Todos estos cambios ambientales generan condiciones más favorables para otros organismos que logran así establecerse y desarrollarse, eliminando posteriormente a los primitivos organismos residentes en el medio (Billings, 1968).

El principio desencadenador da las bases para interpretar la aplicación de tratamientos correctivos a las limitantes ecológicas del sistema. La corrección de las deficiencias no sólo soluciona directamente el problema, sino que origina una serie de cambios en cadena que conducen finalmente a provocar transformaciones holocenósicas. De allí que debido a este efecto multiplicador de los efectos inmediatos que se van provocando en etapas sucesivas, finalmente se solucionen otros problemas no considerados en el diagnóstico original.

El principio desencadenador combina la ley de los factores limitantes con el principio de integración. Expresa que la corrección de las deficiencias limitativas al funcionamiento intensivo de un sistema ecológico no sólo corrige la deficiencia, sino que transforma el sistema en su conjunto, de acuerdo al principio de la integración. Ello significa que las transformaciones adaptativas al biotopo transformado son integrales, por lo cual se involucra migraciones, respuesta morfogénica, evolución y sucesiones. En el caso de sistemas antropogénicos se incluye además, la selección por productividad y calidad.

Un ejemplo aclaratorio de este principio es el del euro *(Macropus robustus)*, uno de los canguros que habitan en los cerros y roqueríos del interior de Australia. Su abundancia aumentó considerablemente en el distrito de Pilbara en la región noroccidental de Australia, cincuenta años después de la introducción de los ovinos, en 1880. La región de Pilbara consta de una planicie arenosa, donde existen cerros bajos y afloramientos graníticos, en un clima caluroso y semiárido. La vegetación original estaba constituida por forrajes más nutritivos y de arbustos palatables que crecían en las orillas de los ríos y en los valles, y no del coirón que actualmente domina las praderas (CSIRO, 1972).

La falta de agua impedía que el canguro se alimentara extensamente de la vegetación original e, incluso, que llegara a sobreutilizarla. Con la introducción del ovino se eliminó esta limitante, pues se incrementaron los abrevaderos para ovinos, los cuales fueron también utilizados por el marsupial; lo cual significó un gran incremento del canguro en las planicies y valles. La pradera, se deterioró, inicialmente, debido al pastoreo del ovino y posteriormente por el aumento de la presión del pastoreo marsupial. La presión selectiva sobre las especies más palatables y nutritivas originó una retrogradación de la pradera, disminuyendo en esta forma las especies deseables y aumentando considerablemente los coirones, o pastos duros, y otras invasoras y las especies menos deseables. Ello favoreció considerablemente al canguro, pues la evolución en su hábitat de origen lo ha adaptado a ambientes pratenses donde la especie menos palatable es la dominante.

La introducción accidental de la temida mosca mediterránea *(Ceratitis capitata* Wied.) al Oasis de Pica, en el desierto de Atacama en 1963, es otro ejemplo donde se aplica el principio desencadenador. Ante la introducción de la plaga, las autoridades del Ministerio de Agricultura se vieron obligadas a tomar todas las medidas necesarias para erradicarla antes que se extendiera al resto del territorio del país. La erradicación no selectiva de la plaga, trajo como consecuencia la destrucción paralela, pero involuntaria, de los controles biológicos naturales de otras plagas que mantenían el equilibrio en el delicado ambiente insular del oasis (Rojas, 1967). El resultado de ello fue la eliminación de la limitante natural y, consecuentemente, el desarrollo de las plagas de la más variada naturaleza.

Aparecieron conchuelas *(Cocus hesperidum* L., *Saissetia oleae* Bern.*)*, chanchitos blancos *(Plancocus citri,* Risso y *Pseudococus gahani* Green.*)*, pulgones *(Aphis spiraecola* Patch.) y conchuela acanalada *(Iceria purchasi* Mask.*)*. No fue posible lograr que otras limitantes artificiales, como los pesticidas, pudieran hacer una labor tan eficiente como el control natural que existía antes de la aplicación de los insecticidas.

Se enviaron a Pica controles biológicos tales como *Hippodamia convergens* Guer., *Chrysopa carnea* Stephens, *Metaphycus helvolus* (Comp.) y *M. lounsburyi* How., *Cryptolaimus montrouzieri* (Mulz), *Leptomastidea abnormis* Gir., *Eriopis connexa* Germ. y varios otros, con lo cual la situación mejoró considerablemente.

Ley del óptimo

Para producir más, la planta o el animal es capaz de utilizar el factor de crecimiento que ocurra en cantidad mínima en la proporción que los otros factores de crecimiento ocurran en su valor óptimo (Liebscher, 1895).

La productividad de la biocenosis está regulada por el factor limitante que se encuentre en un nivel mínimo o máximo, pero el resultado final depende también de los otros factores, que no se encuentren al mínimo. Expresado en otros términos, significa que la relación de causa-efecto

de un factor en relación a la productividad, es diferente de acuerdo al grado de optimización de los demás factores.

El estudio del efecto de un factor sobre una biocenosis puede hacerse siguiendo dos criterios diferentes. En un caso, el resto de los factores se optimizan y, en el otro, se mantienen en su nivel normal. La metodología es diferente en los dos casos y el resultado final también lo es. Si se desea estudiar el efecto de un factor a, b, c, y e, puede hacerse siguiendo dos técnicas diferentes. Una de ellas es la del factor presente y la otra es la del factor que falta. Los tratamientos en la técnica del factor presente serían:

1. testigo sin adición de ningún factor;
2. tratamiento testigo con adición de a;
3. tratamiento testigo con adición de b;
4. tratamiento testigo con adición de c;
5. tratamiento testigo con adición de d;
6. tratamiento testigo con adición de e.

El estudio de acuerdo a la técnica del factor que falta o faltante sería:

1. testigo completo adicionándose simultáneamente los factores a, b, c, d, e;
2. tratamiento completo menos a;
3. tratamiento completo menos b;
4. tratamiento completo menos c;
5. tratamiento completo menos d;
6. tratamiento completo menos e;
7. testigo sin adición de ningún factor.

En el primer caso, sólo se miden los efectos individuales del factor con las interacciones con los otros factores que se hallan en nivel deficitario. En el segundo caso, la sustracción del factor no sólo significa la eliminación de su efecto directo sino que simultáneamente, el de todas sus interacciones con los demás factores. En investigación agrícola es preferible, en general, emplear la técnica del factor faltante, pues proporciona una respuesta más completa.

El diagrama de fertilidad del suelo siguiendo el método propuesto por Schenkel, Pino y Floody (1971) y Schenkel (1971) presentado en la Figura III-4, permite conocer la velocidad de agotamiento de las disponibilidades del nutriente. La velocidad queda representada por la pendiente de la recta.

El diagrama permite también determinar la fertilidad del suelo en un momento determinado y mide el grado de deficiencia de nutrientes; el que equivale al índice de rendimiento cuando la producción de materia seca es cero. La fertilidad potencial se define como aquella que tiene un índice de rendimiento igual a 100.

El grado de urgencia o el orden correlativo de limitación de la productividad, queda claramente presentado en el diagrama de productividad. Asimismo, se presenta la participación que le corresponde a cada nutriente como limitante de

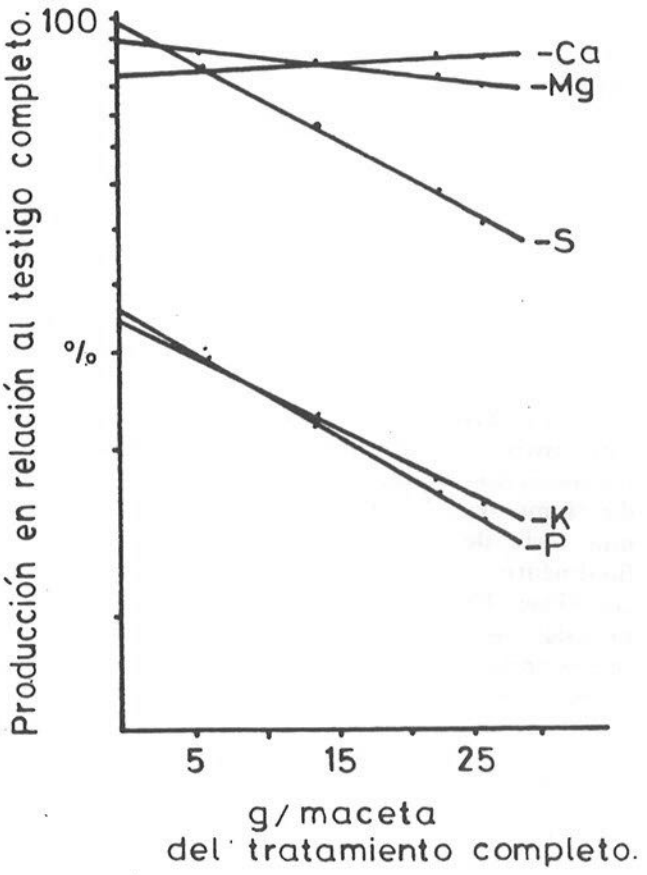


Figura III-4. *Diagrama de fertilidad del suelo N° 2030 de Rucatay según Schenkel, Pino y Floody (1971). En el eje de las ordenadas se indica el % de rendimiento en relación al testigo y en el de las abscisas, la productividad de materia seca acumulada por el tratamiento completo.*

la fertilidad. La información contenida en el diagrama permite conocer las correcciones necesarias para alcanzar la fertilidad potencial del suelo.

(Thevin (1967) presenta diagramas de fertilidad siguiendo una técnica de graficación diferente. A pesar de no ofrecer elementos de juicio para determinar la secuencia de las deficiencias limitantes de los diversos elementos nutritivos de las plantas, tiene otras ventajas. Su valor principal reside en la forma de presentación misma, que hace que los resultados de los diversos tratamientos de fertilización pueda ser comparados fácilmente, incluso por personas que no sean especialistas en la materia. Esta técnica de graficación de los resultados, interpretables en función de la ley del óptimo, puede ser de mucho valor cuando se trata de fomentar el empleo de algunos fertilizantes en programas de extensión agrícola (Figura III-5).

El método desarrollado por Schenkel y Baherle (1971) y Schenkel (1971), simplifica la interpretación de los resultados experimentales. En

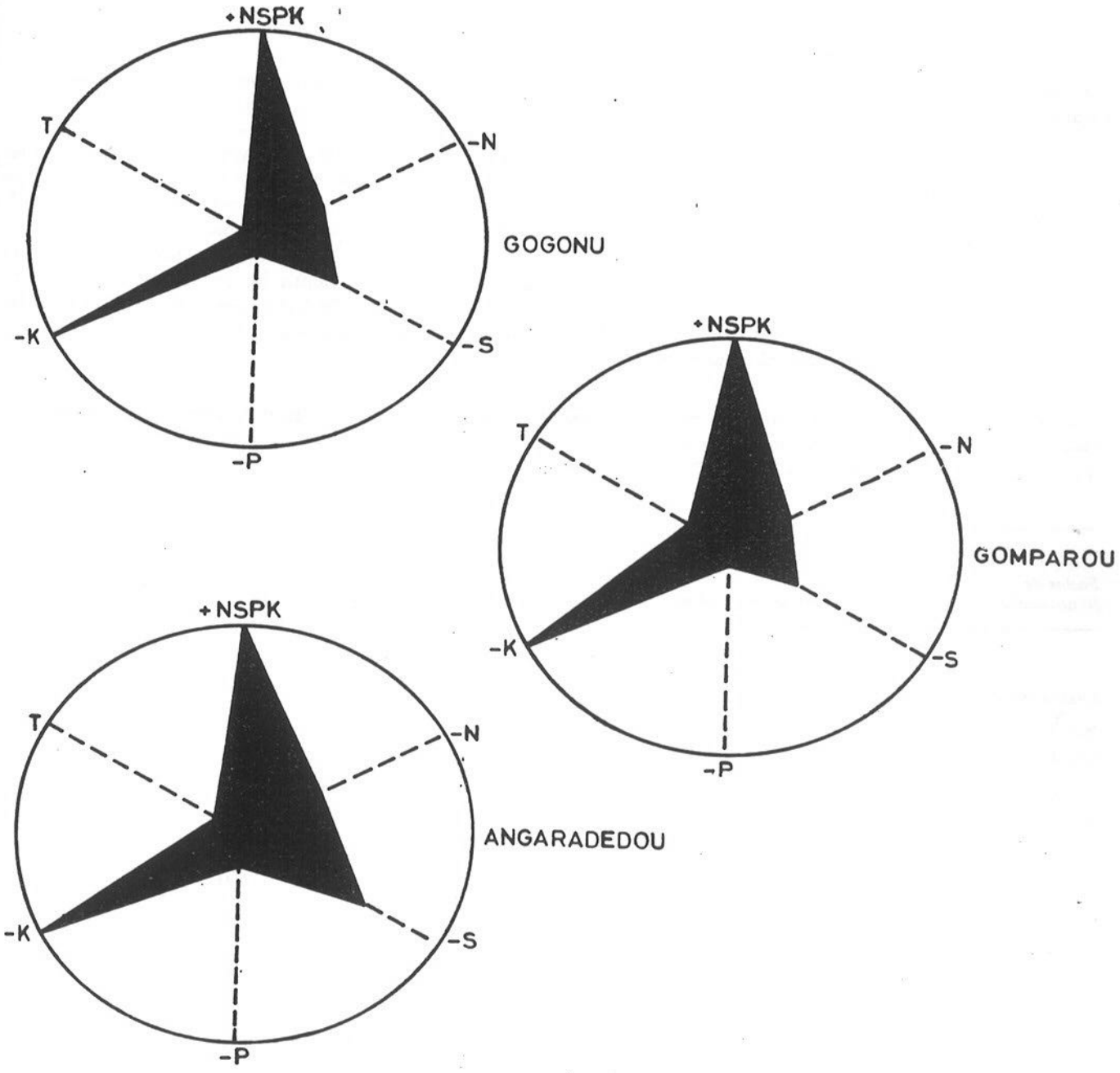


Figura III-5. *Deficiencias de elementos nutritivos en tres localidades de Africa detectadas en algodón, empleando la técnica del elemento faltante (Thevin, 1967). T. testigo sin fertilizar; NSPR fertilización simultánea con nitrógeno, azufre, fósforo y potasio; completo menos el elemento respectivo.*

él se presume que el logaritmo de los índices de rendimiento acumulados es una función continua de la producción, siendo generalmente rectilíneo al determinarse en relación a la abonadura completa. La función tiene la forma:

$$y = A \cdot 10^{mx}$$

que, cuando se expresa en forma semilogarítmica, adquiere una forma lineal:

$$\text{Log } y = \text{Log } A + mx$$

siendo y el índice del rendimiento de la fertilización incompleta expresado en porcentaje del completo, yxy el rendimiento acumulado de materia seca de la abonadura completa, expresado en gramos por maceta.

El índice del rendimiento y se calcula dividiendo la suma de los pesos secos del tratamiento incompleto respectivo y por la suma de los pesos secos del tratamiento completo x, hasta el corte i, expresado en porcentaje:

$$y = \frac{\Sigma y_i}{\Sigma x_i} \cdot 100$$

A representa el coeficiente de posición o el valor de y cuando x = o y m el coeficiente angular de la recta o pendiente de la línea de fertilidad o producción.

El Cuadro III-2 presenta algunos resultados experimentales obtenidos por el grupo de investigadores de la Estación Experimental de Carillanca, dirigidos por Schenkel y Baherle. La metodología propuesta por los autores es de especial interés en la resolución de problemas ecológicos de productividad. Los fundamentos de esta metodología podrían ser apliçados al ecosistema general, en lugar de utilizarse sólo en la solución de problemas de fertilidad. En la Figura III-5 se indica otra forma de presentación de los resultados calculados por la técnica del elemento faltante. En este caso, sin embargo, no se indica el orden en que se presenta la limitante, como ocurre con el diagrama de Schenkel y Baherle, discutido en los párrafos anteriores.

Cuadro III-11. *Producción total de materia seca en cinco cortes de* Lolium perenne, *creciendo en macetas, con distintos tratamientos nutritivos en* 10 *suelos de la provincia de Ñuble, empleando la técnica de Shenkel y Baherle (INIA,* 1972).

Factor de fertilización	*Serie de suelos*									
	Santa Bárbara	*Arrayán*	*Mañil*	*Mirador*	*Colli-pulli*	*San Carlos*	*Quella*	*Arenales*	*Cauque-nes*	*San Esteban*
	% del tratamiento completo									
Completo	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Sin P	13	17	24	24	13	28	19	24	18	19
Sin K	75	79	88	93	81	53	52	80	64	87
Sin Ca	103	98	103	102	96	106	91	101	102	98
Sin Mg	100	96	105	99	96	100	100	99	93	100
Sin S	39	37	79	34	25	35	12	11	10	13
Sin B	95	86	103	101	90	100	95	101	100	102
Sin Mn, Cu, Zn, Mo	103	91	102	100	94	103	96	92	88	98
Sin N	4	4	7	9	3	6	7	3	1	3

Adaptación al medio

Principio de la integración

Los procesos individuales obedecen a la ley de los factores limitantes, pero el gran total obedece al principio de la integración. Los organismos se adaptan a medios donde la intensidad de los factores ambientales está comprendida entre los límites de tolerancia del individuo. La adaptación de la biocenosis está gobernada por el principio de la integración, que corresponde al complemento de la ley de los factores limitantes. Los organismos inadaptados a un ambiente o factor ambiental, pueden lograr, a través del principio de la integración, una transformación individual, poblacional o singenética que les conduzca a una adaptación biocenósica e individual. El principio de la integración está centrado en el organismo, al contrario del principio de los factores limitantes que está centrado en el ambiente biótico y abiótico. En el principio de la integración se trata de explicar las variaciones de la biocenosis en un biotopo fijo; la ley de los factores limitantes, en cambio, trata de explicar lo opuesto: variaciones ambientales con organismos fijos.

El principio de la integración (Hooker, 1917), interpretado a la luz de los conocimientos actuales, establece que la adaptación de la biocenosis está gobernada por cinco procesos importantes: respuesta a estímulo, respuesta morfogénica, evolución, sucesiones ecológicas y migraciones.

La respuesta a estímulo se refiere a la reacción de los organismos frente a cualquier estí-

mulo ambiental. Entre ellos corresponde citar a los tropismos, germinación en ambientes que contengan potenciales hídricos dentro de los límites de tolerancia, apertura y cerradura estomática en relación a la luz, ciclos diurnos y nocturnos de animales y plantas, etc.

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

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

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

No debe confundirse plasticidad con amplitud ecológica, que son dos conceptos usados en materias relacionadas con adaptabilidad, pero de significados diferentes. Plasticidad es la capacidad de un genotipo de producir varios fenotipos al desarrollarse en ambientes diferentes. Amplitud ecológica, en cambio, es la capacidad o rango de tolerancia ambiental del genotipo para desarrollarse en ambientes diferentes. La plasticidad es el rango de variablidad de los fenotipos producidos por un genotipo. Las variaciones inducidas por el medio se denominan también ontogénicas, somáticas o caracteres no heredables

Las diferencias en rendimiento presentadas en el Cuadro III-12 indican que la adaptación individual de los organismos, a través de su respuesta morfogénica, es muy amplia. Las disponibilidades de recursos por planta de maíz en las siembras en densidades variables fluctuantes entre 39539 ind/ha y 59304 ind/ha, producen resultados equivalentes en rendimiento. De ello puede deducirse que la productividad individual decrece. La capacidad plástica entre esos límites es compensatoria y constante en términos de unidad de superficie (Swearing y Griffith, 1963).

Cuadro III-12. *Rendimiento medio de maíz en Indiana, EE.UU. sembrado en varias densidades (Swearing y Griffith, 1963).*

Densidad	*Rendimiento*
Ind/ha	ton/ha
29.652	7,4
39.539	8,6
49.420	8,4
59.304	8,5

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

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

Los resultados del estudio de Brouwer (1968) son un ejemplo de la adaptación por plasticidad. La adición de cloruro de sodio al medio que rodea a las raíces de fréjoles *Phaseolus vulgaris)* significa una reducción de la tasa, de transpiración y de fotosíntesis. Como el crecimiento del área foliar, se reduce en mayor grado que la fotosíntesis, ocurre un aumento en el contenido de carbohidratos lo cual hace que la planta recupere su turgencia, y su tasa de fotosíntesis y de transpiración. Otras características morfológicas, tales como la relación área foliar-peso de la planta, se alteran como consecuencia de las diferencias en la tasa neta de asimilación y la tasa de crecimiento relativo.

El mismo autor presenta información de las modificaciones adaptativas del maíz al reducirse la intensidad luminosa. La fotosíntesis y transpiración se reducen, pero no así el crecimiento foliar. Ello ocasiona un desgaste de las reservas de carbohidratos, lo que reduce el crecimiento radical, incluso más que foliar. En las plantas adaptadas, la relación hoja/raíz aumenta y mejora la utilización de la luz (Cuadro III-13).

Cuadro III-13. *Influencia de la intensidad luminosa en las características del maíz (Brouwer.* 1968*).*

Características	*Intensidad luminosa* 242	*Cal. $cm^{-2}dia^{-1}$* 39
Efectos directos en plantas no adaptadas		
Tasa neta de fotosíntesis por cm^2 de área foliar %	100	7
por g de planta %	100	7
Tasa de transpiración por cm^2 de área foliar %	100	29
por g de planta %	100	29
Adaptaciones		
Area folia /peso seco foliar cm^2/g	278	560
Area foliar/peso seco de la planta cm^2/g	104	248
Proporción hoja/raíz	2,4	5,0
Proporción culmo/raíz	4,0	7,3
Contenido foliar de materia seca	13,5	10,0
Contenido foliar de carbohidratos solubles	13,1	7,2
Tasa de los procesos después de la adaptación		
Tasa de transpiración por cm^2 de area foliar %	100	14
por g de planta %	100	35
Tasa de transpiración por cm^2 de area foliar %	100	28
por g de planta %	100	70
por g de raíz %	100	50

La evolución genética es también una parte del proceso integrador. El potencial biótico o de crecimiento de una población, es superior a la capacidad ambiental. La resistencia ambiental evita que la densidad poblacional sobrepase los límites de su capacidad sustentadora. La resistencia ambiental opera como mecanismo seleccionador de la población (Figura III-6).

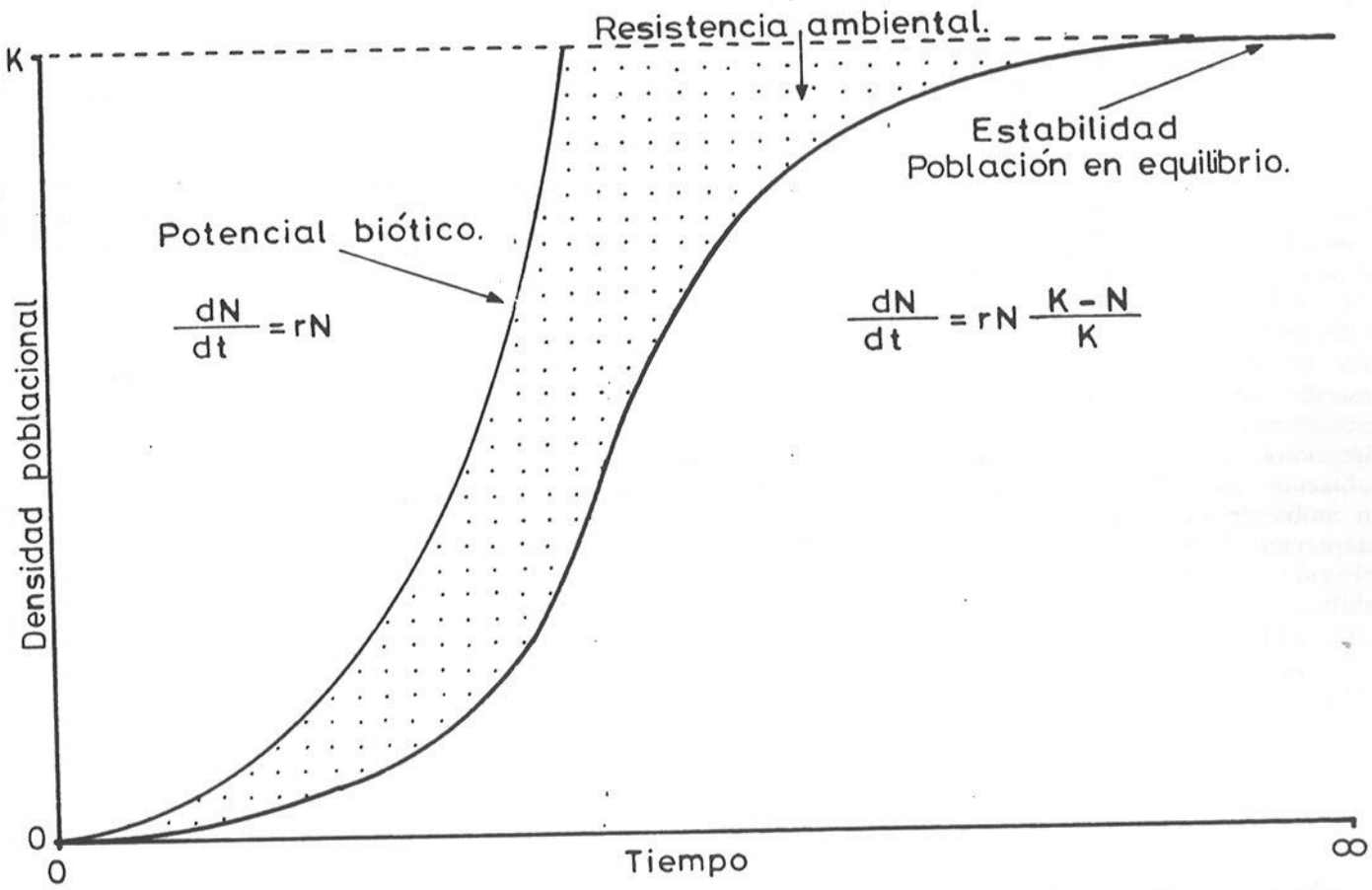


Figura III-6. *Potencial biótico y resistencia ambiental de las poblaciones;* k *es la capacidad sustentadora,* N, *es el número de individuos por unidad de área o volumen, denominado densidad, y* r *es la tasa de cambio de la población.*

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

El ambiente de un organismo y de una población no sólo está integrado por los recursos abióticos y el hábitat ecotópico, sino que incluye además a otras poblaciones y a otros organismos de la misma población. Los cambios en la plasticidad, densidad poblacional y especies que integran una biocenosis modifican el ambiente donde el organismo se desarrolla, incluso el de sí mismo.

El potencial biótico de aumento poblacional de una especie es superior a la capacidad ambiental. De allí que opera la selección. Si se tiene una especie cuya capacidad anual de multiplicación de cada individuo sea igual a 10^2 y se logra que un individuo invada una nueva área, se tiene que en los años siguientes las densidades poblacionales podrían llegar a ser de la forma indicada a continuación:

Año	*Densidad*
0	1
1	10^2
2	10^4
3	10^6
4	10^8
5	10^{10}
6	10^{12}
7	10^{14}

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

No todos los organismos son seleccionados al azar, pues los mejor adaptados al medio ambiente, tienen mayores posibilidades de subsistir.

Ocurre en esta forma una selección poblacional que tiende a dejar los fenotipos mejor adaptados, los cuales, a su vez, corresponden a los genotipos originadores del fenotipo. De allí que en la práctica, la selección fenotípica no sea otra cosa que selección genotípica. Las poblaciones naturales están generalmente sujetas a un incesante efecto de selección, que envuelve normalmente una reproducción diferenciada a través del arreglo total de las distintas clases fenotípicas.

Es más fácil, sin embargo, visualizar el efecto de la selección natural a través de la separación de sus modos de acción. Mother (1953) describe los efectos de la selección dentro de poblaciones naturales como estabilizadora, direccional y disruptiva (Figura III-7). Si una población vive durante varias generaciones en un ambiente constante, puede lograr un nivel de adaptación bastante más alto; sin embargo, la selección no cesa allí, asumiendo una acción estabilizadora, debido al continuo aparecer de genotipos de menor adaptación a través de mutación, migración y recombinaciones.

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

Marishima, Oka y Chang (1961) concluyeron que, dada la tendencia de las poblaciones silvestres de arroz *(Oryza perennis)* de almacenar variabilidad genética, puede ser el progenitor de los tipos cultivados y de *O. spontanea*. La presión de selección del cultivo sería responsable de la evolución direccional hacia el tipo cultivado. Una comparación entre las características de las variedades cultivadas y de las poblaciones silvestres progenitores, permite establecer algunas comparaciones interesantes. La amplitud de la distribución estadística de cada atributo es variable de acuerdo al tejido u órgano que se trate (Figura III-8). Los resultados de este estudio son ejemplos de selección direccional y estabilizadora donde las características de las variedades silvestres se alteran evolutivamente bajo la presión del cultivo.

La tendencia evolutiva de las poblaciones de *(Oryza perennis,* posible progenitor del arroz cultivado *Oryza sativa* fue estudiada por Oka y Morishima (1970). El objetivo del estudio fue determinar la reacción de las poblaciones silvestres de arroz bajo la presión del cultivo. Para ello se cultivó durante cinco generaciones a las tres poblaciones originales del ecotipo silvestre. Las poblaciones silvestres se caracterizan por presentar alta tasa de desgrane, bajo peso de grano y menor número de espiguillas por panoja que las variedades cultivadas. Durante las primeras cinco generaciones se observó una tendencia a aumentar marcadamente el peso del grano, el número de espiguillas y a disminuir la tasa de desgrane. Es muy posible que la cosecha de semillas opere selectivamente en favor de los ejemplares de mayor resistencia al desgrane.

Los mismos autores desarrollaron una fórmula para distinguir las poblaciones cultivadas de las silvestres:

$$x = s - 0{,}42W - 0{,}28N$$

donde W es el peso del grano, S el porcentaje de desgrane y N el número de espiguillas por panoja. La distribución de los resultados aparecen en la Figura III-9, para cada una de las poblaciones estudiadas. Los tipos perennes evolucionan rápidamente hacia el tipo cultivado, mientras que las poblaciones silvestres de arroz anual, evolucionan más lentamente. La presión de selección originada en las prácticas del cultivo o alteración del hábitat por el hombre, se denomina presión de cultivo. El cese en el proceso de domesticación terminen por perderse.

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

La selección opera más rápidamente donde existen poblaciones con mayor amplitud polimórfica, lo cual corresponde a una preadaptación (Figura III-10). En el primer caso, existen genotipos adaptables a un amplio margen de ambientes. La selección sólo disminuye la proporción de aquellos fenotipos menos adaptados. En el segundo caso, la amplitud polimórfica de adaptación al ambiente es limitada. Cualquier cambio en el ambiente reduce o elimina a la pobla-

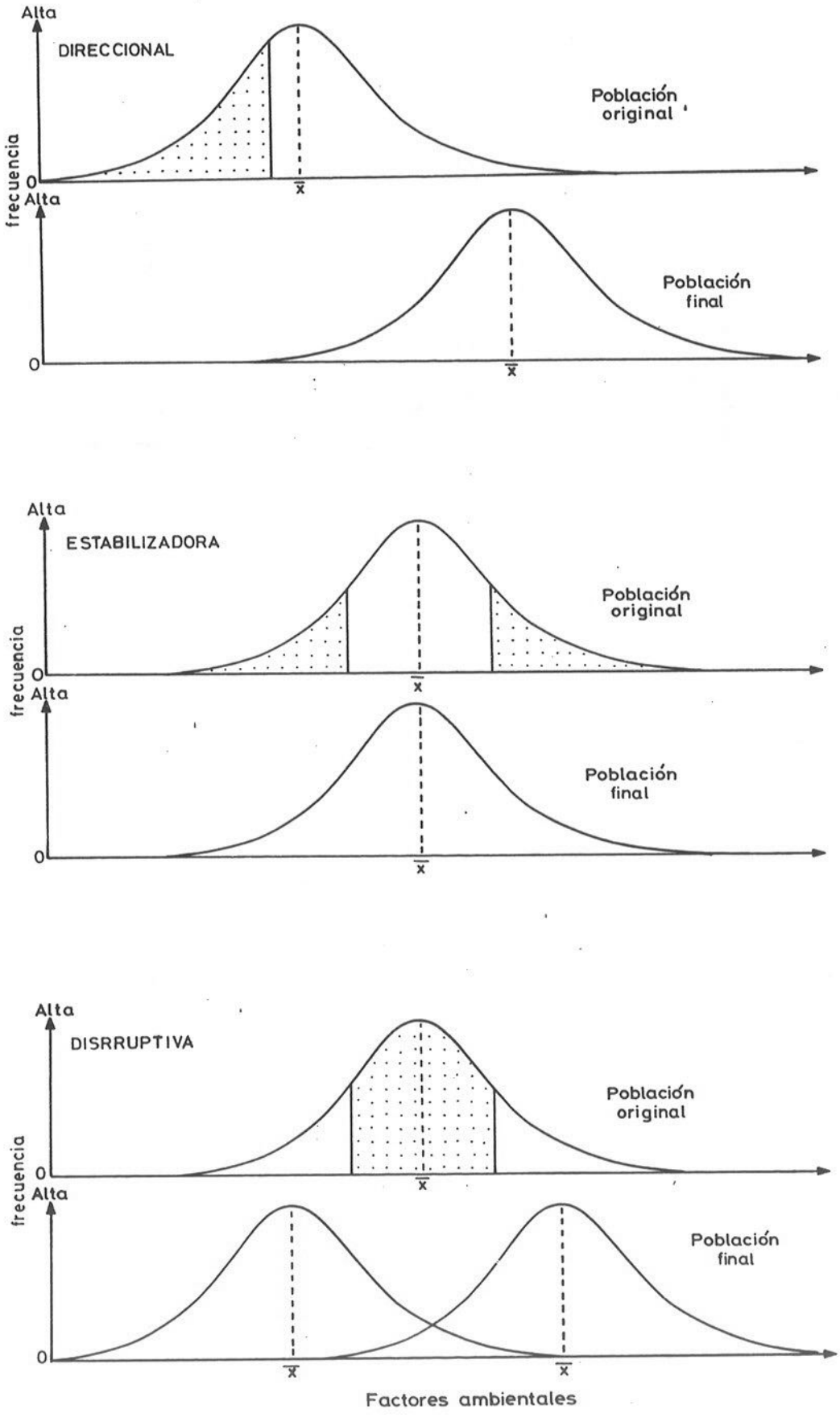


Figura III-7. *Esquema de los tipos principales de selección poblacional.*

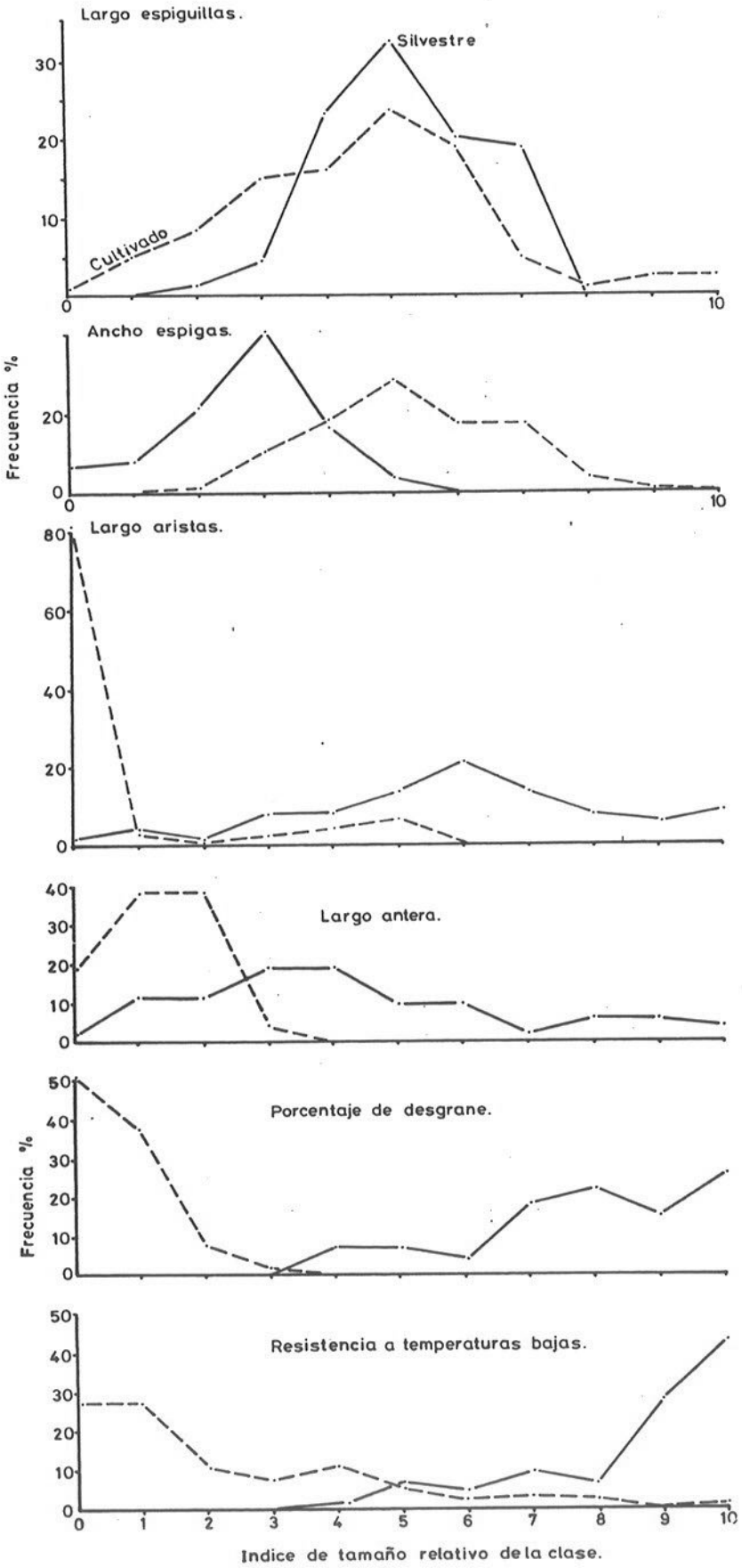


Figura III-8. *Variación en algunas características anatómicas y fisiológicas de las poblaciones silvestres de arroz en comparación con las naturales o silvestres (Morishima, Oka y Chang, 1961).*

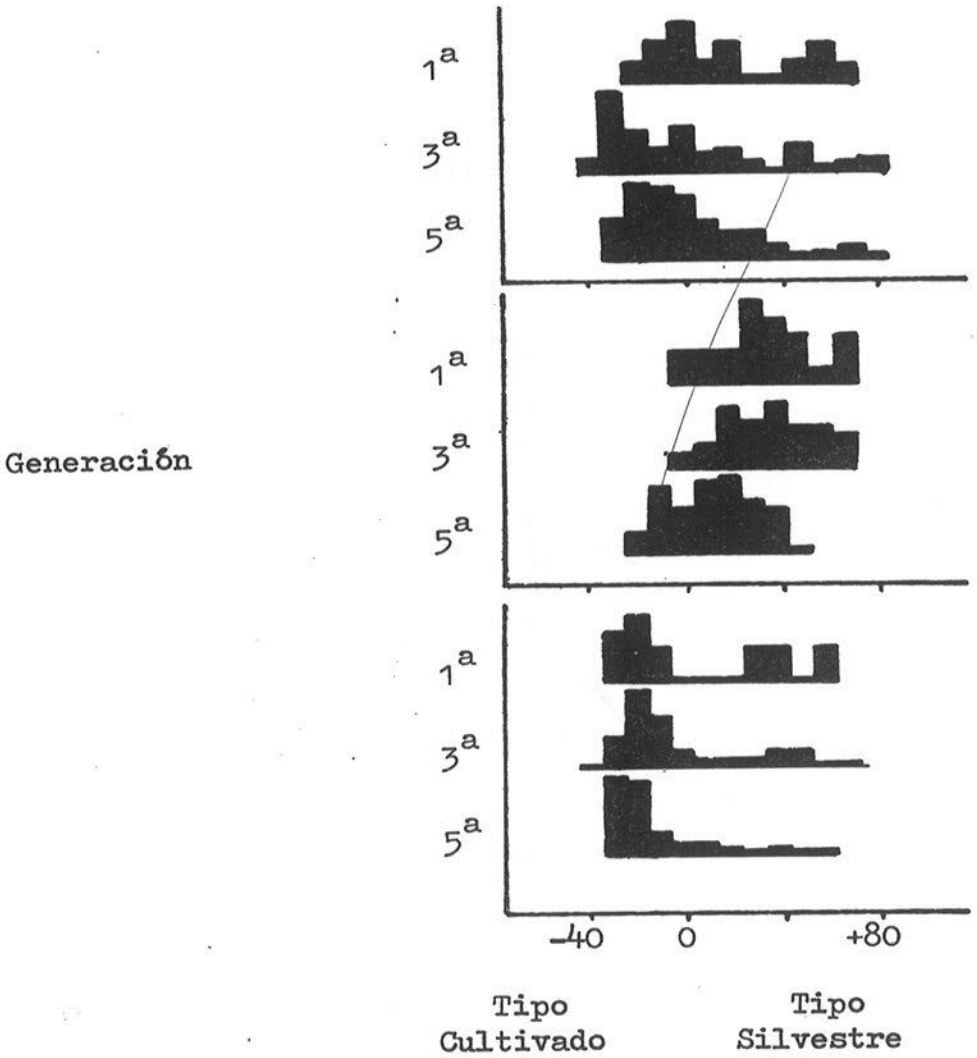


Figura III-9. *Distribución de los tipos de las poblaciones naturales de* Oryza parennis *sometida a la presión de cultivo durante cinco generaciones (Oka y Morishima,* 1970).

ción que no tiene los genotipos susceptibles de adaptarse al nuevo ambiente.

Marshal y Jain (1968) discuten las consecuencias y posibilidades de adaptación debido a dos mecanismos diferentes: la platicidad individual y el poliformismo genético. Los autores llegan a la conclusión de que, posiblemente, existe una correlación negativa entre plasticidad y poliformismo genético, lo cual sería indicativo de su naturaleza adaptativa al medio, en lugar de sólo ser considerado por su origen histórico y filogenético.

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

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

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

Las poblaciones de una gramínea de polinización cruzada, de *Anthoxanthum adoratum,* colectadas en parcelas pequeñas, fertilizadas

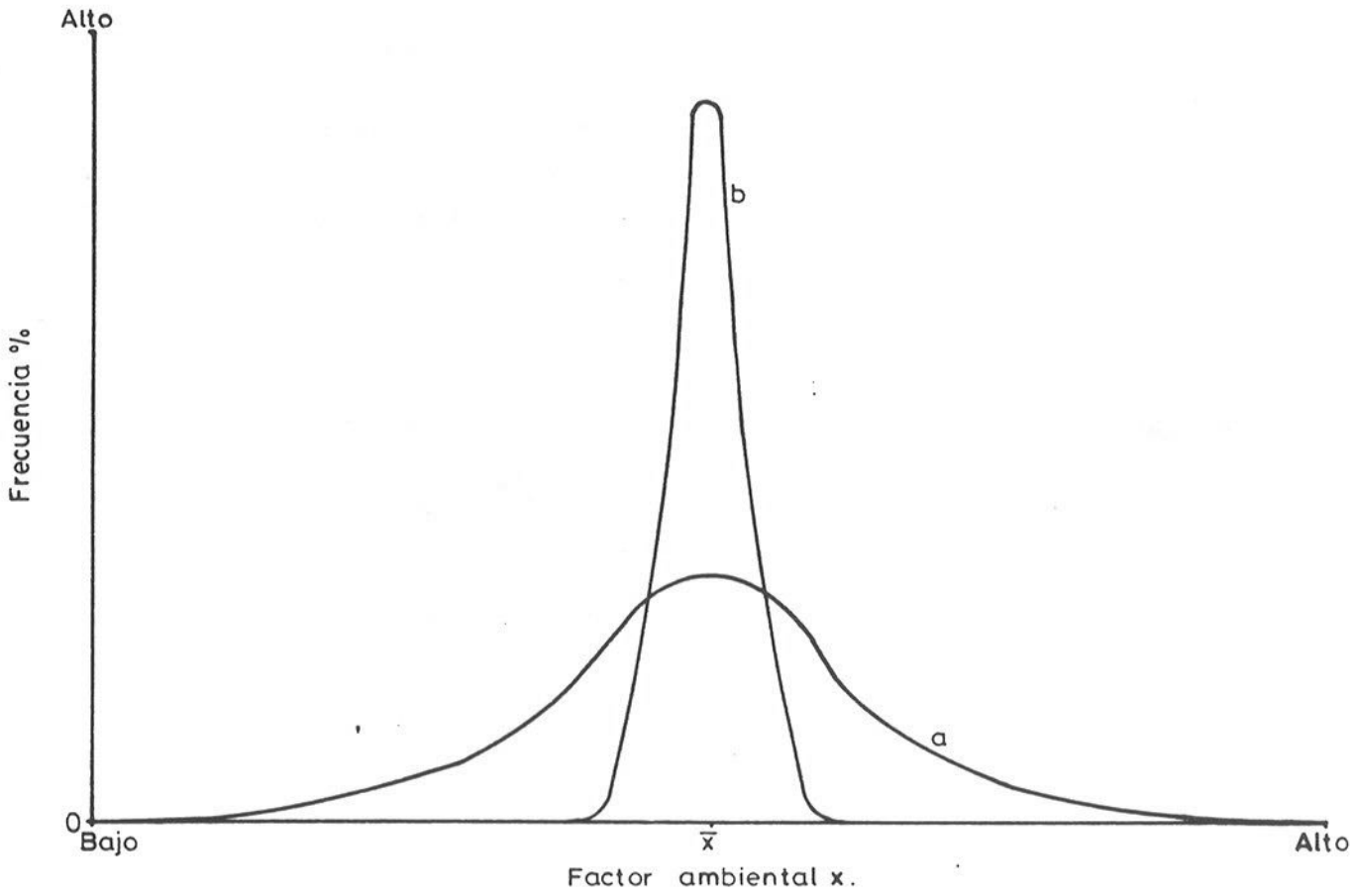


Figura III-10. *Dos tipos de preadaptación ambiental de poblaciones. En la Figura, a muestra una población preadaptada a un amplio margen de ambientes, y b representa una población adaptada a una angosta gama de amplitud ambiental.*

anualmente con en forma separada N, P, Mg, Na, Si y Ca demuestran diferencias marcadas en varias características morfológicas, tales como: altura de la planta, forma, rendimiento, curva estacional de crecimiento, estrategia reproductiva y susceptibilidad a las enfermedades. Estas modificaciones han ocurrido dentro de un lapso de 50 años y una distancia de sólo 30 m.

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

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

La selección dirigida por una gradiente ambiental en una población de amplia distribución tiende a formar ecoclinos. El ajuste poblacional de las razas o estirpes es gradual o en gradiente, en un medio que también es gradual, en forma de gradiente ambiental. Ecoclino es la gradiente de ecotipos adaptados y ajustados a un ambiente particular, cuando la especie se desarrolla en una gama continua de ambientes. Para cada ambiente existe un ecotipo y el conjunto de todos ellos constituye el ecoclino.

En ambientes discontinuos, las estirpes o razas que se forman son discontinuas. En cada ambiente se produce el ecotipo mejor adaptado (Figura III-11).

La selección ambiental en localidades diversas conduce a la formación de ecotipos o ecocli-

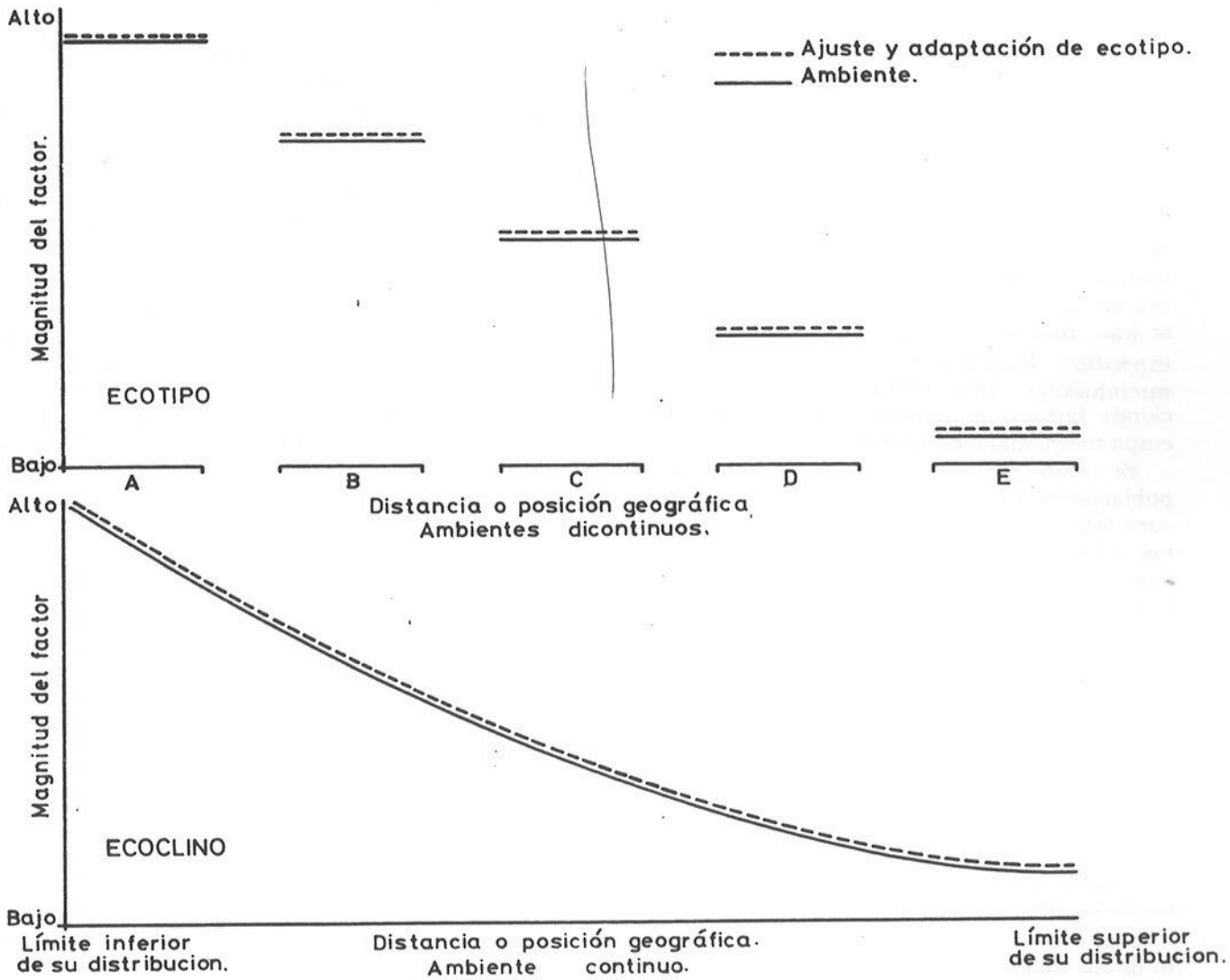


Figura III-11. *Esquema de la relación entre ambientes y estirpe. Gráfico superior, ambiente discontinuo y ecotipos. Gráfico inferior, gradiente ambiental y ecoclino.*

nos. Steinhoff (1970) estudió el comportamiento de árboles de *Pinus poderosa* proveniente de semillas colectadas en 19 localidades diferentes, pero establecidos en una sola localidad. Las diferencias en altura y diámetro de las procedencias son en algunos casos considerables, lo cual hace presumir que se trata de ecotipos o ecoclinos diferentes. El máximo crecimiento registrado no provino, sin embargo, de la procedencia local aunque, en general, los árboles originados de semilla proveniente de las proximidades, se comportan mejor que los de lugares más distantes.

No puede concluirse que, desde un punto de vista antrópico, sean preferibles las procedencias o ecotipos locales frente a otros más distantes. La selección natural no se hace utilizando como tamiz a la productividad, sino que solamente buscando un ajuste de la adaptabilidad ambiental. La selección antropogénica se hace fundamentalmente en función de su productividad en sistemas regulados, en cierta medida artificialmente, por lo cual es posible sacrificar algunos atributos de sobrevivencia en el medio natural y capitalizarlos para incrementar la productividad u otros atributos de interés humano. Los ecotipos y ecoclinos son estirpes diferenciales por características morfológicas o fisiológicas que tienen valor de sobrevivencia. Los topotipos y topoclinos son también estirpes de una especie o variedad, pero sin atributos de sobrevivencia. Agroecotipos son los ecotipos producidos por la acción del hombre; generalmente, su finalidad es ser usados en agricultura. Son equivalentes a estirpe o cultivar.

La utilización del concepto de condición en la evaluación de praderas significa la aceptación *a priori* de algunas premisas que, generalmente, no están explícitamente o no son universalmente aceptadas. La primera de ellas se relaciona con la identidad de la composición bo-

tánica. En este sentido, se utiliza generalmente la especie como unidad, pero es conveniente sobrepasar los límites convencionales de clasificación taxonómica y utilizar ecotipo, ecoclino o biotipo que significan generalmente, similaridad genética dentro de la población.

El mecanismo de evolución de las taxas está centrado en el hábitat y en el nicho de cada población y se modifica cuando las poblaciones se desarrollan. La estructura de la comunidad es cada vez más compleja a medida que el nicho de la taxa se hace más limitado, pero al mismo tiempo, más específico. Paralelamente a ello, el hábitat y el microhábitat son modificados creando condiciones bióticas y abióticas que difieren de una etapa sucesional a la siguiente.

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

Si se enfoca el aspecto de las taxas desde un punto de vista policlimásico o de continuum, es posible pensar que aquellas comunidades corresponden a diversos policlímaces y están constituidas también por taxas muy variadas aun cuando, a menudo, incluyen las mismas especies (McMillan, 1960 y Workman y West, 1967 y 1969).

La gradiente genética de muchas especies es la clave de la continuidad de un tipo vegetacional o animal sobre la gradiente del hábitat y el nicho. Los ecotipos y ecoclinos de una comunidad permiten su ajuste al ecosistema donde se desarrollan, como asimismo a las condiciones de manejo y transformaciones a que son sometidos. Por lo tanto, aun en una biocenosis estabilizada puede estar ocurriendo durante el proceso de sucesión, la evolución de la población de algunas especies dominantes el cual se prolonga hasta alcanzar una etapa de equilibrio, tanto evolutivo como sucesional.

La información bibliográfica acumulada permite concluir que la remoción del follaje ocasione, generalmente, un daño para la población pratense (Ellison, 1960). De allí que el efecto dañino diferencial sobre las diversas poblaciones y ecotipos que forman la comunidad pratense se traduce, finalmente, en un ajuste diferente de componentes, debido a interacciones.

Los resultados presentados por Peterson (1962) confirman la evidencia de que algunos cambios producidos en la pradera bajo condiciones de pastoreo pesado, prolongado por un tiempo relativamente largo, favorecen la persistencia de algunas gramíneas, por razones de índole variada: crecimiento postutilización relativamente rápido, rebrote de yemas más vigorosas y verdes, mantenimiento de reservas alimenticias en la planta moderadamente altas a altas, crecimiento durante la iniciación de la estación más bien retardado, pudiendo así escapar del pastoreo excesivo y, finalmente, un crecimiento más postrado o rastero.

Las estructuras genotípicas de la población son afectadas por las diferentes intensidades y frecuencias de pastoreo. Las características morfológicas de una población de ballica de rotación corta, *Lolium perenne* x *L. multiflorum*, demostraron ser diferentes de acuerdo al sistema de pastoreo al cual la población había sido sometida previamente. Bajo condiciones de pastoreo frecuente e intensivo, se aumentó la proporción en la población de individuos de morfología similar a *Lolium perenne,* pero bajo pastoreo liviano y distanciado se incrementó la preponderancia del tipo *Lolium multiflorum* o Ballica italiana (Brougham, 1960).

Algunos ecotipos de *Dactylis glomerata* presentan mayor persistencia y sobreviven pastoreos más intensivos que otras poblaciones de la misma especie. En un estudio conducido por Kemp (1937), se halló que los ecotipos resistentes al pastoreo intensivo tenían sólo una característica en común: todas las yemas, sin importar su ubicación en las plantas tendían a crecer horizontalmente antes de girar hacia arriba, para permitir el desarrollo de un culmo floral erecto. Este desarrollo procumbente de los culmos es el responsable de la resistencia al pacimiento del ganado, lo cual permite que se utilicen sólo las hojas del crecimiento basal. Los ecotipos menos resistentes al pastoreo presentan crecimiento inicial erecto de sus yemas y alargamiento temprano de los culmos florales.

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

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

de las estrategias más importantes en el proceso de adaptación al medio.

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

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

La adaptación debe ser considerada con un criterio microambiental. La acción modificadora de la fitocenosis sobre el medio ecotópico es, a menudo, muy alta. Un ejemplo de esta acción se presenta en la Figura III-12. El efecto más importante de la vegetación es la generación de microhábitats donde diversas poblaciones pueden adaptarse. Es la primera etapa en la generación de diversidad y de complejidad. Las microcomunidades que ocurren en una biocenosis son, a menudo, la resultante de esos microhábitats (Figuras III-13 y III-14).

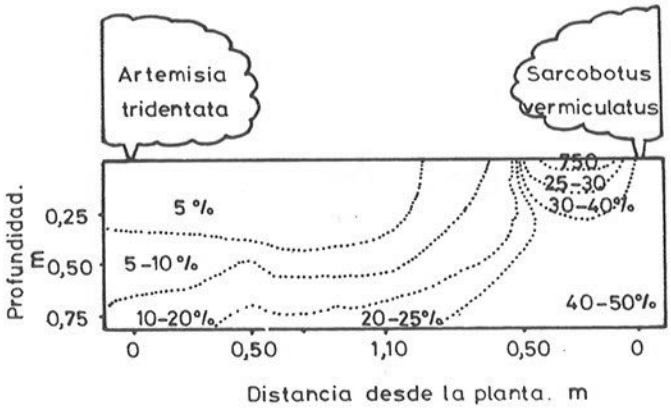


Figura III-12. *Porcentaje de sodio de intercambio bajo la copa de* Artemisia tridentata *y de* Sarcobotus veremiculatus *y en los espacios interarbustos (Fireman y Hayward,* 1952).

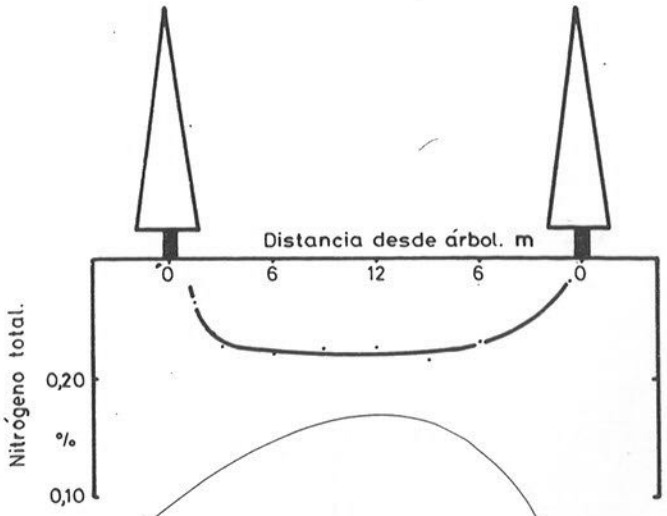


Figura III-14. *Gradiente de nitrógeno en los* 20 *cm superiores de suelo mineral en un bosque abierto de* Pinus ponderosa *en California (Harradine,* 1954).

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

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

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

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

Individual
- Plasticidad morfológica
- Plasticidad fisiológica y homostasis.

Poblacional
- Evolución de la población
- Selección de hábitats y nichos en ambientes diversificados y heterogéneos
- Migraciones.

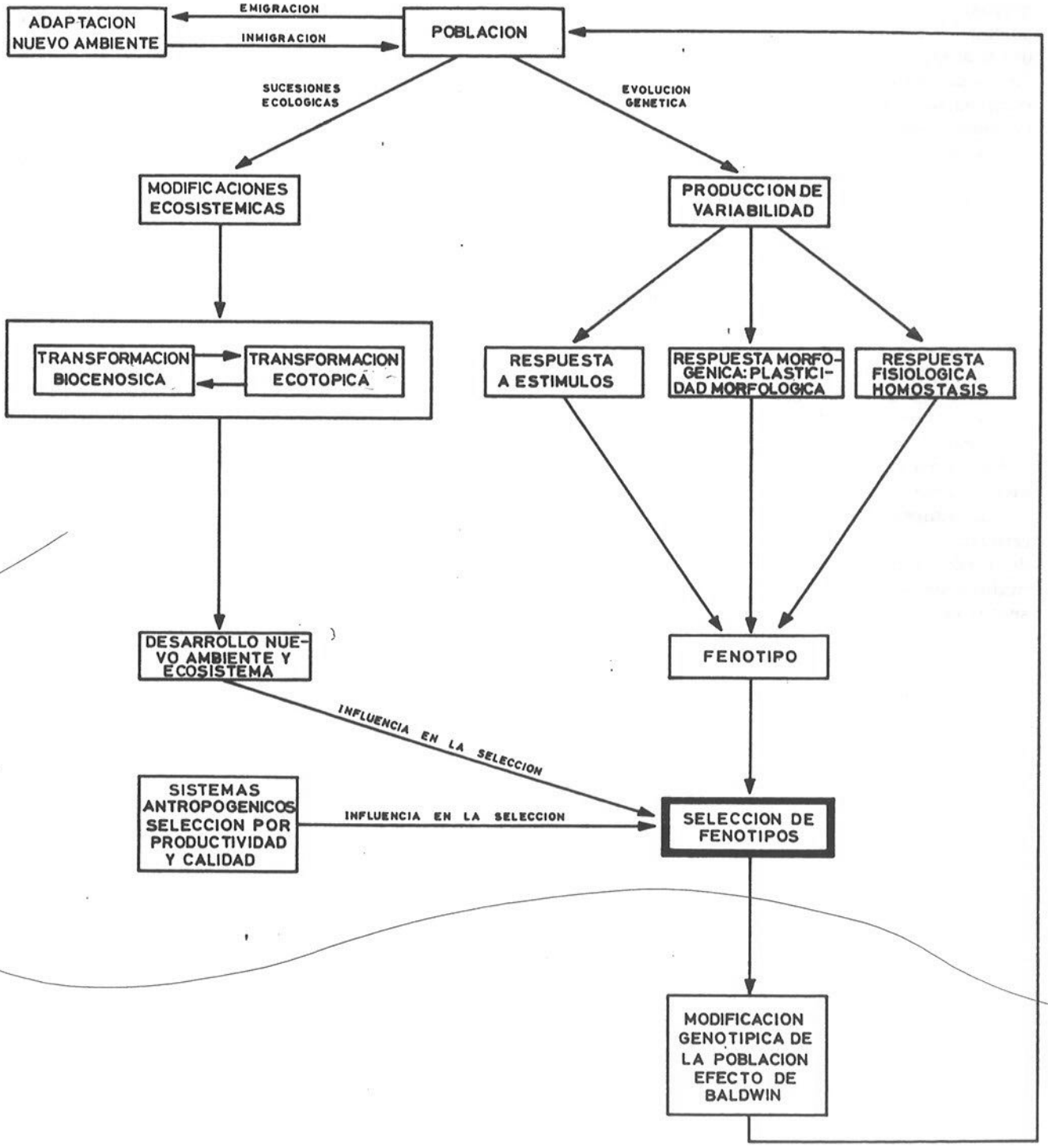


Figura III-13. *Principio de la integración. Mecanismos de adaptación al medio evadiendo las limitantes ambientales.*

Biocenósica
Densidad
Sucesiones ecológicas
Polimorfismo poblacional y nichos.

Antropogénica
Productividad y calidad.

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

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

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

El hombre, en los sistemas antrópicos, trata de buscar individuos, poblaciones y biocenosis adaptadas al biotopo. Los mecanismos de adaptación son los mismos de la naturaleza, pero en diferentes magnitudes. Las migraciones y la evolución genética dirigida constituyen los mecanismos antropogénicos más importantes. En los últimos años, las sucesiones ecológicas y la densidad poblacional utilizada como regulación indirecta de la plasticidad han tenido mayor importancia.

Fuera de las características enunciadas en los párrafos anteriores, en sistemas antropogénicos la adaptación debe incluir características de alta productividad y de calidad compatibles con los requerimientos humanos.

Ley de afasia

Establece que la evolución de los organismos es comúnmente más lenta que los cambios en el medio, por lo cual ocurren las migraciones (Cain, 1944).

Esta ley es una amplitud del principio de la integración, que cuantifica las relaciones entre evolución y migración. Las poblaciones, cuya capacidad evolutiva sea inferior a la tasa de cambios ambientales, sólo logran persistir si tienen una capacidad migratoria tal que les permita establecerse satisfactoriamente en su nuevo hábitat; en caso contrario, desaparecen.

Teorema de Le Chatelier

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

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

En el futuro, de acuerdo con Benson (1971), existen sólo dos posibilidades de control, ya que las plagas tienen capacidad para generar resistencias a los productos químicos y a que los productos químicos continuarían siendo necesarios para su control. La primera posibilidad es continuar desarrollando nuevos insecticidas en la forma que se hace en la actualidad, proceder que cada día se hace más costoso y difícil (Runker, Guest y Upholst, 1970), ya que posiblemente existe una mayor convergencia ecológica hacia el desarrollo de poblaciones resistentes. Algunos genes confieren resistencia a varios pesticidas simultáneamente. La segunda posibilidad, según el mismo autor, es controlar el pool de genes de las especies consideradas como peste, lo cual se puede lograr reemplazando genes suscep-

tibles por el método de la infusión genética, que no es otra cosa que la liberación e introducción en la población de grandes cantidades de organismos susceptibles.

Ajuste al medio

LEY DE DOMESTICACION

Las plantas y los animales cuya selección ha estado más o menos dominada por el hombre raramente son capaces de subsistir sin su protección continuada.

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

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

La acción del hombre no sólo se ejerce en las especies mejoradas artificialmente, sino que sobre otros organismos, a través de la convergencia ecológica que ocurre en los ecosistemas antropogénicos. La acción del hombre en todas sus facetas influye al medio destruyendo hábitats y nichos simultáneamente con la creación de otros, que originalmente no se hallaban presentes.

El principio de integración establece que en las poblaciones naturales, los individuos y las biocenosis se transforman hasta alcanzar una mejor adaptación y ajuste al medio. Las poblaciones que se desarrollan en sistemas modificados por el hombre, requieren de su presencia para mantenerse. Dentro de estos organismos resaltan aquellos que constituyen plagas silvoagropecuarias, ya sea que se trate de malezas, insectos, parásitos del cuerpo o de cualquier otro grupo de organismos.

Las poblaciones que viven en los ambientes antropogénicos requieren de la acción humana para sobrevivir. Las malezas de cultivos, por ejemplo, desaparecen al dejar de cultivar la tierra; los insectos y otras plagas no ejercen su acción al cesar la transformación del sistema.

Junto con la domesticación deliberada de plantas, el hombre ha desarrollado hábitats susceptibles de ser ocupados por huéspedes no invitados, como las plantas que actualmente se denominan malezas (Baker, 1971); lo mismo ocurre con insectos y otras plagas.

Las malezas han evolucionado desarrollando ciertas características que les permite ocupar ventajosamente hábitats, nichos y territorios en desamedro de las especies naturales que no presentan convergencia evolutiva de adaptación a sistemas antropogénicos. Según King (1966) las características adaptativas más importantes y generalizadas de las malezas, son las siguientes:

Requerimientos no específicos de germinación.
Gran longevidad seminal.
Germinación discontinua autorregulada.
Rápido crecimiento plantular.
Período vegetativo reducido y período reproductivo prolongado.
Producción continuada de semillas, mientras las condiciones ambientales lo permitan.
Autocompatibles pero no necesariamente de autofecundación o apomícticos.
Las especies de polinización cruzada no requieren de agentes específicos de polinización o bien son anemófilas.
Alta tasa de producción de semillas.
Amplio rango de tolerancia ambiental para producción de semillas.
Adaptaciones efectivas en la dispersión de semillas a corta y larga distancia.
Las especies perennes tienen reproducción vegetativa vigorosa.
Las especies perennes demuestran alta capacidad regeneradora por medio de raíces, u otras porciones subterráneas.
Tienen alta capacidad competitiva por medios morfológicos o por producción de exocrinos.

La influencia humana en las especies domesticadas incluye la selección dirigida hacia el aumento del tamaño relativo del producto cosechado, ya se trate de frutos, semillas, raíces, de partes vegetativas o de cualquier tipo de tejido u órganos de interés humano. Junto con ello se ha seleccionado para detoxificar el producto consumible, hábitos que faciliten la cosecha, mayores rendimientos, comportamiento más predecible y reducción de la variabilidad genética (Baker, 1971).

Muchas de las especies cultivadas y domesticadas son pioneras, por lo cual el hombre debe mantener las condiciones requeridos del hábitat para su desarrollo y persistencia. Ello trae aparejado la evolución de malezas adaptadas al mismo hábitat y nicho, que de otra manera permanecería desocupado (Heiser, 1969).

Ley de la persistencia

Algunos organismos son capaces de mantenerse en su hábitat y nicho después que el ambiente donde se desarrollan ha cambiado y ha dejado de ejercer su pleno ajuste y adaptación para la población (Danserau, 1957).

Este principio establece que una biocenosis, una vez establecida y ocupando un área determinada continúa presente, aunque las condiciones ambientales cambien y le sean inadecuadas. Corresponde a la inercia biológica, es decir, que en ecosistemas la relación entre acción y reacción no es instantánea, y que no basta con modificar la causa para lograr una respuesta inmediata de ajuste biocenósico al biotopo. El factor tiempo es fundamental en el proceso de transformación ecosistemática.

La baja interrelación que frecuentemente se registra en estudios ecotópicos y de fitocenosis y zoocenosis se debe, a menudo, a mediciones inoportunas. La evaluación del efecto, luego de aplicar una causa o factor debe considerar al retardo o histeresis en relación a la ley de la persistencia. Las mediciones atolondradas o apresuradas, sin esperar el suficiente tiempo hasta que se produzca un nuevo equilibrio, dan a menudo resultados incorrectos. Asimismo, el mal manejo y la sobreutilización de los recursos naturales puede aparecer como una perspectiva inicial ventajosa, pero con el tiempo, una vez que cesa la acción de la persistencia, puede demostrar su efecto pernicioso en toda su intensidad.

Coevolución

Los organismos y el medio en que se desarrollan están interrelacionados. Las modificaciones ecosistémicas son convergentes, pues la transformación de uno significa simultáneamente alteraciones holeocenósicas de los demás componentes del sistema.

Algunas especies del género *Acacia*, por ejemplo, tienen espinas; las cuales son el resultado de un proceso evolutivo tendiente a la protección de la especie frente a los herbívoros mayores, que en otra forma las ramonearían. En algunas regiones, donde no existen herbívoros, la planta no desarrolla espinas. Las mismas especies sin espinas tienen a menudo estructuras especialmente atractivas para algunos animales, tales como glándulas nectarinas u otras, explotables por hormigas y otros animales. Algunas especies de hormigas del género *Pseudomyrmex*, que viven en Acacia, pican ferozmente a los animales que las tocan. La relación entre la hormiga y el árbol puede ser considerada de protocoperación, en la cual ambas poblaciones se benefician, una recibiendo el alimento de la planta, y la otra, recibiendo la protección de la hormiga (Brown, 1960).

Un estudio donde se presenta evidencia empírica confirmatoria de coevolución, está contenida en el trabajo de Stirton (1947). En él se menciona que la evidencia confirma la hipótesis que los primitivos equinos fueron ramoneadores y que no se transformaron en consumidores de gramíneas hasta que su estructura dental evolucionó, adaptándose posteriormente a otros tipos de alimentos. Las gramíneas, debido a su alto contenido de sílice, ejercen una acción abrasiva mayúscula, capaz de deteriorar y desgastar la dentadura de los organismos no adaptados a este tipo de alimento. La evolución del equino de Norteamérica fue selectiva hacia la transformación del sistema dental primitivo en otro con dentadura de mayor tamaño, tipo de corona diferente, mayor peso de ella, y formación de una cementación más fuerte. Los equinos que no evolucionaron en esta dirección desaparecieron. Los otros se establecieron, al mismo tiempo que la estepa apareció en escena.

Uno de los casos más sobresalientes de coevolución de plantas y animales es el de las catorce especies de ungulados que cohabitan en Africa sin ocupar el mismo nicho y hábitat, de manera que una pudiera excluir a la otra. Las razones son varias y pueden agruparse en cinco categorías: ocupación de tipos vegetacionales diferentes, selección de forrajes diferentes, alimentación de estratas vegetacionales diferentes, ocupación de la misma área en diferentes estaciones del año, y por la ocupación de diferentes áreas en la misma estación (Lamphrey, 1963).

Los hábitos alimenticios discriminatorios de las ardillas que utilizan algunos pinos, hace que el predator se comporte como un agente seleccionador de algunas de las características de las plantas. Las características de las coníferas consideradas incluyen algunos aspectos de la anatomía del cono, número de semillas por cono, número de conos, época de desgrane, grosor de la cubierta seminal y fluctuaciones anuales de la cosecha de conos y semillas. Un estudio prolongado de la interacción entre las ardillas arbóreas y los órganos de reproducción de las Pinaceae establece una relación de coevolución, especialmente en lo referente a la reproducción del vegetal (Smith, 1970).

Tolerancia ambiental

Ley de la tolerancia

El enunciado de la ley de la tolerancia, de acuerdo a Shelford (1913), establece que la presencia o ausencia de un organismo se debe a su capacidad de soportar el medio donde se desarrolla, encontrándosele sólo dentro de los límites ambientales donde está capacitado para vivir. La repre-

sentación gráfica de este principio corresponde a la Figura III-15. Ninguna explicación de la distribución de una especie es adecuada si no se conoce su tolerancia ambiental y las condiciones ambientales en la naturaleza (Forman, 1964).

El enunciado de la ley de la tolerancia, según Good (1931), es más amplio y manifiesta que una especie se encuentra confinada en su distribución ecológica y geográfica por los extremos de la diversidad ambiental que pueda soportar. La diferencia fundamental entre las dos definiciones reside en que una se refiere al organismo y la otra a la especie; en este último caso, además de aplicarse con un criterio fisiológico, debe considerarse el criterio ecológico.

La ley de la tolerancia ambiental de un organismo o de una especie está centrada en el organismo, al contrario de la ley del mínimo o de los factores limitantes que está centrada en el ambiente que rodea al organismo. La aplicación de la ley de los factores limitantes a problemas específicos permite elaborar hipótesis de los posibles tratamientos por aplicar para mejorar el ambiente donde el organismo se desarrolle. La ley de la tolerancia es la contraparte de la ley del mínimo, pues se refiere al organismo.

El estudio de problemas de producción en sistemas agropecuarios debe considerar, en primer término, estas alternativas: el estudio del ambiente como limitante versus el estudio del organismo como limitante. Algunos de los problemas que regulan la productividad del sistema se hallan centrados en el ambiente. La recomendación del tratamiento, en ese caso, debe establecer como estrategia la corrección de los factores ambientales reguladores del crecimiento y productividad del organismo. Esta corrección puede considerar tanto el medio abiótico como el biótico circundante al organismo.

La segunda alternativa es la del estudio del organismo como limitante; en este caso, en lugar de transformar el ambiente se puede cambiar al organismo. Bajo algunas circunstancias puede resultar más conveniente y sencillo modificar genéticamente al organismo para adaptarlo mejor al medio donde debe desarrollarse y circunscribir sus límites de tolerancia, dentro del rango existente en el medio. Por ejemplo, si se trata de un medio donde existe un exceso de salinidad edáfica, en lugar de corregir el suelo reduciendo su contenido salino, puede buscarse como solución el reemplazo de la especie, variedad o estirpe por otra que tenga un mayor grado de tolerancia fisiológica a la sanidad del medio donde debe desarrollarse.

Las especies, de acuerdo a la amplitud de su tolerancia a un determinado factor, se denominan con el prefijo *euri* seguido del término que describe al factor, cuando la tolerancia es amplia, y *esteno* cuando la tolerancia es estrecha. Así se tiene que existen especies eurihalinas y estenohalinas, eurihídricas y estenohídricas de acuerdo a su tolerancia a la salinidad y el agua, respectivamente. El sufijo termal, fágico, ecio, unido a los prefijos respectivos caracterizan su rango de tolerancia térmica, alimenticia y del área de distribución.

La amplitud de la tolerancia de una especie puede interpretarse errónamente si no se considera a los posibles ecotipos y ecoclinos que pudieran haberse generado en el proceso de adaptación. Debe distinguirse entre poblaciones cuyos organismos presentan un amplio margen de adaptabilidad a ambientes muy diversos de otras poblaciones que en el proceso de evolución desarrollaron ecotipos (Billings, 1952) y polimorfos de sólo estrecho margen de adaptabilidad a ambientes diversos, pero cuya diferenciación ecotípica o polimórfica es muy amplia.

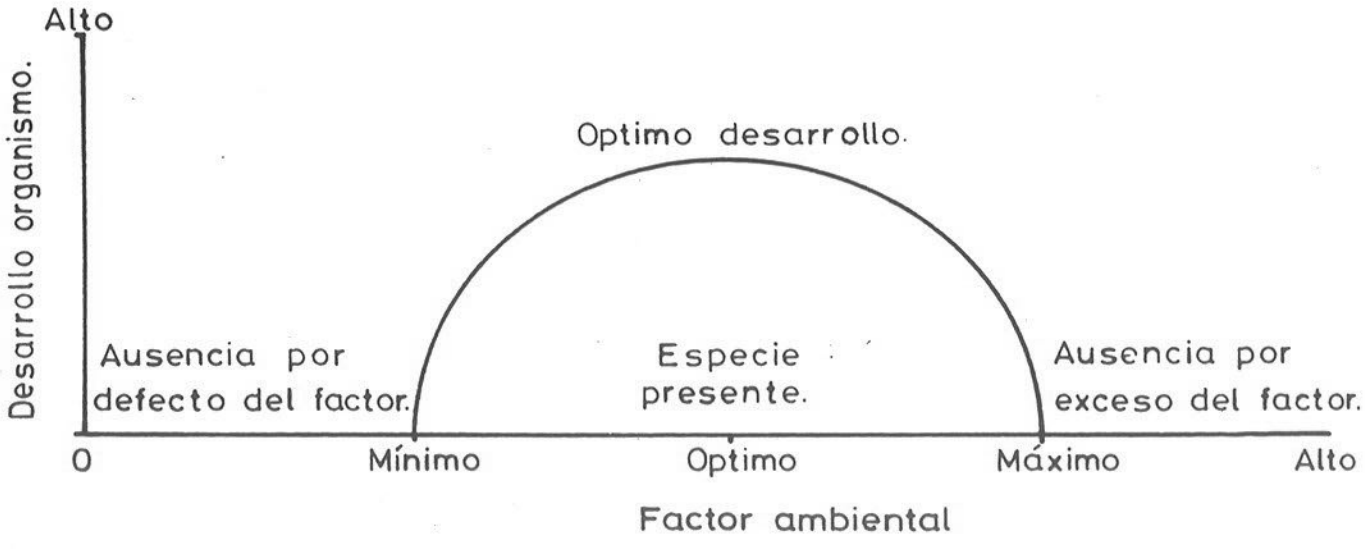


Figura III-15. *Esquema tradicional de presentación de la ley de la tolerancia.*

LEY DE LA VALENCIA

En su área de distribución cada especie muestra mayor o menor amplitud de tolerancia, debido a la importancia relativa del factor en varios ambientes o comunidades. Ello está condicionado por la capacidad de satisfacer sus requerimientos y tolerancia y por la capacidad de utilizar los recursos del ecosistema (Danserau, 1957).

Dicha ley está relacionada con la del óptimo de Liebscher, pues establece que los límites de tolerancia para un factor varían de acuerdo a la desviación del óptimo en que se encuentran los otros factores. Se incluye en este capítulo por tratarse de problemas relacionados con la distribución de la especie.

Tolerancia poblacional

Los límites de distribución corresponden a aquellos en que la magnitud de un factor, actuando independiente u holocenósicamente producen en la tasa de cambio poblacional (r) un valor igual a cero, siendo la suma de la natalidad más la inmigración mayor a cero (Gastó, 1969).

La presencia o ausencia de una especie en un determinado lugar es indicativo de que la tolerancia individual y poblacional le facultan para adaptarse al medio. En las poblaciones naturales, aunque su tolerancia individual o fisiológica les permita adaptarse y sobrevivir en un determinado ambiente, la población natural no se adapta al medio si no es capaz de florecer y fructificar, reproducirse y sobrevivir en estado plantular y juvenil, y en una tasa compatible con su mortalidad en el ambiente donde se desarrolle.

La sobrevivencia y adaptación poblacional de una especie es un fenómeno ecológico y no necesariamente fisiológico. Además de la tolerancia fisiológica individual, se trata de un problema de tasas de cambio de la población (r). La tasa de natalidad (n) y la tasa de inmigración (m_i)son aditivas, pues involucran el aporte de nuevos organismos al sistema. La tasa de mortalidad (d) y la de emigración (m_e) son sustractivas, ya que significan una reducción en el número de individuos que forman la población. La natalidad e inmigración son iguales o mayores de cero y se adicionan a la población. La mortalidad y la emigración son también iguales o mayores de cero, pero su tasa se sustrae de la población.

Una población, aunque sus organismos se adapten fisiológicamente al medio, para que permanezca ocupando el territorio, debe tener una tasa de cambio que en equilibrio debe ser igual a cero, cuando la densidad poblacional es mayor que cero. Eso significa que existe natalidad o inmigración; pero que la mortalidad más emigración son iguales a ellos. En equilibrio:

$$\text{Tasa de cambio de la población} = (\text{Natalidad} + \text{Inmigración}) - (\text{Mortalidad} + \text{Emigración}) = 0$$

$$\text{Natalidad} + \text{inmigración} = \text{mortalidad} + \text{emigración}$$

$$\text{cuando,} \quad \text{densidad} > 0$$

Las causas que regulan la distribución de una especie en un ambiente pueden ser de variada naturaleza, y de hecho cualquiera de los factores del ecosistema puede serlo. Sin embargo, sólo un mecanismo es responsable de la distribución de la población y ese es la tasa de cambio. Las modificaciones de cualquiera de los factores afectan a la natalidad, mortalidad y migraciones en tal forma que la tasa de cambio termina por alterarse. El área de distribución poblacional de una especie está definida por la línea donde el valor de la tasa de cambio se hace menor de cero.

En poblaciones antropogénicas, tales como cultivos y ganadería, la natalidad natural es a menudo igual a cero, de manera que si la natalidad no se regula artificialmente la población desaparece; esas poblaciones, aunque se adapten fisiológicamente y sean capaces de producir altos rendimientos, no se adaptan ecológicamente al medio. Sólo pueden subsistir en ecosistemas antropogénicos.

Ecotonos y alternos

En la zona limítrofe entre dos comunidades aparecen comunidades de contacto que presentan algunas propiedades intermedias y otras que se diferencian de las comunidades que les dan origen.

Las características de los bordes entre las asociaciones naturales presentan una de las controversias más críticas entre los sociólogos vegetales. Existen según Nitsenko (1947) dos puntos de vista opuestos. Algunos investigadores sostienen que la transición entre asociaciones es gradual, hipótesis que según el autor es defendida por Sukachev, 1930; Klyn, 1926; Wangerin, 1928. El otro grupo de investigadores sostiene que los bordes entre asociaciones son siempre más abruptos que los bordes entre los hábitats. Esta hipótesis, según el mismo autor, es defendida por Du-Rietz, 1921 y 1928; Kujala, 1929.

La transición gradual entre dos asociaciones recibe el nombre de ecotono y la transición brusca recibe el nombre de alterno. Las posibilidades de transición según Nitsenko (1947) y Daubennire (1968) son las siguientes:

Transición abrupta de las biocenosis debido a una discontinuidad ambiental brusca (Mason, 1946).

Transición abrupta de las biocenosis en ambiente con discontinuidad gradual (Gastó, 1969).

Mezcla gradual de dos tipos vegetacionales biocenósicos.

Islotes o ecotonos de mosaico.

En la zona de transición o de contacto entre dos asociaciones se produce lo que se denomina efecto de borde. Este efecto, que puede ser positivo, negativo o neutro, produce, por lo general, comunidades diferentes a una simple gradación entre las asociaciones puras. Según Odum, 1959, el efecto de borde se caracteriza por aumentar la variedad y densidad en las uniones de comunidades.

En ecosistemas silvoagropecuarios, cuando el efecto de borde es positivo y beneficioso, se puede aumentar el área o perímetro del ecotono, para aumentar así el efecto de borde. En sistemas pecuarios algunas fitocenosis se especializan en la producción de refugio y otras en la producción de alimento. La construcción de islotes donde se combinen los dos tipos de fitocenosis puede ser la forma más eficiente de producción. En sistemas cuyo objetivo sea la producción de agua, la proliferación del ecotono mediante la construcción de islotes es también una manera eficiente de aumentar la productividad del líquido (Love, 1960).

En cultivos, la mezcla o asociación de especies de forma vital diferente o la asociación de estratos diferentes equivale en algunos casos a la producción de un efecto de borde. La alternación de líneas o plantas de una forma vital con las de otras forma vital corresponde, en cierto sentido, al desarrollo de comunidades donde se aprovecha el efecto de borde como una estrategia para aumentar la productividad.

Los bordes entre asociaciones son frecuentemente de distinción más marcada que la gradación del hábitat y de los recursos, lo cual está relacionado con la acción de la competencia. La influencia de desviaciones marginales, sin embargo, magnifica considerablemente estas diferencias en la composición florística y faunística de la zona de contacto. Las condiciones ambientales específicas generales en la zona de contacto de las dos asociaciones, permite que algunas especies de relativamente poca importancia en las asociaciones contiguas, se desarrollen mejor y alcancen gran abundancia (Nitsenko, 1947).

Interacción

Principio holocenósico

Cada uno de los factores o causas en el ecosistema tienen un efecto individual, pero el efecto simultáneo de todos ellos es diferente que la suma de los efectos de cada uno actuando separadamente (Friederich, 1927). Este principio es equivalente a lo que los geógrafos físicos denominan principio de la unidad ambiental (Detwyler, 1971).

La unidad ecológica o ecosistema está integrada por multiplicidad de factores y estructuras que representan las causas u origen de la reacción del sistema. El efecto sobre el sistema es también múltiple, pues cualquiera que sea la causa o modificación que se le infrinja al sistema, los efectos directos o indirectos son muy variados. Cualquier transformación de la fitocenosis, zoocenosis, recursos o hábitat modifica automáticamente a todos los demás, lo cual se traduce en un ajuste final del sistema, diferente del original.

El principio holocenósico aplicado a las características propias del sistema, establece que causas simples producen efectos múltiples. Además de ello, las descripciones estructurales y funcionales del sistema establecen la existencia de multiplicidad de causas. De ello deriva precisamente la complejidad y dificultades del estudio de sistemas ecológicos, pues se les debe evaluar en su funcionamiento en lo que se refiere a causas múltiples que producen un efecto múltiple. La complejidad de causas y efectos es a menudo tan grande, que resulta difícil o casi imposible considerar aisladamente cada una de las causas o efectos mediatos o inmediatos.

Cuando dos entidades se combinan a un nivel superior de integración, no todas las propiedades de la nueva entidad son necesariamente una consecuencia lógica o predecible de las propiedades de los componentes (Mayr, 1961). Las nuevas propiedades que aparecen se denominan emergentes. Al descomponer el todo en cada una de sus partes el remanente que resulta luego de sustraer las fracciones asignadas a cada parte se denominan residuos (Becht G. 1974).

Los sistemas antropogénicos, pueden ser estudiados merológica o analíticamente en relación a sus causas y efectos directos e indirectos (Odum, 1972). Ello es difícil y complejo debido en parte a la reacción holocenósica del sistema. En lugar de ello puede concentrarse el estudio en el efecto holocenósico de la causa aplicada. Si el ecosistema se modifica alterando algún recurso, la arquitectura o el funcionamiento del sistema o causa, el efecto holocenósico u holológico puede evaluarse a través de la productividad neta o de la calidad de ésta.

La manera simplista de estudiar las relaciones de causa-efecto de un sistema ecológico es, precisamente, de naturaleza holocenósica. Consiste en relacionar una sola causa con el efecto holocenósico sobre el sistema. Esta es la forma tradicional de experimentación en la cual se adiciona, sustrae o modifica algún recurso o factor del ecosistema y se mide la reacción total del sistema a través de la medición de algún parámetro o índice.

No basta con conocer solamente el resultado final. A menudo es necesario conocer también las etapas intermedias; pues la limitante al funcionamiento del sistema puede estar en alguna etapa intermedia. Sólo el conocimiento detallado de todos los procesos y etapas da las bases para la optimización del sistema.

El origen de las dificultades emanadas en el estudio simplista de las relaciones de causa-efecto deriva del desconocimiento de la acción holocenósica de la misma causa al interactuar en sistemas donde las otras causas, factores y estructuras operan a diferentes niveles de intensidad. De allí la necesidad de desarrollar modelos simulados, capaces de predecir las relaciones de causa a efecto en ambientes y ecosistemas diferentes.

La teoría del holismo establece que el todo no puede ser analizado sin dejar un residuo en la suma de sus partes. Ello significa que la suma de cada una de sus partes es diferente al total, debido a las múltiples interacciones, de acuerdo a la teoría originalmente enunciada por Jan C. Smuts (1926) que establece que el todo no puede ser dividido y que tampoco corresponde a la suma de sus partes individuales. De acuerdo a esta teoría filosófica, la evolución del universo es la construcción del todo. Phillips (1935) discute esta teoría en relación a organismo complejo.

El principio holocenósico comparado por analogía establece que el ecosistema es la unidad y constituye, por lo tanto, un todo inseparable en el cual se integran elementos vivos e inertes. Cualquier modificación que se le cause al sistema afecta al todo de manera diferente que a la sumatoria de cada una de sus partes. El efecto holocenósico de una causa en un ecosistema varía de acuerdo a la intensidad y características de las otras causas.

Comúnmente, el holismo ecosistémico se analiza en relación a sólo dos a tres causas simultáneas. Si el efecto holístico es superior a la sumatoria de cada uno de los efectos considerados aisladamente, se establece que existe un sinergismo; en caso contrario se trata de antagonismo. Sinergismo o interacción positiva de dos o más fenómenos o factores ocurre cuando la sumatoria de la acción simultánea de cada uno de ellos, considerados en forma aislada, es inferior al efecto combinado de ellos. Antagonismo o interacción negativa, ocurre cuando la acción combinada es inferior a la sumatoria de la acción de cada uno de ellos actuando independientemente.

En ciencias silvoagropecuarias, una de las estrategias principales en el mejoramiento antropogénico de ecosistemas es el desarrollo de efectos holocenósicos sinergísticos multiplicados a través de interacciones múltiples. Frecuentemente, el valor de la interacción es mayor que el efecto individual de cada uno de los fenómenos. El mejoramiento de los recursos naturales sólo puede ser concebido con un enfoque holístico. La aplicación de medidas aisladas que tiendan a eliminar sólo una limitante, es de aplicación dudosa si no se le considera en el contexto general de la eliminación simultánea de múltiples variables que tiendan a maximizar el efecto holocenósico positivo.

Las naciones desarrolladas suelen hacer buen uso del sinergismo como elemento fundamental de mejoramiento de sus recursos silvoagropecuarios. La aplicación de tratamientos tendientes a mejorar ecosistemas considera la eliminación simultánea de todos los factores limitantes y la acción holocenósica de los factores. En las naciones en desarrollo, a menudo, no se le da la importancia que corresponde al efecto holocenósico y se aplica aisladamente cada uno de los tratamientos recomendados para eliminar las limitantes. El resultado concluye que el efecto holocenósico o interacciones es muy bajo, no lográndose los objetivos perseguidos.

Un ejemplo de interacción simple entre dos factores aparece indicado en el Cuadro III-14.

Cuadro III-14. *Efecto de la aplicación de nitrógeno (64 kg/ha) y del fósforo (160 kg/ha de P_2O_5) en la productividad del trigo (qq/ha) en Collipulli y Malleco (Letelier, 1955).*

Fertilización nitrogenada	*Fertilización fosforada*		*Efecto de la fertilización fosforada*
	Sin fertilizante	*Con fertilizante*	
	qq/ha		
Sin fertilizante	9,0	21,4	+12,4
Con fertilizante	13,4	27,8	+14,4
Efecto de la fertilización nitrogenada	+4,4	+6,4	Interacción sinergética

El tratamiento testigo sin nitrógeno y sin fósforo registró una productividad muy baja, de sólo 9,0 qq/ha. La aplicación de nitrógeno eliminó una de las limitantes y el efecto directo de él produjo un incremento de 4,4 qq/ha. La aplicación de fósforo produjo un incremento de 12,4 qq/ha. La interacción sinergética entre los dos elementos fue de 2,0 qq/ha. Ello significa que la acción combinada u holocenósica de los dos elementos fue superior en dos quintales a la que se habría obtenido al aplicarse independientemente cada uno de los factores.

Ahora bien, si en lugar de buscarse una interacción de sólo dos factores se tratara de lograr un sinergismo entre treinta o cuarenta factores que normalmente se aplican a un ecosistema y se buscara la interacción entre ellos, el resultado final o efecto holocenósico puede ser muy alto.

Efecto holocenósico = Suma del efecto combinado de todos los factores ÷ Suma del efecto individual de cada factor

Suele ignorarse el efecto de la interacción de factores en la reacción del ecosistema. Si en un caso particular se aplican cuatro factores, el resultado final debe aislarse para determinar separadamente el efecto individual de las interacciones. Si se trata de los factores o causas A,B,C y D, los efectos directos de los factores serán a, b, c y d. El efecto holocenósico son todas las interacciones entre los factores (Cuadro III-15).

Cuadro III-15. *Comparación entre los fenómenos producidos por la acción directa de factores actuando independientemente, versus la acción holocenósica de ellos.*

		Fenómeno o efectos			
		Componentes de la acción holocenóstica total			
Factores o Causas	*Acción directa independiente*	*Acción directa aislada*	*Interacción doble*	*Interacción triple*	*Interacción cuádruple*
A	a	a	$\overline{ab}$* $\overline{bd}$	$\overline{abc}$	$\overline{abcd}$
B	b	b	$\overline{ac}$ $\overline{cd}$	$\overline{abd}$	
C	c	c	$\overline{ad}$	$\overline{acd}$	
D	d	d	$\overline{bd}$	$\overline{bcd}$	

Efecto total independiente = $\underline{a} + \underline{b} + \underline{c} + \underline{d}$

Efecto holocenósico = $a + b + c + d + \overline{ab}^{*} + \overline{ac} + \overline{ad} + \overline{bc} + \overline{bd} + \overline{cd} + \overline{abc} + \overline{abd} + \overline{acd} + \overline{bcd} + \overline{abcd}$

*Las líneas sobre las letras indican efecto combinado.

lenguaje matemático corresponde a lo siguiente:

Interacción o Diferencia = Modelo completo de todos los factores combinados − Modelo reducido de todos los factores aislados

El modelo completo corresponde a la expresión de una regresión múltiple del tipo:

$$y_i = \beta_o + \beta_i x_{1i} + \ldots\ldots + \beta_p x_{pi} + e_i$$

el cual consta de p variables independientes las cuales se consideran independientemente e interactuando.

El modelo reducido corresponde a la expresión indicada a continuación, en ella sólo se incluye el efecto independiente de las variables:

$$y_i = \beta_o + \beta_1 x_{1i} + \beta_2 x_{2i} + \ldots + \beta_p x_{pi} + \mathcal{E}_i$$

el cual consta de q variables independientes.

Si se tiene un ecosistema, en el cual se desea estudiar el efecto de cuatro variables independientes A,B,C y D, se considera en primer término el efecto completo general de los cuatro factores o causas aplicadas en la intensidad i; incluye lo siguiente:

$$y_i = \mu + a_i + b_i + a_i b_i + c_i + a_i b_i c_i + b_i c_i$$
$$+ d_i + a_i d_i + b_i d_i + c_i d_i + a_i b_i d_i$$
$$+ a_i c_i d_i + b_i c_i d_i + a_i b_i c_i d_i + \mathcal{E}_i$$

Siendo μ, el efecto general del sistema sin incluir la acción de los factores considerados y $\mathcal{E}_i$, el error o fracción no incluida en el modelo general. El modelo reducido de los cuatro factores aislados es el siguiente:

$$y'_i = \mu + a_i + b_i + c_i + d_i + \mathcal{E}'_i$$

Se sabe entonces que la suma de cuadrados del error del modelo general (SCE_{mg}) menos la suma de cuadrados del error del modelo reducido (SCEmr) es igual a la suma de cuadrados extra (SCE extra), siendo este último valor la estimación de la suma de cuadrados de las interacciones de diverso orden:

$$SCE_{mg} - SCE_{mr} = SCE_{extra}$$

siendo: $SCE_{mg} \leq SCE_{mr}$

La suma de cuadrados del error, dividido por los grados de libertad es equivalente al cuadrado medio. Se plantea luego la hipótesis que el efecto holocenósico no es significativo, para ello se compara estadísticamente el cuadrado medio extra con el cuadrado medio del modelo reducido.

Los resultados de Letelier (1950) son indicativos de alteraciones positivas y negativas en varios ensayos de trigo realizados en Chile. En ellos se ve que en general, en estudios de fertilidad del suelo la interacción nitrógeno-fósforo alcanza hasta 5,8 qq/ha (Cuadro 3-16).

Cuadro III-16: *Diferencias medias de rendimiento con el testigo en ensayos de nitrógeno y fósforo, aplicados separadamente y en conjunto * (Letelier, 1950).*

Localidad	*Efectos individuales*			*Efecto combinado*	*Interacción*
	N	*P*	*N + P*	*NP***	*(NP) - (N + P)*
	qq/ha				
Ovalle	0,1	0,1	0,2	0,2	0,0
Los Andes	—1,4	—1,5	—2,9	0,6	+3,5
Paine	6,5	2,3	8,8	9,4	+0,6
Cauquenes	1,3	1,9	3,2	4,2	+1,0
Ninquihue	1,1	1,5	2,6	7,0	+4,4
Chillán	6,1	1,0	7,1	6,4	—0,7
Quilpolemu	1,8	5,5	7,3	7,8	+0,5
Los Angeles	—1,6	6,4	4,8	11,6	+6,8
Collipulli	0,1	3,9	4,0	6,7	+2,7
Victoria	5,1	0,9	6,0	7,6	+1,6
Temuco	2,4	0,3	2,7	4,1	+1,4
Osorno	3,6	9,0	12,6	10,5	—2,1
Centinela	—0,2	2,5	2,3	5,9	+3,6

* En conjunto se refiere a la aplicación de ambos fertilizantes en una misma parcela. Separadamente se refiere a la aplicación de un fertilizante en una parcela y el otro en otra diferente.
N + P es la suma aritmética de ambos efectos.

** La línea sobre las letras indica efecto combinado.

Los factores que se estudien sobre interacciones pueden ser de la más variada naturaleza. Puede compararse la interacción entre diversas intensidades luminosas, temperaturas relacionadas con la asimilación de carbono o de nitrógeno, en la forma presentada en la Figura III-16. Carter y Day (1965) compararon las interacciones entre la dosis de superfosfato y la carga animal y en su efecto en la producción de lana (Figura III-16).

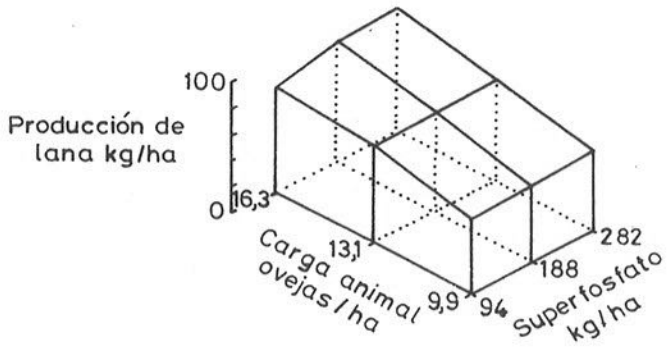


Figura III-16. *Interacciones entre las dosis de superfosfato y la carga animal en relación a la producción de lana de ovinos (Carter,* 1966).

La reacción holocenósica de naturaleza sinergética, entre las densidades de plantas y las dosis de fertilizantes expresada en relación al rendimiento de maíz, durante los últimos años ha sido una de las maneras más eficientes de aumentar la productividad (INIA, 1972). El Cuadro III-1 presenta resultados que ilustran esta interacción. El efecto de la densidad fue equivalente a 2,1 qq/ha cuando el cultivo se hizo sin fertilizantes minerales. La aplicación de fertilizantes fosforados al maíz, establecido en densidades poblacionales muy bajas, sólo produjo un incremento de 0,2 qq/ha. La interacción de la fertilización con la densidad de siembra fue equivalente a 2,6 qq/ha.

Algunos estudios de praderas indican que existe una interacción entre la fertilización y la resiembra de especies mejoradas. Williams, Love y Berry (1957) presentan resultados indicativos de una alta interacción entre la fertilización y la presencia o ausencia de una especie resembrada. El mismo estudio entrega también información respecto al porcentaje de proteína (Cuadros III-17 y III-18).

Ley del control factorial

Los ecosistemas reaccionan holocenósicamente a todos los factores ambientales, pero algunos de ellos tienen mayor poder controlador que los demás (Del Villar, 1929).

Cuadro III-17. *Productividad de la pradera natural fertilizada con azufre y reforzada con Trifolium hirtum (Trébol rosa) (Williams, Love y Berry,* 1957).

Fertilización	*Resiembra con* T. hirtum		*Efecto del trébol*
	Sin trébol	*Con trébol*	
	kg/ha		
Sin azufre	1.211	2.208	+ 997
Con azufre	1.255	3.453	+ 2.198
Efecto del azufre	+ 44	+1.245	Interacción +1.201

Este principio es sólo una ampliación del anterior. Todos los factores son importantes, pero algunos se encuentran en un nivel limitativo del sistema, por lo cual su adición o substracción tiene mayor influencia sobre el ecosistema que la ejercida por otros factores secundarios.

Incrementos decrecientes

Ley de los incrementos decrecientes

La ley de los incrementos decrecientes o ley de Mitcherlich, establece que los incrementos de la producción correspondientes a cantidades crecientes de un factor de la producción son cada vez menores.

La ecuación que cuantifica lo expresado en la ley de Mitcherlich es la siguiente (Figura III-17).

$$y = A\,[1 - e^{-c\,(x+b)}]$$

donde:

y = Productividad real bajo la acción de una determinada cantidad del factor de producción.

A = Productividad máxima posible. Cuando los resultados se expresan en porcentaje es igual a 100.

c = Constante que expresa la pendiente de la curva. Cuando los resultados se expresan en porcentaje su valor igual a 0,693147.

b = Unidades del factor previo a la adición de éste.

x = Unidades adicionales del factor.

La ecuación que representa a la ley (Van der Paauw, 1952) expresada en forma logarítmica es:

$$\log (A - Y) = \log a - c\,(x + b)$$

Cuadro III-18. *Porcentaje de proteína de la pradera natural fertilizada con azufre y reforzada con* Trifolium hirtum *(Trébol rosa) (Williams, Love y Berry,* 1957*).*

Fertilización	*Resiembra con Trifolium hirtum*		*Efecto del trébol*
	Sin trébol	*Con trébol*	
	%		
Sin azufre	4,6	8,5	+3,9
Con azufre	6,0	12,4	+6,4
Efecto del azufre	+1,4	+3,9	+2,5
			Interacción

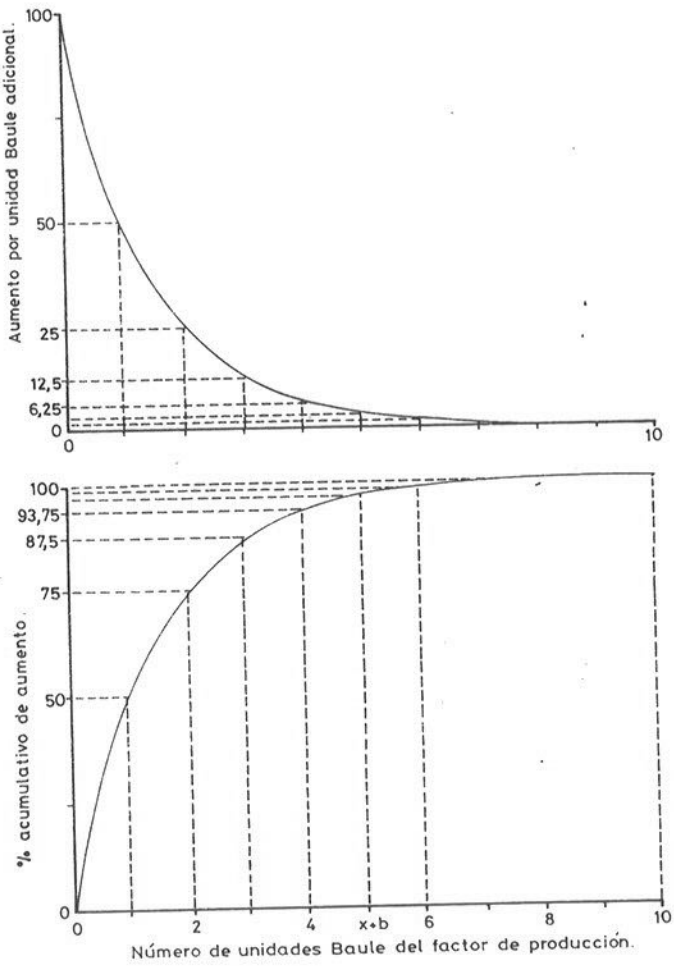


Figura III-17. *Curva de aumento de la productividad al agregar dosis mayores de unidades del factor de producción de acuerdo a la ecuación de Mitcherlich. En el gráfico superior se tiene la curva de aumento por unidad Baule adicional y en el inferior, la curva acumulativa de incrementos correspondientes al factor de la producción.*

La ecuación logarítmica de Mitcherlich puede expresarse en términos de porcentajes. El rendimiento máximo posible A se hace igual a 100, el factor c se hace igual a 0,301 y (x + b) se expresa en unidades, siendo la unidad equivalente a la magnitud del factor necesaria para producir el cincuenta por ciento del aumento máximo posible. En el Cuadro III-19 se presentan los valores de la curva al aplicar cantidades crecientes del factor.

Originalmente se propuso una ecuación rectilínea:

$$y = a + bx$$

y la hipótesis de que el rendimiento es directamente proporcional al incremento del factor de producción y que cualquier desviación de la curva se debe a otras causas, tal como la interferencia debida a la aparición de otras limitantes. Esta hipótesis fue defendida por Liebig, Mayer y Wagner (Browne, 1942). Otro grupo de críticos de la ley de Mitcherling, propuso la ecuación de una parábola (Frohlich, 1912):

$$y = a + bx - cx^2$$

La ecuación muestra la depresión en los rendimientos que ocurre luego que se alcanza el óptimo (Figura III-18).

Uno de los objetivos principales del gobierno alemán durante el período anterior a la segunda guerra mundial fue el aumento de la productividad agrícola. Una de las medidas que se tomó para estudiar el problema de la productividad, fue la realización de análisis de suelos en prácticamente la totalidad de los campos de cultivo de la nación. Además de los exámenes químicos de suelo, se hizo entre los años 1934 y 1938, 27.000 ensayos de campo para determinar la reacción de los cultivos principales a las dosis variables de

Cuadro III-19. *Rendimientos y porcentaje de aumento de rendimiento al adicionar cantidades variables de un factor de la producción, de acuerdo a la fórmula de Mitcherlich expresada en porcentaje.*

Unidades Baule del factor de producción $x + b$	*Rendimiento Porcentaje del máximo* $A = 100\%$	*Aumento de rendimiento al adicionar una unidad*
	%	%
0	0	0
1	50	50
2	75	25
3	87,5	12,5
4	93,75	6,25
5	96,875	3,125
6	98,4375	1,5625
7	99,21875	0,78125
8	99,609375	0,390625
9	99,804688	0,1953125
10	99,902339	0,09765625

nitrógeno, fósforo y potasio (Wilcox, 1949). Los resultados de esos estudios fueron publicados posteriormente (Mitcherlich, 1947 y Gerike 1947).

El Cuadro III-20 presenta el resultado de 7.165 ensayos de campo con fósforo, 9.953 con potasio, 10.261 con nitrógeno. La concordancia entre los valores obtenidos experimentalmente y los calculados es muy buena. Las curvas de los tres elementos estudiados se aproximan bastante en todo su rango, a la calculada teóricamente con la ecuación general. Sólo con el nitrógeno, a partir de 0,6 unidades Baule se demuestra una depresión de los rendimientos. Van der Paauw (1952) al contrario de Wilcox concluye que el método propuesto por Mitcherlich basado en la asunción de un valor constante de c igual a 0,6

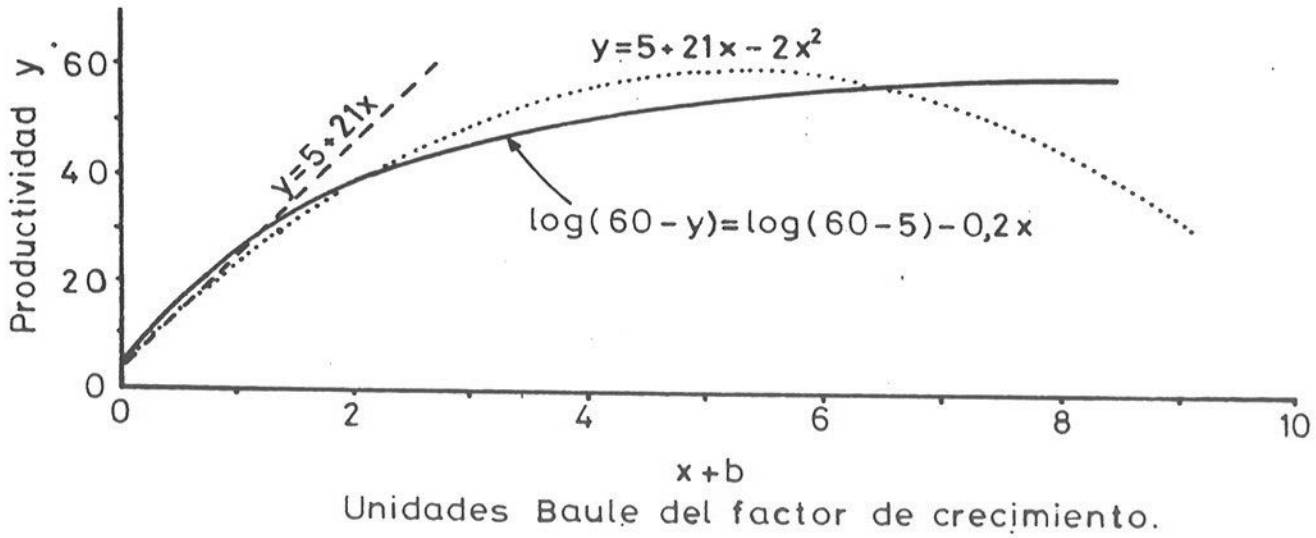


Figura III-18. *Relación entre la productividad y el factor de crecimiento de acuerdo a tres hipótesis: línea recta* ($y = a + bx$), parábola ($y = a + bx - cx^2$) *e incrementos decrecientes* [$\log (A - y) = \log A - c (x + b)$] según Browne (1942).

Cuadro III-20. *Estudios de fertilización mineral. Resultados experimentales en Alemania, de dosis de nitrógeno, fósforo y potasio y valores calculados por la ecuación de Mitcherlich (Según Wilcox, 1947).*

Número de ensayo	Cultivo	Origen de la información	Unidades Baule 0,0	0,5	0,6	0,8	0,9	1,2	1,6
		P_2O_5	qq/ha						
501	Trigo	Experimental	24,9	27,0	27,9	—	29,8	29,8	
		Calculado	24,9	27,0	28,3	—	29,2	29,8	
3.045	Todos los granos	Experimental	22,8	25,1	26,1	—	27,8	28,2	
		Calculado	22,8	25,1	26,5	—	27,9	28,2	
1.642	Papas	Experimental	237,0	251,0	261,0	—	269,0	275,0	
		Calculado	237,0	253,0	263,0	—	270,0	274,0	
238	Remolacha azucarera	Experimental	358,0	379,0	389,0	—	404,0	—	
		Calculado	358,0	377,0	389,0	—	404,0	—	
1.535	Heno de vega	Experimental	62,8	73,8	78,2	—	81,8	89,2	
		Calculado	62,8	72,9	79,5	—	83,9	86,8	
105	Heno de trébol	Experimental	72,0	76,0	86,5	—	89,6	95,2	
		Calculado	72,0	80,4	86,1	—	89,8	92,5	
		K_2O							
562	Trigo	Experimental	28,1	—	29,8	30,1	—	31,2	—
		Calculado	28,1	—	29,7	30,1	—	30,7	—
2.151	Todos los granos	Experimental	24,5	—	26,2	26,7	—	27,6	—
		Calculado	24,5	—	26,3	26,7	—	27,4	—
3.678	Papas	Experimental	247,0	—	—	264,0	—	268,0	275,0
		Calculado	247,0	—	—	264,0	—	269,0	272,0
330	Remolacha azucarera	Experimental	358,0	—	—	383,0	—	389,0	407,0
		Calculado	358,0	—	—	383,0	—	389,0	394,0
2.565	Heno de vega	Experimental	67,8	—	—	78,3	—	81,5	85,3
		Calculado	67,8	—	—	78,6	—	81,6	83,5

			Unidades Baule 0,0	0,3	0,4	0,5	0,6	0,8
		N						
903	Trigo	Experimental	23,8	28,9	30,7	32,3	33,1	—
		Calculado	23,8	29,1	30,7	32,4	33,9	—

Número de ensayo	Cultivo	Origen de la información	Unidades Baule						
			0,0	0,5	0,6	0,8	0,9	1,2	1,6
1.074	Papas	Experimental	212,0	264,0	248,0	—	264,0	274,0	
		Calculado	212,0	264,0	248,0	—	264,0	280,0	
314	Remolacha azucarera	Experimental	344,0	—	—	—	398,0	418,0	
		Calculado	344,0	—	—	—	401,0	418,0	

en el caso del fósforo, 0,4 en el caso del potasio y de 0,122 en el caso del potasio, carece de fundamentos fisiológicos y rechaza sus ventajas sobre otros métodos convencionales.

Unidad Baule

Es la cantidad de un factor de la producción necesaria para producir la mitad del incremento maximo.

La importancia de la determinación de la unidad Baule para cada factor reside en la aplicación práctica de la recomendación de tratamientos. Conociendo la magnitud, es posible hacer una prognosis de rendimiento para cualquier cantidad de aplicación del factor.

Teóricamente es posible determinar el valor de la unidad Baule para cualquier factor regulador de la productividad de un sistema ecológico, como: número de labores de preparación de suelo, control de malezas, dosis de semilla, intensidad de la luz, cantidad de fertilizantes, etc.

El valor de la unidad Baule calculado para los fertilizantes principales es el siguiente (Wilcox, 1949):

Nitrógeno: 250 kg/ha de N.
Fósforo: 50 kg/ha de P^2O^5.
Potasio: 35 kg/ha de K^2O.

La magnitud de la Unidad Baule puede que no corresponda a la realidad, pues en algunos casos, como ocurre con el nitrógeno en cantidades menores a una unidad, ya comienzan a aparecer los síntomas de toxicidad. Los rendimientos decrecen a menudo, simultáneamente con la aparicición de los síntomas.

La aplicación de fertilizantes fosforados, en suelos de alto poder de fijación de fósforo requiere del suministro en cantidades superiores a la calculada por la ecuación para alcanzar, por cada unidad Baule, un rendimiento equivalente al cincuenta por ciento del máximo. El efecto de la unidad debe calcularse de acuerdo a lo que la planta puede utilizar o está disponible para ella y no en base al total adicionado.

La validez de la unidad Baule no está clara. Pero el significado del concepto puede ser el valor en la resolución de problemas ecológicos, aun cuando, cuantitativamente, en algunos casos no fuera adecuado.

Ecocibernética

El ecosistema está regulado en su arquitectura y funcionamiento por mecanismos cibernéticos o controles naturales. Estos mecanismos le dan estabilidad al sistema, permitiéndole mantenerse en estado constante o variar dentro de márgenes restringidos, a pesar de estar afectado por variaciones ambientales de rango mayor.

La comprensión de los principios fundamentales que dan las bases de la regulación automáticca y control, tienen un papel importante en ingeniería. El desarrollo tecnológico actual sólo se pudo lograr luego de alcanzarse un mayor conocimiento de la teoría de sistemas (Becht, 1974).

Diversas teorías sobre los mecanismos biológicos fueron enunciadas, según el mismo autor, a partir del siglo XVII por diversos autores (Verveen, 1971; Smuts, 1926; Meyer, 1940; Von Bertalanffy, 1940). Todo ello culminó en los trabajos de Wiener (1948) y de Shannon y Weaver (1949), donde se combinó la biología y las matemáticas, dando lugar a la iniciación de la cibernética o ciencia de controles. Estos dos trabajos constituyen las raíces de la teoría de sistemas (Becht, 1947).

Según Distéfano, Stubberud y Williams (1967) un sistema es un arreglo de componentes físicos o un juego o colección de cosas, que están conectadas o relacionadas de manera que actúan o constituyen una unidad o un todo. Los términos

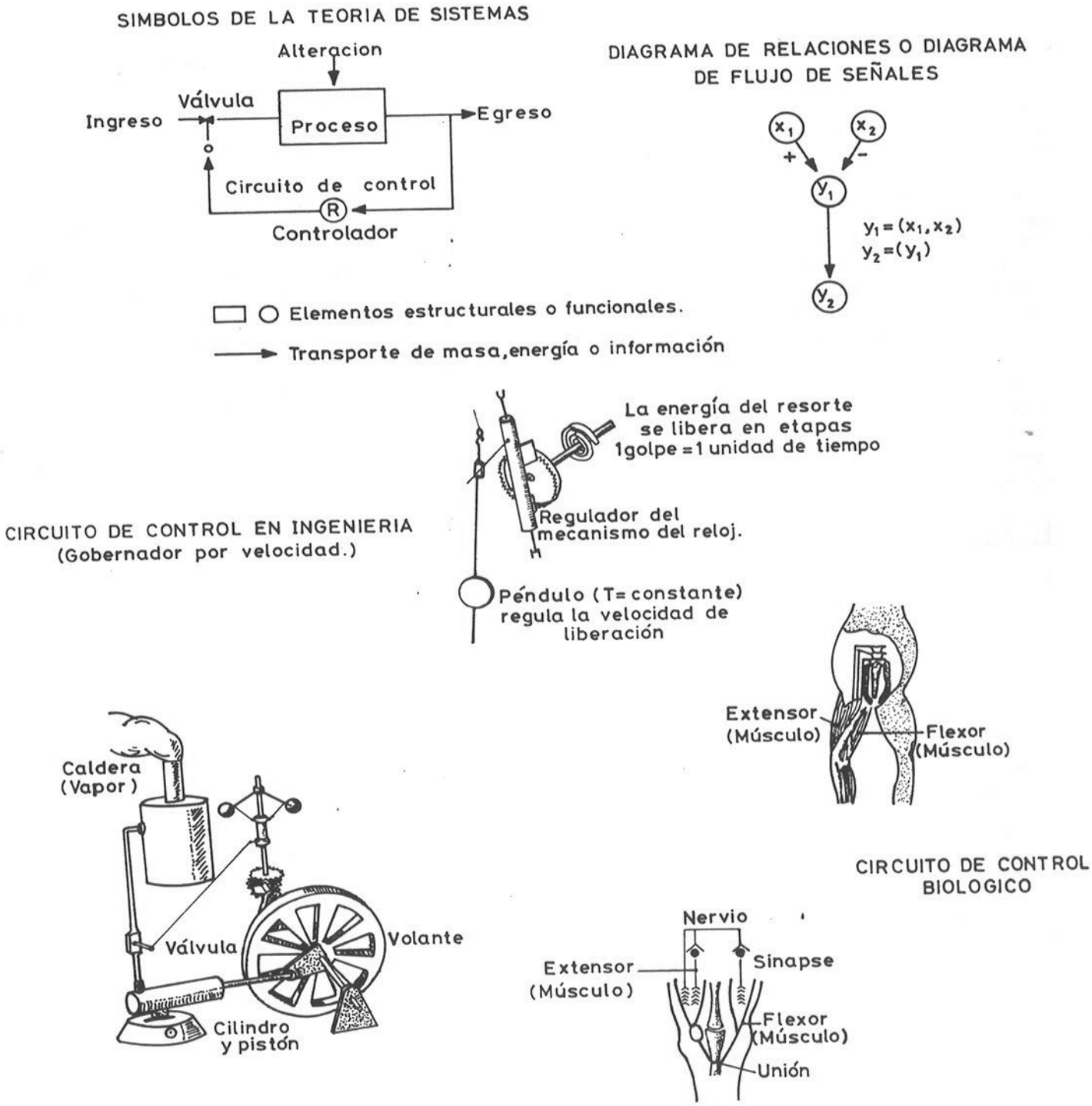


Figura III-19. *Algunos mecanismos automáticos de control en biología e ingeniería según Becht (1974).*

conexión y relación, en cualquier sistema dinámico, significan transporte de masa, de energía o de información (Becht, 1974).

El sistema ecológico o ecosistema funciona como una unidad y está regulado por diversos mecanismos que le infringen características de homostasis, de manera análoga a lo que es la regulación automática y de control en ingeniería. El término homostasis tiene su origen en homo que significa semejante y stasis que significa estabilidad o reposo.

La cibernética debe ser considerada simplemente como otra forma de plantear un problema (Margalef, 1968). Cualquier sistema está compuesto de una multiplicidad de elementos, los cuales pueden encontrarse en estados diversos; pero el estado en que éstos se encuentran, influyen a su vez al estado de los demás. Esta interrelación entre componentes se denomina retroalimentación o anillo de retroalimentación. La retroalimentación negativa es estabilizadora, tal como ocurre en una epidemia (Margalef, 1968). Otros ejemplos aparecen en la Figura I-4, en los cuales se relacionan con la explosión demográfica y las disponibilidades de alimentos en el mundo.

Odum (1972 b) distingue tres mecanismos cibernéticos básicos:

Acción recíproca de retroalimentación positiva y negativa o círculo de retroalimentación, el cual es característico de lo que ocurre a la relación predator-presa;

Mesa homostática donde se mantiene una tendencia a mantenerse dentro de ciertos límites la retroalimentación negativa, aunque eventualmente la retroalimentación positiva puede sobrepasarles y concluir en la destrucción del sistema;

Unidad de control, sistema en el cual una parte de la salida se utiliza como retroalimentación negativa, el cual se ejemplariza con sistemas análogos al termostato.

Una revisión más completa sobre el tema puede lograrse a través de los trabajos de Margalef (1968), Becht (1974) Wiener (1948) y Distéfano, Stubberud y Williams (1967). Algunos ejemplos de mecanismos reguladores de sistemas se presentan en la Figura III-19.

Bibliografía

Baker, H.G. 1965. *Characteristics and modes of origin of weeds.* En: *The genetics of colonizing species.* Academic Press. N.Y.

Baker, H.G. 1971. *Human influences on plant evolution.* Bioscience 21:108.

Becht. G. 1974. *Systems theory. the ey to holism and reductiom.* Bioscience 24: 569-579.

Benson, R.L. 1971. *On the necessity of controlling the level of insecticide resistence in insect population.* Biosciense 21:1160-1165.

Billings, W.D. 1952. *Environment complex in relation to plant growth and distribution.* Quart. Rev. Biol. 27:251-265.

Billings, W.D. 1968. *Las plantas y el ecosistema.* Herrero Hnos. Sucesores. S.A. México. 168p.

Blackman, F.F. 1905. *Optima and limiting factors.* Ann. Bot. 19:281-295.

Bouyer, S. 1967. *L'interaction azote x phosphore dans les recherches sur la fertilization des sols tropicaux.* En: *Colloque sur la fertilité des sols tropicaux.* Vol 1:397-410.

Bradshaw, A.D. 1952. *Populations of Agrostis tenuis resistant to lead and zinc poisoning.* Nature 169: 1098.

Brougham, R.W. 1960. *The effect of frequency and intensity of grazing on the genotypic structure of a ryegrass population.* N.Z. Jour. Agr. Research 3:422-453.

Brouwer, R. 1968. *Morphological and physiological adaptation to external conditions.* Acta Botánica Neerlandica 17:78-80.

Brown, L.R. 1965. *Population.growth, food needs and production problems.* En: R.L. Davis et al. (ed.). *World population and fodd supplies,* 1980: American Society of Agronomy. Special Public. :3-22.

Brown, W.L. 1960. *Ants, acacias and browsing mammals.* Ecol. 41:587-592.

Browne, C.A. 1942. *Liebig and the law of minimum* :71-82. En: Moulton, F.R. (ed.). *Liebig and after Liebig. A century of progress in agricultural chemistry.* Amer. Assoc. Advanment of Sci. N° N° 16. 111 p.

Cain, S.A. 1944. *The foundations of plant geography.* Harper and Brothers. N.Y. 566p.

Canfield, R.H. 1957. *Reproduction and life span of some perennial grasses of southern Arizona.* J.Range Manage 10: 199-203.

Cook, S.C.A., C. Lefebvre y T. McNeilly. 1972. *Competition between metal tolerant and normal plant populations on normal soil.*

CSIRO. 1972. *Marsupials versus livestock.* Rural Research in CSIRO. 76:13-14. Junio.

Dansereau, P. 1957. *Biogeography. An ecological perspective.* Ronal Press H.Y. 767 p.

Danserau, P. 1966. *Ecological impact and human ecology.* En: Darling, F.F. y J.P. Milton *Future environments of North America:* 425 462. Natural History Press. N.Y. 767 p.

Daubenmire, R. 1968. *Plant synecology.* Harper and Row, N.Y.

Detwyler, T.R. 1971. *Modern man and environment.* En: Detwyler, T.R. (ed.) *Man's impact on environment.* MacGraw-Hill Book C. N.Y.: 2-9.

Distéfano, J.J., A.R. Stubberud e I.J. Williams. 1967. *Feedback and control systems.* Shaum Publishing Co. N.Y.

Du Rietz, E. 1921. *Zur metodologischen Grundlagen der modern Pflanzensoziologie.*

Du Rietz, E. 1928. *Kritik an Planzen soziologischen Kritidern. Bot. Not.* 1.

Ellison, L. 1960. *Influence of grazing on plant succession of range lands.* Bot. Review 26:1-78.

Friederichs, K. 1927. *Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höeren Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwissenchaften* 15:153-157 y 182-286.

Gandarillas, M.J., E. Acevedo H. y R. García L. 1968. *Estudio de la productividad del maíz en la provincia de Santiago.* Agric. Técn. 28:7-15. Santiago.

Gastó C., J. 1969. *Comparative autecological studies of Eurotia lanata and Atriplex confertifolia.* Utah State Univ. Ph. D. Disertation. Logan. Utah. 287 p.

Gerikke, S. 1947. *Investigations on the law of yield.* I. *Zeitschrift planzenernahrung Dungung Bodenkunde.* 38: 54-65. II. 38: 215-229. III. 39: 245-258.

Good, R. 1931. *A theory of plant geography.* New Phytologist 31: 149-171.

Gregory, R.P.G. y A.D. Bradshow. 1965. *Heavy metal tolerance in populations of Agrostis tenuis Sibth and other grasses.* New Phytol. 64: 141-143.

Harradine, F. 1954. *Factors influencing the organic carbon and nitrogen levels in California soils.* Thesis, Univ. of Calif., Berkeley, Calif. ley, Calif.

Heiser, C.B. 1969. *Some consideration on early plant domestication.* Bioscience. 19: 228-231.

Hendriks et al. (1960). *Know your limiting factors in crop production.* Amer. Potash Inst. Public. 41 p.

Hooker, H.D. 1917. *Leibig's law of minimum in relation to general biological problems.* Science. 46: 197-204.

INIA. 1972. *Investigación agropecuaria.* Inst. Inv. Agropecuaria. 446 p.

Kemp, E.B. 1937. *Natural selection within plant species.* Jour. Heredity. 28:329-337.

King, L.J. 1966. *Weeds of the world. Biology and control.* Interscience Publishers. N.Y.

Kylin, H. 1926. *Uber begriffsbildung und Statistik in der Planzensoziologia.* Bot. Not. 3.

Lamphrey, H.F. 1963. *Ecological separation of the large mammals in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika.* E. Afr. Wildlife Jour. 1:63-92.

Letelier, E. 1950. *Abonos.* En: *Siete años de investigación agrícola.* Dir. Gen. Agric., Dept. Inv. Agri. Santiago.

Letelier, E. 1955. *Experimentación sobre abonos.* Agricultura y Ganadería. 1 (2): 5-8.

Liebscher, G. 1895. *Untersuchungen uber die Bestimmung des Dungerbedurfnisses der Ackerboden und Kulturpflanzen.* Jour. Landwirtsch, 43: 49-216.

Liebig, J. 1855. *Die Grundsatze der Agriculturchemie mit Rucksicht auf die in England angestellten Untersuchungen.* F. Vieweg und Sohn, Braunschweig.

Love, L.D. 1960. *The Frazer experimental forest. Its work and aims.* USDA Forest Service. Rocky Mountain Forest and Range Exp. Sta. Station Paper 8. 16 p.

Margalef, R. 1968. *Perspectives in ecological theory.* Univ. Chicago Press. III p.

Marshal, D.R. y S.K. Jain. 1968. *Phenotypic plasticity of Avena fatua and A. barbata.* The American Naturalist 102: 457-467.

Mason, H.L. 1946. *The edaphic factor in narrow endemism.* I. *The nature of environmental influences.* Madroño: 209-266.

Mayer, A. 1912. *Das gesetz des Minimums: eine logarithmishe Funktion?* Landwirtsh. Versuch-Stat. 78: 115-125.

Mayr, D. 1961. *Cause and effect in biology.* Science 134: 1501-1506.

Maximov, N.A. 1929. *The plant in relation to water.* Allen y Unwin, London. 451 p.

McMillan, C. 1959. *The role of ecotypic variations in the distribution of the central grasslands of North America.* Ecol. Monog. 29: 285-308.

Mc Neilly, T. 1968. *Evolution in closely adjacent plant populations.* III. *Agrostis tenuis on a small copper mine.* Heredity 23: 99-108.

Meringo, A. de. 1952. *Lógica y ética.* Lumen, Lima, Perú, 168 p.

Meyer, A. 1940. *Hauptgedanken des holismus.* Acta Biotheor. 5: 85-116.

Mitcherlich, E.A. 1909. *Das gesetz des Minimums und das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages.* Landwirtsh. Jahrbucher 38: 537-552.

Mitcherlich, E.A. 1912. *Das Gesetz des Minimums und das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages.* Landwirch. Jahrbucher 42: 423-424; 43: 405-435; 649-668.

Mitcherlich, E.A. 1947. *Results on more than 27.000 field tests with fertilizers.* Zeitschrift Planzenernahung Dungung Boderkunde. 38: 22-35.

Morishima, H., H.I. Oka y W.T. Chang. 1961. *Directions of differentiation in populations of wildrice, Oryza perennis and O. Sativa F. spontanea.* Evolution 15: 326-339.

Nitsenko, A.A. 1948. *The problem of boundaries of plant associations in nature.* Botanicheskii Zhurnal (Journal of Botany) 25: 487-495.

Odum, E.P. 1959. *Fundamentals of ecology.* W.B. Saunders, Philadelphia. 546 p.

Odum, E.P. 1972. *Ecosystem theory in relation to man.* En: Wien, J.A. (ed.). *Ecosystem struc-*

ture and function. Oregon State Univ. Press: 11-24.

Oka, H. y H. Morishima. 1971. *The dynamics of plants domestication: cultivation experiments with Oriza perennis and its hybrid with O. Sativa.* Evolution. 25: 356-364.

Peterson, R.A. 1962. *Factors affecting resistance to heavy grazing in needle and thread grass.* J. Range Manage. 15: 183-189.

Phillips, J. 1935. *Succession, development, the climax and the complex organism; an analysis of concepts.* III. Jour. Ecol. 23: 488-508.

Raven, P.H. 1964. *Catastrophic selection and edaphic endemism.* Evolution 18: 336-338.

Rivas A., S. y H. Espinoza Z. 1969. *Principales factores de éxito en la producción de trigo en la zona sur.* Agroinformativo. Serv. Agric. y Ganadero e Inst. de Inv. Agropecuarias. 30. 4 p.

Rumker, R. von, H.R. Guest, y W.M. Upholt. 1970. *The search for safer, more selective and less persistent pesticides.* BioScience 20: 1004-1007.

Schenkel, S.G. 1971. *Diagrama de fertilidad.* Turrialba 21: 263-271.

Schenkel, S.G. y P. Baherle. 1971. *Exploración de deficiencias nutritivas con suelos en macetas.* II. Método usado. Agr. Téc. 31: 9-24. Santiago.

Schenkel, S.G., E. Pino B. y T. Floody A. 1971. *Exploración de deficiencias nutritivas con suelos en macetas.* III. *Cálculo de las líneas de fertilidad sobre el diagrama de fertilidad.* Agr. Téc. 31: 106-115. Santiago.

Shannon, C.E. y W. Weaver, 1949. *The mathematical theory of communication.* Univ. Illinois Press, Urbana.

Shelford, V.E. 1913. *Animal communities of temperate America.* Univ. Chicago Press. Chicago. 362 p.

Smith, C.C. 1970. *The coevolution of pine squirrels (Tamiasciurus) and conifers.* Ecol. Monog. 40: 349-371.

Smuts, J.C. 1926. *Holism and evolution,* MacMillan, N.Y.

Snaydon, R.W. y M.S. Davies. 1972. *Rapid regulation differentiation in a mosaic environmet.* II. *Morphological variation in Anthoxanthum odoratum.* Evol. 26: 390-405.

Steinhoff, R.J. 1970. *Norhern Idaho ponderosa pine racial variation study. 50 years results.* USDA Forest Service. Res. Note INT-118. 4 p.

Stirton, R.A. 1947. *Observations on evolutionary rates in hypsodonthy.* Evolution 1: 32-41.

Sukachev, V.N. 1930. *Manual for forest types research.*

Swearing, M. L. y D.R. Griffith. 1963. *Summary of county corn hybrid demonstrations.* 1962. Purdue Univ. Cooperative Extension Service, Mimeo AY 154 Lafayette, Indiana.

Taylor, W.P. 1934. *Significance of extreme or intermitent conditions in distribution of species and management of natural resources with a restatement of Liebig's law of the minimum.* Ecol. 15: 274-279.

Thevin, C. 1967. *Exemple d'une etude regionale de fertilization en culture cotoniere.* En: *Colloque sur la fertilité des sols tropicaux.* Vol. 1: 211-220.

Tollenaar, H. 1969. *Deficiencia de boro en plantaciones de pino en la zona central de Chile.* Agr. Técn. 29: 85-88.

Van der Paauw F. 1952. *Critical remarks concerning the validaty of the Mitcherlich effect law.* Plant and Soil 4: 97-106.

Verveen, A.A. 1971. *The early history of cybernetics.* Math, Biosci. 11: 5-29.

Vicens, O., J. y P. Joustra P. 1967. *Hacia una producción de media tonelada de ovino por hectárea, en secano de pluviometría media.* Investigación y Progreso Agrícola 1: 19-20.

Villar, H. del. 1929. *Geobotánica.* Labor. Barcelona. 339 p.

Von Bertalanffy, L. 1940. *Der organismus als physikalisches System betrachtet.* Naturwissenchaften 28: 521-531.

Wangerin, W. 1925. *Beitrage zur planzensoziologischen Begriffsbildung und Terminologie Beih. zum Fedde Repertorium.* 36.

Watt, K.E.F. 1973. *Principles of environmental science.* McGraw-Hill Book Co. N.Y. 319 p.

Wiener, N. 1948. *Cybernetics.* M.I.T. Press, Cambridge.

Wilcox, O.W. 1949. *Verification of the Mitcherlich effect law.* Agron. Jour. 41: 225-229.

Williams, W.A., R.M. Love and L.J. Berry. 1957. *Production of range clovers.* Calif. Agric. Exper. Station Extension Serv. Circ. 458. 19 p.

Wollny, E. 1891. *Die Kultur der Getreidearten M. Rucksicht auf Erfahrung u. Wissenschaft,* P. 67. Winter, Heidelberg.

Workman, J.P. y N.E. West. 1969. *Germination of Eurotia lanata in relation to temperature and salinity* 48: 659-661.

Workman, J.P. y N.E. West. 1969. *Ecotypic variation of Eurotia lanata population in Utah.* Botanical Gazette. 130: 26-35.

IV

METODOLOGIA CLINICA

Ciencia es intentar hacer que la diversidad caótica de los sentidos-experiencia corresponda a un sistema lógico y uniforme de pensamiento.

EINSTEIN, 1940

El estudio de ecosistemas silvoagropecuarios, presumiblemente defectuosos, requiere de una medotología que permita conocerlos analítica e integralmente. El resultado del análisis y síntesis del sistema debe, además, permitir conocer la causa de su mal funcionamiento, la magnitud de su desviación del funcionamiento, arquitectura y singenética normal e indicar las medidas correctivas que deban tomarse para mejorársele.

El objetivo que se persigue en el presente trabajo es proporcionar un enfoque general de las posibilidades para hacer un estudio clínico general del ecosistema, considerado en este caso como el paciente. Por tratarse de un tema tan amplio, no se puede pretender hacer un examen exhaustivo sobre la materia, sino que sólo presentar como hipótesis los fundamentos metodológicos por seguir al estudiar al paciente silvoagropecuario, el ecosistema. En trabajos posteriores se pretende presentar en detalle la metodología que deba emplearse en el estudio específico de alguno de los componentes o de los procesos que intervienen en el ecosistema normal o sano.

La metodología empleada en la determinación del estado de salud ecológica de un ecosistema antrópico, de naturaleza silvoagropecuaria, no está clara. Una de las razones de ello es que no existe un criterio general sobre lo que es el paciente. Los diversos especialistas que analizan al paciente ecológico consideran generalmente sólo una fracción de él, en lugar de indicar el análisis considerando al ecosistema como una sola unidad indivisible.

La unidad ecológica fundamental es el ecosistema y todo él constituye el paciente silvogropecuario. Aquellos ecosistemas que presentan algún indicio que haga presumir que esté defectuoso en su funcionamiento o estructura, deben ser examinados integralmente o como un todo. El trabajo del especialista no tiene sentido si antes no se ha hecho un estudio general de todos los elementos que componen el sistema ecológico.

El título del presente capítulo, como asimismo, el enfoque que se le ha dado, es diferente del tradicional en relación al tema. El concepto de clínica se utiliza en medicina con una acepción que significa examen y tratamiento de pacientes. En el caso de la medicina humana el paciente es el hombre y en el caso de la medicina veterinaria, son otras especies animales. El estudio clínico del paciente involucra la posibilidad de enfermedad. El paciente, en ciencias silvoagropecuarias, es el ecosistema y se le califica como enfermo cuando su arquitectura y funcionamiento no se ajustan al estándar, normal o ideal. Cuando ello ocurre existe imperfección, desorden, estado defectuoso, perturbación, o en general, signos que indican que el sistema no está sano.

El estado de salud ecológica de un sistema antropogénico es difícil de definir. Involucra establecer artificialmente patrones de comparación que pueden ser muy variables de acuerdo al lugar, época y circunstancias. La salud del sistema ecológico antrópico, además de indicar que la arquitectura y funcionamiento sea normal o sana, debe indicar que la magnitud de su productividad neta, el grado de canalización antrópica y la calidad del producto obtenido se ajusten a patrones establecidos o susceptibles de serlo. El clínico ecológico debe, por lo tanto, definir al patrón normal, simultáneamente con examinar los signos del paciente, presumiblemente enfermo.

La metodología clínica propuesta en este trabajo se divide en cinco etapas fundamentales. La primera de ellas se refiere al examen clínico, que consta de dos partes. Inicialmente se hace una reseña general del paciente y en la segunda, el examen general o anamnesis de todos sus componentes. No se pretende, en esta etapa, conocer si el sistema está sano o enfermo, sino que estudiar sus signos o estado del sistema. Las evaluaciones ecológicas de la naturaleza tienen como objetivos obtener la información básica que permita conocer y evaluar los sistemas en su distribución geográfica y proporcionar la información que contribuya al mejor uso y manejo de la naturaleza (Love y Begg, 1966).

La posesión del examen permite al clínico silvoagropecuario proceder a su interpretación ecosistemática a través del diagnóstico. Debe hacerse siguiendo una metodología *ad hoc* para ecosistemas, donde existen componentes bióticos y abióticos, vegetales y animales, herbívoros y carnívoros, importaciones y exportaciones. Dada la importancia del diagnóstico y la extensión del tema, no es posible, en el presente trabajo,

presentarlo en su totalidad. Sólo se entregan los fundamentos generales de lo que, a juicio del autor, debe constituir los elementos básicos del diagnóstico.

Junto con diagnosticarse la naturaleza de la enfermedad ecológica, debe pronosticarse el curso de ella. Prognosis es la predicción del curso probable de una enfermedad y de las posibilidades de recuperación del paciente. El diagnóstico puede hacerse siguiendo la metodología tradicional de interpretación de los signos indicativos de síntomas, luego de determinarse el status praesens del paciente.

Otra forma de diagnosticar es a través de la simulación de modelos. En este caso, no se miden necesariamente los signos que estén correlacionados con enfermedades, sino que directamente los factores y elementos que intervienen en el funcionamiento. Teóricamente, es la forma ideal de diagnosticar, pero está limitada en la actualidad por la carencia de la información básica necesaria para calcular el modelo simulado, y en las deficiencias y discrepancias que aún existen entre los especialistas en relación a las ecuaciones que permiten definir las funciones de cada nodo.

La primera prognosis que se hace es la del paciente aún no tratado y constituye la prognosis pretratamiento. Es la predicción del curso de la enfermedad y de las posibilidades de recuperación del paciente no tratado, de acuerdo a los resultados del diagnóstico y a la evidencia registrada en la anamnesis.

El resultado del diagnóstico concluye en la recomendación del tratamiento que debe aplicársele al paciente para su recuperación. Ello significa planificar la modificación de los valores registrados en la anamnesis. El grado de modificación a que se debe someter un ecosistema enfermo para transformarse en normal, depende de la dificultad de transformación del factor y de la diferencia que exista entre el paciente en su estado real y las características que debería tener si su salud fuera adecuada. El nivel y estructura ideal del ecosistema sano es variable, de acuerdo a las condiciones económicas y sociológicas generales del país, en un momento determinado. La transformación ecosistémica de un nivel tecnológico a otro significa esfuerzos, a menudo muy elevados, que pueden llegar a sobrepasar el producto o beneficio obtenido con ese esfuerzo. El tratamiento sugerido debe concordar con sus posibilidades de aplicación, de acuerdo a la región, país y situación del momento. Junto con recomendarse un tratamiento debe hacerse la prognosis postratamiento, vale decir la predicción del curso de la enfermedad del sistema ecológico luego de aplicado el tratamiento.

La estrategia o procedimiento de aplicación del tratamiento puede ser muy variable y se aleja del examen mismo del sistema. Depende, a menudo, de los recursos materiales que se disponga y de las circunstancias generales que puedan hacer una estrategia más recomendable que otra, pues un mismo tratamiento puede aplicarse siguiendo varias estrategias. Este es fundamentalmente un problema económico, al contrario del examen, diagnóstico y recomendación de tratamiento, que son fundamentalmente problemas ecológicos silvoagropecuarios.

La última etapa es la de comprobación clínica o demostración. En ella se presenta la información que permite comparar el examen, diagnóstico, tratamiento y estrategia, con la realidad del ecosistema. La comprobación puede indicar congruencia entre la prognosis pretratamiento y el resultado final o ecosistema resultante, siempre que se haya seguido el tratamiento recomendado y se le haya aplicado siguiendo una estrategia adecuada. Esta última etapa es fundamental si se desea conocer la calidad del proceso clínico.

La metodología propuesta en el presente trabajo es el resultado de la interpretación que se ha hecho de un número considerable de obras de ecología básica, como asimismo, de estudios silvoagropecuarios. Ello, unido a los fundamentos de lógica, de raciocinio, de matemáticas, de medicina y de lógica aplicada presentan un conjunto armónico que da las bases de la metodología clínica de ecosistemas.

El estudio clínico del ecosistema debe hacerse siguiendo e interpretando los fundamentos, información y conocimientos analíticos e integrados de sus componentes, acumulados en la literatura científica relacionada con los estudios silvoagropecuarios. El estudio de los componentes del sistema, considerados en forma aislada y sin establecer relaciones causativas o de otra índole, no es ciencia, sino que simplemente una acumulación de conocimientos. La ciencia, según Poincaré es ante todo, una clasificación, una manera de relacionar hechos que las apariencias separan, por más que estén unidos por algún parentesco natural y oculto.

Examen clínico

La primera etapa en el estudio del ecosistema es el examen clínico. Consiste fundamentalmente en estudiar detallada y cuidadosamente la arquitectura, el funcionamiento y la singenética del paciente, que en este caso es el ecosistema. Las razones por la cual se practique un examen clínico en un ecosistema pueden ser de variada naturaleza, aunque frecuentemente se estudian los sistemas que se presumen ecológicamente enfermos. La enfermedad del sistema pude ser de naturaleza variada y estar ocasionando alteraciones que conduzcan a su destrucción. En otros casos, la productividad del ecosistema puede ser inferior a la observada en otros sistemas similares,

por lo cual se presume también que el paciente pueda estar enfermo.

Algunos ecosistemas naturales o modificados funcionan normalmente, pero el producto final no corresponde a la calidad o característica de lo que se desea obtener. De acuerdo al principio de uso múltiple, la tierra puede ser destinada a varios usos inedependientes o en conjunto: reproducción de flores, frutos, hojas, tronco y tallos, raíces, tubérculos, corteza, savia, carne, cuero, grasa, leche. piel, lana, agua, vida silvestre, recreación, urbano-industrial-vial y otros.

Cualquier cambio que se pretenda introducir a un sistema ecológico, debe realizarse después de su examen cuidadoso. La baja productividad, o el nivel deficitario de un sistema deben tener su origen en alguna característica arquitectónica, singenética o de funcionamiento, que se encuentre en estado defectuoso. El examen clínico que se le practique al paciente ecológico debe entregar la información necesaria para descubrir las causas o factores que interfieren el normal funcionamiento del sistema.

Los factores que afectan las exportaciones de los ecosistemas, tanto respecto a su. cantidad como a su calidad, pueden clasificarse en dos grupos: permanentes y controlables. Los primeros son difíciles o muy difíciles de modificar, por lo cual se presenta la necesidad de alterar sólo los factores controlables del ecotopo, fitocenosis o zoocenosis, para transformarlos hasta que alcancen el óptimo y elevar en esta forma la productividad o la eficiencia del sistema (Gandarillas, Acevedo y García, 1969).

Las transformaciones estructurales de un sistema ecológico pueden ser muy delicadas, especialmente cuando la unidad es de baja estabilidad. Las transformaciones realizadas atolondradamente, sin el examen clínico adecuado, concluyen frecuentemente en el fracaso, transformando el sistema original en otro de funcionamiento defectuoso e inestable.

El examen clínico del ecosistema es el estudio, observación y medición de sus signos. Signo, de acuerdo a la definición del diccionario, es algo que por su naturaleza o convencionalmente, evoca en el entendimiento la idea de otra. El estudio detallado de los signos del ecosistema permite inferir algunas características de su funcionamiento.

No todos los signos son de valor en la predicción del funcionamiento del sistema. Algunos de ellos permiten interpretar el funcionamiento general del sistema y constituyen, por lo tanto, los verdaderos síntomas de la enfermedad. Síntoma es un fenómeno o efecto propio de una enfermedad y es, en consecuencia, un indicio o señal de un fenómeno a causa que va a suceder o que está sucediendo.

Ficha y reseña

La primera etapa del examen es un mero registro de la información de los antecedentes generales del ecosistema paciente y del profesional e institución donde se realiza el examen clínico.

Cada sistema en estudio debe estar registrado en una ficha, donde se inscribe el caso, anotación de las informaciones del profesional que practica el examen, la ubicación geográfica del paciente, el nombre de la unidad ecológica examinada, el del administrador y propietario de la unidad.

Además de la ficha, se hace una reseña del paciente que registra algunas características generales de la fisiografía, clima, fisionomía fitocenósica y zoocenósica, se anota el uso a que ha sido sometido el ecosistema, la historia del uso y los síntomas generales (Figura IV-1).

Anamnesis

Anamnesis es el conjunto de referencias del paciente. La obtención de los antecedentes del paciente o signos del ecosistema se logra a través de técnicas de las más variada índole, de acuerdo a la información que se desee reunir. El proceso de obtención de los antecedentes es el examen clínico.

El examen clínico o anamnesis del paciente original, no tratado, consiste en reunir la mayor cantidad de informaciones o signos que permitan hacer un diagnóstico acertado de la salud ecológica del paciente. Toda la información que se reúna en torno a la estructura y funcionamiento de un sistema puede ser útil en la elaboración del diagnóstico. Los errores de omisión en el examen son frecuentes y de allí que, en general, los mejores diagnosticadores sean aquellos capaces de percatarse de la mayor cantidad de signos (Clendening y Hashinger, 1947).

Los signos que indican estado satisfactorio del sistema son también de utilidad en la elaboración del diagnóstico. Por el contrario, aquellos que constituyen síntomas de mal funcionamiento o estructura defectuosa del sistema, pueden ser utilizados como una prueba afirmativa de enfermedad ecológica.

La unidad ecológica básica, el ecosistema, es demasiado compleja como para pretender, en un solo examen, conocer en detalle y en forma cuantitativa la totalidad de los elementos y procesos que definen el estado del sistema. No es ese, tampoco, el objetivo que se persigue en la primera etapa del examen. Realizar un examen completo del ecosistema es difícil y requiere un esfuerzo muy alto, a menudo mayor que el posible de emplear. Además, no tiene sentido realizar un examen detallado de todo el ecosistema, sin haber realizado un examen general para localizar e identificar el problema.

Ficha:
Institución: _____
Clínico ecosistémico: _____
Caso número: _____ Fecha: _____
Propietario: _____
Administrador: _____
Ubicación geográfica. Provincia: _____
Comuna: _____
Localidad: _____
Ubicación: _____
Fotografía número: _____
Nombre de la unidad ecológica examinada: _____
Otros detalles: _____

Reseña:
Fisiografía _____ Tamaño ha. _____
Clima _____
Fisionomía fitocenosis _____
Fisionomía zoocenosis _____
Uso ecosistema _____
Historia del uso y síntomas _____
Síntomas generales _____

Las computadoras son valiosas en la etapa de clasificar y procesar la información clínica, haciendo resaltar información que en otra forma podría ser ignorada. Las computadoras que se empleen en el proceso clínico pueden ser muy variadas, desde un grupo de tarjetas perforadas que contengan la información, hasta computadoras digitales electrónicas de mayor complejidad (Ledley y Lusted, 1959).

El examen general debe proporcionar al clínico que realiza el análisis del paciente, los elementos de juicio necesarios para diagnosticar el elemento estructural o el proceso defectuoso. Luego, en un segundo examen practicado por el especialista que corresponda se puede lograr, en mayor detalle, la información necesaria para elaborar un diagnóstico más preciso sobre la enfermedad del ecosistema.

La metodología y técnicas seguidas en la obtención de la información pueden ser muy variadas, de acuerdo a las características propias de los diversos componentes del ecosistema, como asimismo a las diferencias entre ecosistemas. Los componentes básicos son de naturaleza muy variada, incluyendo a los recursos abióticos, hábitat, fitocenosis y zoocenosis. La medición de los signos que identifican a cada uno de ellos requiere de técnicas y de equipos adecuados a la arquitectura y medición que se pretenda realizar.

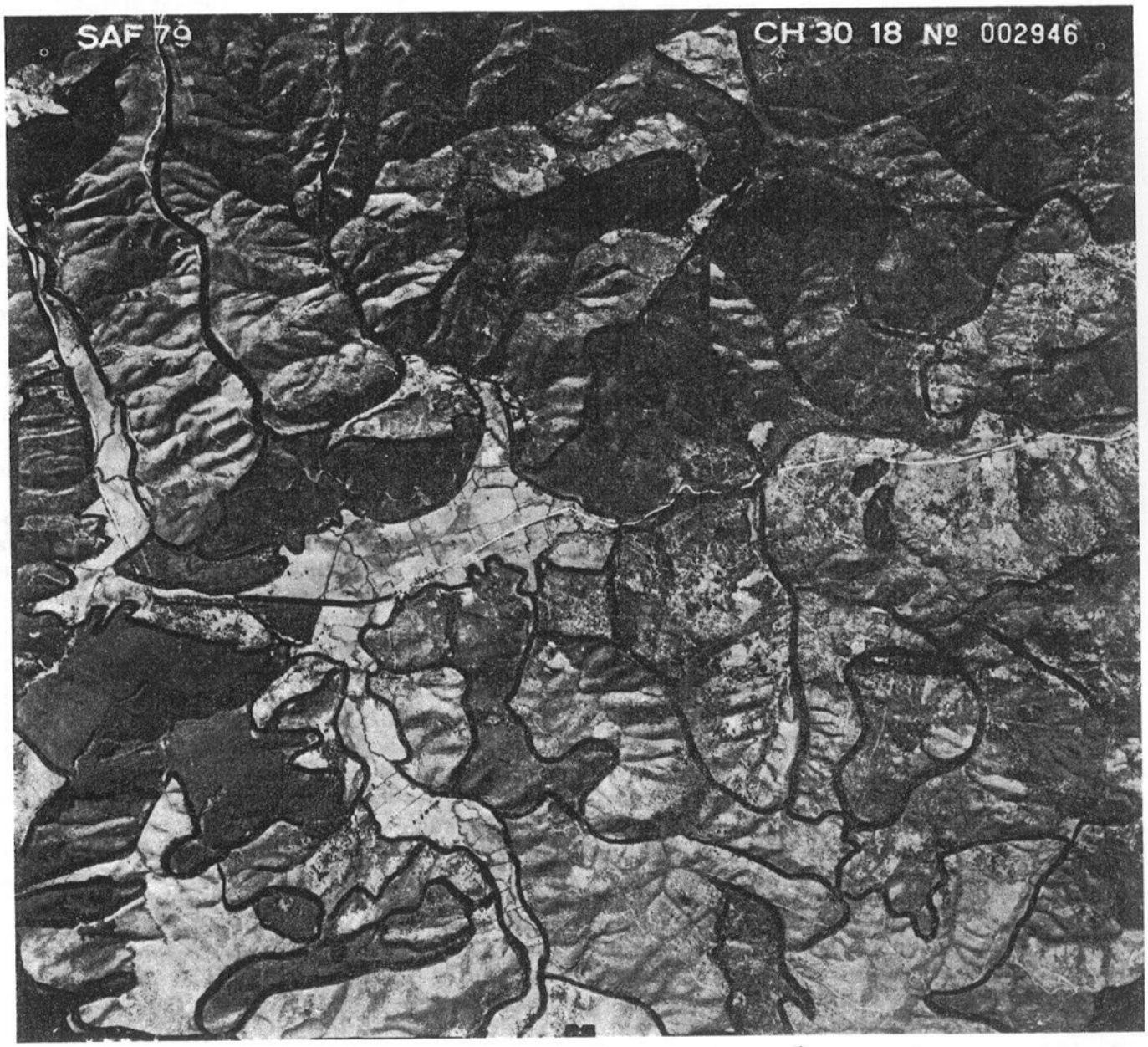


Figura IV-1. *Carta base de unidades de paisaje de un predio de Alhué, realizada por fotointerpretación y examen de terreno.*

(Fotografía aérea de un sector indicándose los límites de los sitios).

El rango de variación entre sistemas es también extremo, pues va desde aquellos que se desarrollan en medios acuáticos, hasta los terrestres. Varía también desde sistemas ágrícolas de cultivos, ganaderos y forestales hasta sistemas naturales de bosques, matorrales, fauna silvestre de caza, aves guaníferas y otros aún más extremos.

No es el objetivo del presente estudio proporcionar las pautas de medición de cada tipo de ecosistema en particular, sino que presentar una metodología y pautas generales por seguir

en el proceso de anamnesis que puedan ser aplicadas a cualquier sistema que se desee estudiar. Por eso las pautas que se indican a continuación no son completas.

Las pautas que se adjuntan presentan ordenadamente un esquema general susceptible de ser empleado en el proceso de anamnesis. La información que no se presenta en la pauta puede lograrse confeccionando formularios ad hoc. La precisión y exactitud de la información que se obtenga depende de las características del equipo que se emplee, de la técnica que se siga, de la acuciosidad de quien practique el examen y del tiempo y esfuerzo que se logre dedicar al examen respectivo.

Además de categorizarse las mediciones en valores discretos, se pueden, también, calcular los valores reales. Es más difícil y costoso hacer mediciones reales que categorizar la información. La información que se logra, sin embargo, es más precisa, pero no siempre esa precisión es requerida.

La pauta que se adjunta contiene material que permite reunir la información más importante relacionada con los signos de los recursos, del hábitat, de la fitocenosis y de la zoocenosis. La información contenida en la pauta proviene de varias fuentes. Además de los aportes directos del autor y de un grupo de profesores de las Universidades Austral de Chile y de Chile, algunas de las características se describen siguiendo las pautas del Soil Conservation Service, 1962: Daget y Poissonet, 1969; Love, 1954; King y Dawson, 1962 y Storie, 1964.

Los síntomas y signos del ecosistema, que pueden ser estudiados en el proceso de examen son de variada índole. Pueden ser agrupados en diversas formas y categorizados, de acuerdo a las conveniencias que presenten para cada caso particular. Las categorías que se presentan en este trabajo son sólo un índice que puede servir de guía a los especialistas estudiosos del ecosistema. No se pretende, sin embargo, afirmar que sea necesariamente la única forma de categorizar, pero sí que contiene algunas características interesantes, que han demostrado ser valiosas en estudios anteriores. Cualquier clasificación que se haga es necesariamente selectiva y, por ello, arbitraria (Hospers, 1954). Algunas clasificaciones, sin embargo, son mejores que otras, al ser empleadas en casos particulares.

El acápite correspondiente a los componentes abióticos o ecotopo está dividido en varias secciones. La primera de ellas se refiere al tipo de suelo, en la cual se indica la información general relacionada con el nombre, ubicación en mapas de la unidad en estudio y clasificación del suelo se logra identificar al componente edáfico de acuerdo a las características fundamentales. Con esta información se logra identificar el componente edáfico de la unidad ecológica.

Tipo de suelo

O No determinado

_____ Nombre

_____ Símbolo en mapa

_____ Clasificación

Las características externas del edafótopo describen algunos atributos generales del medio donde el suelo se desarrolla, los cuales son de gran influencia en su proceso de génesis y de su funcionamiento, en un momento dado. La biocenosis también está indirectamente influida por esas características.

Dentro de la sección se considera la exposición u orientación de la pendiente, lo cual es de importancia, porque modifica tanto al clima general como al suelo. La temperatura del aire y del suelo, la infiltración, el escurrimiento superficial, el transporte de partículas, la lixiviación, el drenaje, la aireación y otras están directamente influidas por la pendiente y exposición del suelo.

La altitud es importante porque está relacionada con la temperatura, la precipitación, la composición del espectro solar, la intensidad luminosa, la presión barométrica, algunas características del suelo y otras ambientales. No es, sin embargo de acción directa, sino que a través de esos factores.

La capacidad de uso de la tierra es también de importancia en la planificación del uso y manejo adecuado del ecosistema antropogénico. La profundidad del suelo indica el límite hasta donde pueden penetrar las raíces, el cual puede estar regulado por algún horizonte edáfico que impida la penetración radical hasta profundidades mayores o por alguna napa hídrica. La profundidad del suelo, la pendiente y la capacidad de uso pueden ser modificadas por medio de la aplicación de las técnicas de ingeniería agrícola. Otras características son de difícil modificación o, en la práctica pueden no ser modificables.

En la siguiente pauta se indican dos columnas de números o categorías. En la primera, se registran los valores correspondientes a la mejor posibilidad de elección múltiple de la anamnesis pretratamiento, y representa la característica del sistema en el momento del examen. La segunda columna es el resultado del diagnóstico en la cual se indica el valor que el atributo debería tener, luego de aplicar el tratamiento recomendado al ecosistema para que éste funcione normalmente.

La posición topográfica es la ubicación del sistema en relación a la posición general dentro de la fisiografía de la región. El microrrelieve es la microfisiografía del edafótopo.

	Anamnesis	*Valor luego de aplicado el tratamiento recomendable*	*Descripción*
Exposición del norte	0	0	No determinada
	1	1	Plano, sin exposición definida
	2	2	N
	-	-	NE
	4	4	E
	5	5	SE
	6	6	S
	7	7	SO
	8	8	O
	9	9	NO
Pendiente —%	0	0	No determinada
	1	1	0-0,9%
	2	2	1-3,9%
	3	3	4-8,9%
	4	4	9-15%
	5	5	16-24%
	6	6	25-35%
	7	7	36-48%
	8	8	49-63%
	9	9	64-80%
	10	10	81-91%
	11	11	100-275%
	12	12	> 275%
Altitud — m.s.n.m.	0		No determinada
Capacidad de uso de la tierra	0	0	No determinada
	1	1	Ir
	2	2	IIr
	3	3	IIIr
	4	4	IVr
	5	5	I
	6	6	II
	7	7	III
	8	8	IV
	9	9	V
	10	10	VI
	11	11	VII
	12	12	VIII
	13	13	Caso particular

Profundidad del suelo	0	0	No determinada
	1	1	Muy delgado 0-30 cm
	2	2	Delgado 30-60 cm
	3	3	Moderado 60-90 cm
	4	4	Profundo 90-120 cm
	5	5	Muy profundo 120 cm
	6	6	Caso particular
Posición topográfica (Figura 4-2)	0	0	No determinada
	1	1	Cumbre aguda
	2	2	Escarpado
	3	3	Cima redondeada
	4	4	Parte alta de la ladera
	5	5	Parte media de la ladera
	6	6	Parte media-baja de la ladera
	7	7	Faldeo bajo
	8	8	Depresión abierta
	9	9	Depresión cerrada
	10	10	Terreno plano, valle
	11	11	Terreno plano, meseta
	12	12	Caso particular

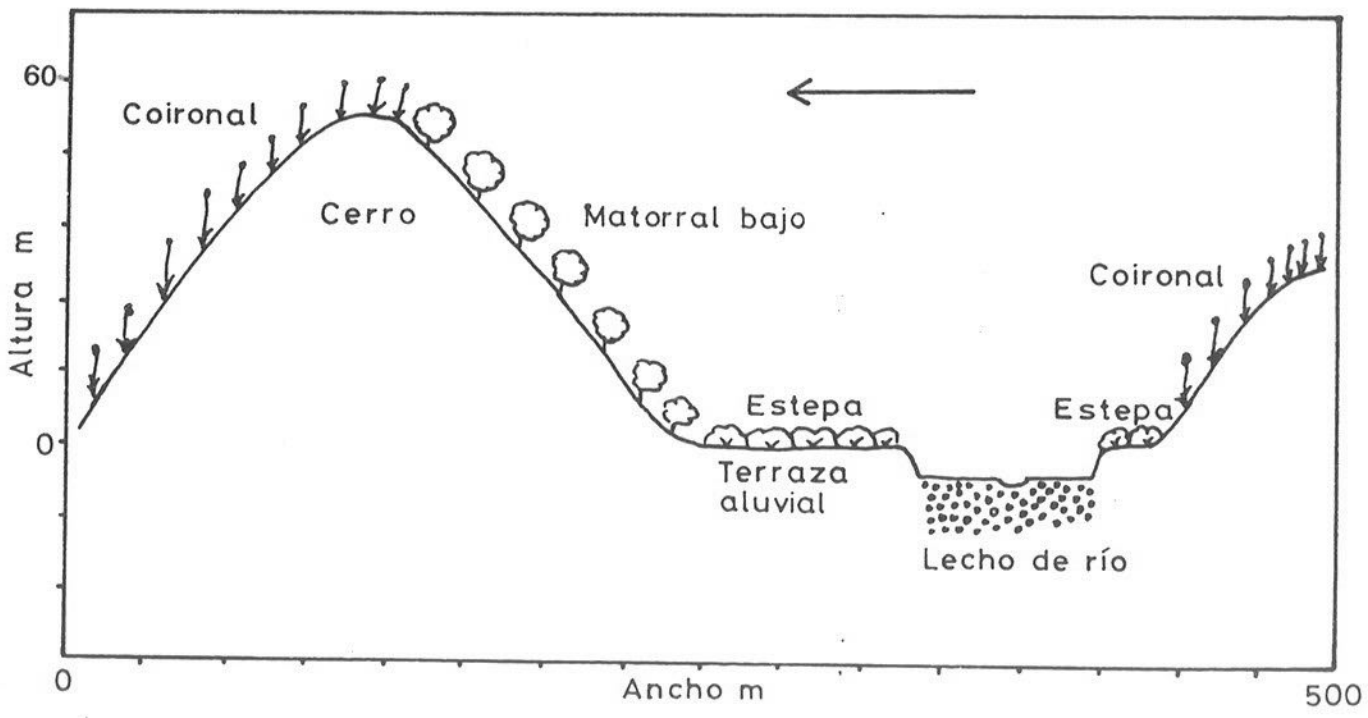


Figura IV-2. *Ejemplo de croquis geomorfológico y fisionómico general. Posición topográfica.*

Microrrelieve del suelo (Figura 4-3).	0	0	No determinado
	1	1	Plano
	2	2	Convexo
	3	3	Cóncavo
	4	4	En surco
	5	5	En grietas
	6	6	Alveolados
	7	7	En camellones
	8	8	En polígono
	9	9	Repujado
	10	10	Ondulado
	11	11	Montículos
	12	12	Caso particular

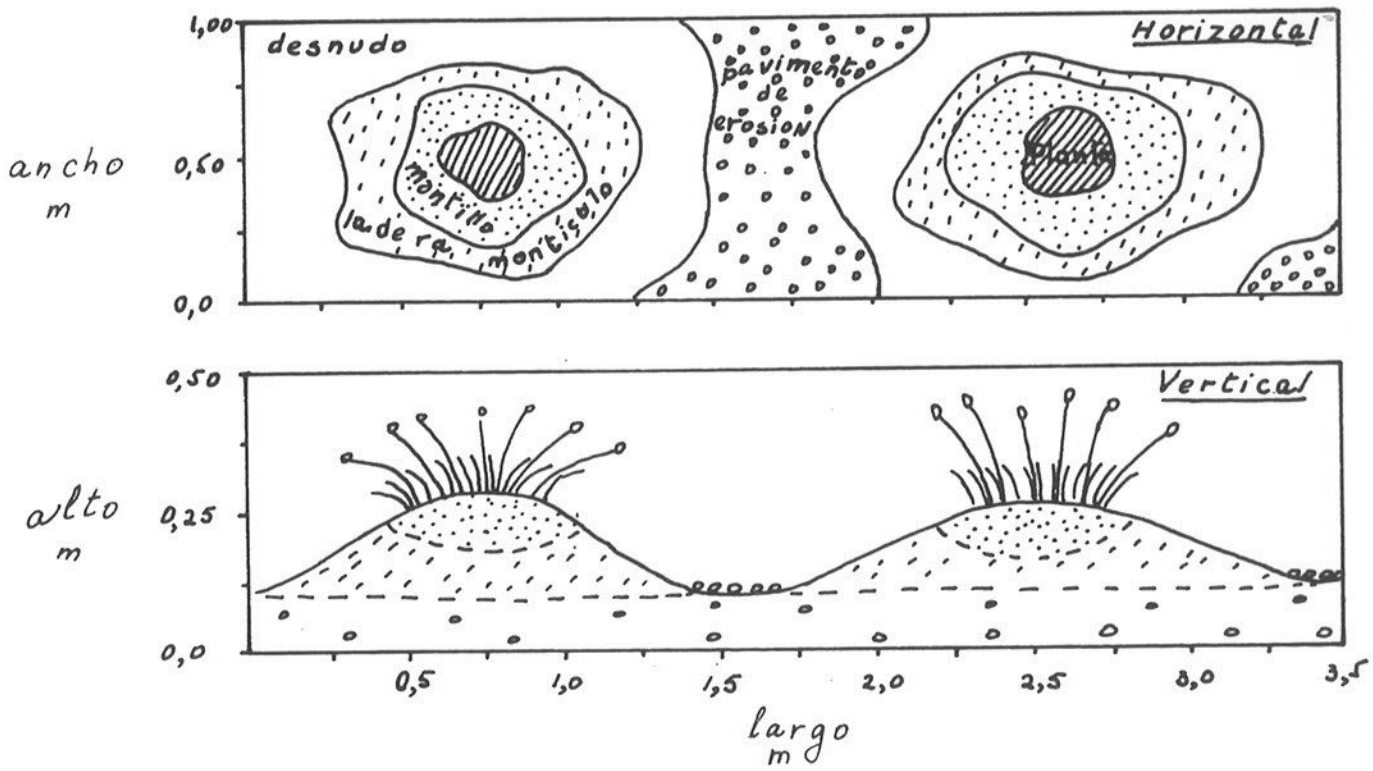


Figura IV-3. *Ejemplo de croquis de microrrelieve.*

El análisis de la constitución edáfica ha de considerar la naturaleza del material de constitución que va desde rocoso a terroso, arenoso a orgánico. Debe, además, incluir la naturaleza del material generador o de asentamiento y el tipo geomorfológico de la formación, lo cual es, a menudo, difícil de determinar con exactitud. Sin embargo, es una de las características que más contribuye a la interpretación de algunas particularidades edáficas generales y a la comparación de lo que se podría definir como el sistema normal.

La constitución edáfica, en un momento determinado, depende también de características heredadas provenientes de procesos de génesis originados en el pasado, bajo condiciones ambientales diferentes a las del presente. Algunas de ellas continúan ejerciendo su acción, pues lograron constituir tipos paleopedológicos definidos.

Material de constitución del suelo	0	0	No determinado
	1	1	Rocoso
	2	2	Ripio-pedregoso
	3	3	Arenoso
	4	4	Terroso
	5	5	Orgánico-terroso
	6	6	Orgánico
	7	7	Acuoso
	8	8	Caso particular

Naturaleza del material generador o de asentamiento (Figura 4-4).	0	No determinada
	1	Inexistente hasta 1,2 m
	2	Base rocosa
	3	Bloques erráticos
	4	Base ripio-pedregosa
	5	Base arenosa
	6	Base terrosa
	7	Base órgano-terrosa
	8	Caso particular

Tipo geomorfológico de la formación	0	No determinado
	1	Monogénico o autígeno
	2	Poligénico coluvial
	3	Poligénico aluvial
	4	Poligénico coluvial-aluvial
	5	Poligénico eólico
	6	Poligénico complejo
	7	Poligénico marino, terraza
	8	Poligénico glacial
	9	Caso particular

Tipo peleopedológico	0	0	No determinado
	1	1	Monofase actual
	2	2	Monofase heredada
	3	3	Polifase con paleosuelo alterado en la superficie
	4	4	Polifase con paleosuelo fósil desenterrado
	5	5	Polifase con paleosuelo modificado
	6	6	Polifase con paleosuelo fósil enterrado
	7	7	Caso particular

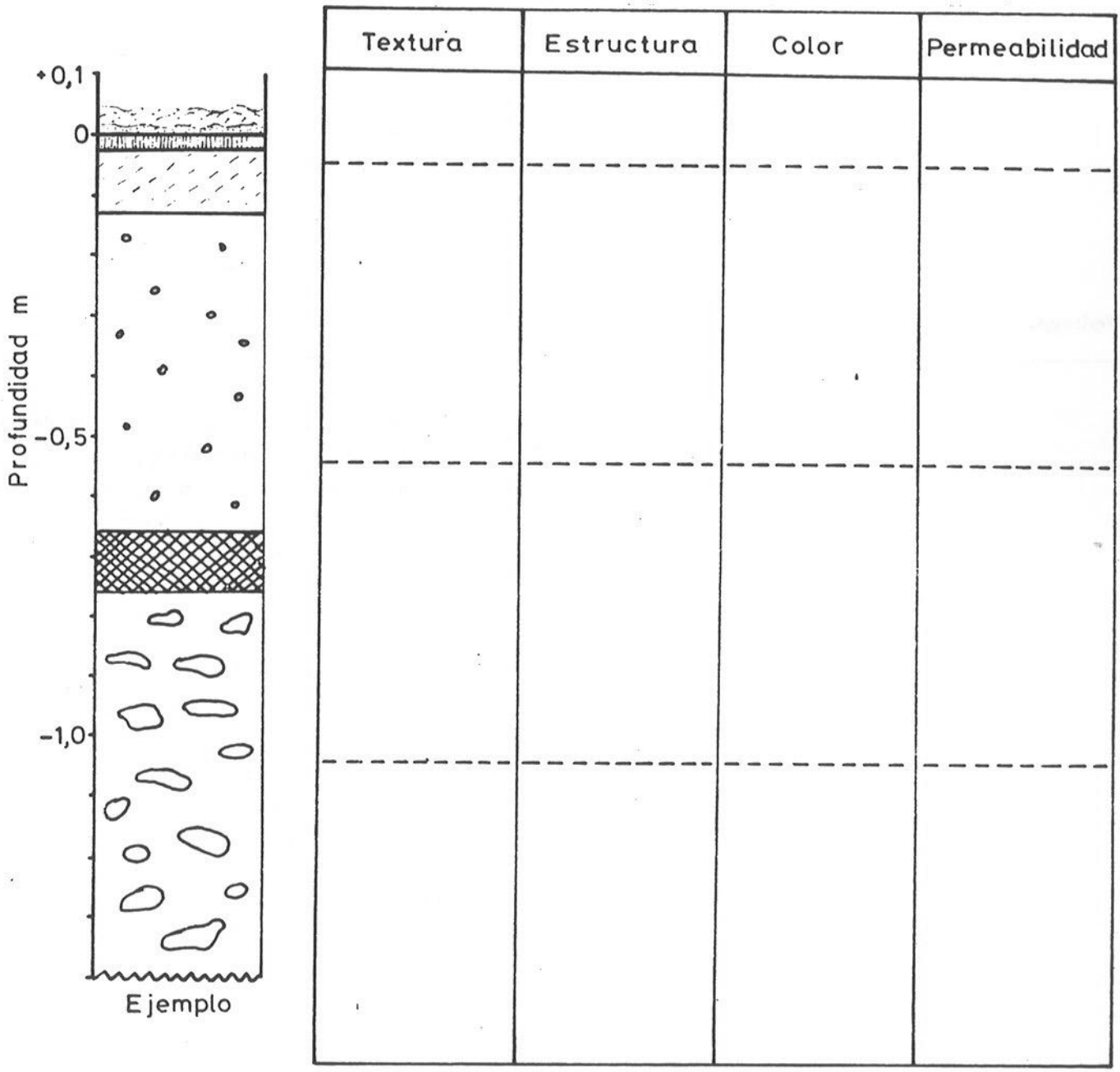


Figura IV-4. *Ejemplo de croquis de perfil de suelo.*

Las características de la roca determinan algunos de los atributos del suelo que de ella derivan. La naturaleza de la roca y su edad son atributos no modificables. La pedregosidad y la rocosidad, en cambio, son modificables dentro de límites propios del suelo; pero son de importancia, porque hacen más difícil las labores culturales y el empleo de la maquinaria agrícola. De ahí que cambian la capacidad de uso de la tierra.

Naturaleza de la roca	0	No determinada
	1	_____
Edad de la roca	0	No determinada
	1	_____

Reacción de la roca aflorante al HCl	0	No determinada
	1	Roca no aflora
	2	Sin efervescencia
	3	Efervescencia muy débil
	4	Efervescencia débil
	5	Efervescencia fuerte
	6	Efervescencia muy fuerte
	7	Efervescencia netamente localizada

Pedregosidad superficial			
_____ % de cubierta	0	0	No determinada
	1	1	No hay
	2	2	Piedras a más de 30 m aparte y 0,01 % del área
	3	3	10-30 m aparte y 0,01-0,1%del área
	4	4	1,5-10 m aparte y 0,1-3,0% del área
	5	5	0,7-1,5 m aparte y 3-15% del área
	6	6	0,7m aparte y 15-30% del área
	7	7	30-60% del área
	8	8	Prácticamente cubierta de piedra, 100%
	9	9	del área

Rocosidad superficial	0	0	No determinada
_____ % de cubierta	1	1	No hay
	2	2	Menos de 2% de roca expuesta
	3	3	2-10% de superficie y 30-100 m aparte
	4	4	10-25% de superficie y 10-30 m aparte
	5	5	25-50% de superficie y 3-10 m aparte
	6	6	50-90% de superficie y 3-10 m aparte <
	7	7	> 90% de superficie.

El agua es uno de los recursos que mayor importancia tiene en la definición de las características del ecosistema, especialmente de su potencial productivo. En regiones de secano, el parámetro que a menudo define mejor al sistema, es la precipitación anual del lugar. Los aportes provenientes del drenaje interno de sectores ubicados a mayor altitud, pueden ser considerables en algunos casos, especialmente en depresiones del terreno y en algunos suelos planos.

Los aportes y pérdidas hídricas por escurrimiento superficial y profundo del agua, proveniente de las precipitaciones, altera los aportes efectivos totales de un sistema, aumentando o disminuyendo las disponibilidades hídricas. La capacidad de retención de agua del suelo está relacionada con la infiltración, permeabilidad, pendiente, intensidad de las precipitaciones y características de la biocenosis, especialmente la fitocenosis. En un sector determinado, a pesar de recibir una precipitación relativamente uniforme, las disponibilidades hídricas pueden variar entre márgenes muy amplios. Los sectores bajos reciben el escurrimiento desde laderas ubicadas sobre ellos, en tanto que la precipitación efectiva de las laderas es comúnmente inferior a la precipitación del lugar.

El riego es la forma de adicionar agua a sistemas deficitarios. Las disponibilidades anuales, las variaciones de un año a otro y las disponibilidades mensuales de agua de riego, son de importancia en el cálculo de la capacidad productiva y del nivel de funcionamiento óptimo del sistema.

Las variaciones anuales de las precipitaciones son una característica propia del lugar que definen la pluviosidad. Los límites de las clases se definen en relación al promedio de la

zona, tomando como medida de tendencia central a la mediana. La proporción de años sin lluvia, muy secos, secos, normales, lluviosos, muy lluviosos y extremadamente lluviosos, es constante para cada localidad, o varía dentro de márgenes estrechos (Gastó 1966).

La evapotranspiración potencial es una medida integradora que representa el poder desecante de la atmósfera. Existe una buena correlación entre la evapotranspiración potencial y la capacidad productiva del sistema, cuando las disponibilidades de agua y las características edáficas no son limitativas (Penman, 1970).

Precipitación anual	0		No determinada
_____ mm			
Riego anual normal	0	0	No determinada
_____ mm	1	1	No regado. Secano
Aportes directos de la napa subterránea a la biocenosis	0	0	No determinada
	1	1	Sin aportes
Variaciones anuales precipitación. Porcentaje de años en cada clase	0		No determinada
	—%		Sin lluvia
	—%		Muy secos. 0 a 40% de la mediana
	—%		Secos. 40 a 80% de la mediana
	—%		Normales. 80 a 120% de la mediana
	—%		Lluviosos. 120 a 160% de la mediana
	—%		Muy lluviosos. 160 a 200% de la mediana
	—%		Extremadamente lluviosos. > 200% de la mediana
Variaciones anuales riego Porcentaje de años en cada clase	0	0	No determinada
	1	1	No regado. Secano
	—%	— %	0-5% de la mediana. Riego normal
	—%	—%	6-10% de la mediana. Riego normal
	—%	—%	10-20% de la mediana. Riego normal
	—%	—%	20-40% de la mediana. Riego normal
	—%	—%	40-80% de la mediana. Riego normal
	—%	—%	80-120% de la mediana. Riego normal
	—%	—%	120-160% de la mediana. Riego normal
	—%	—%	160-200% de la mediana. Riego normal
	—%	—%	200%

Precipitación mensual, mm.	0		No determinada
	—		Enero
	—		Febrero
	—		Marzo
	—		Abril
	—		Mayo
	—		Junio
	—		Julio
	—		Agosto
	—		Septiembre
	—		Octubre
	—		Noviembre
	—		Diciembre
Riego mensual, mm.	0	0	No determinado
	—	—	Enero
	—	—	Febrero
	—	—	Marzo
	—	—	Abril
	—	—	Mayo
	—	—	Junio
	—	—	Julio
	—	—	Agosto
	—	—	Septiembre
	—	—	Octubre
	—	—	Noviembre
	—	—	Diciembre
Evotranspiración potencial, ——— mm	0	0	No determinado
Sistema de riego	0	0	No determinada
	1	1	Sin riego
	2	2	Tendido
	3	3	Bordes
	4	4	Surco
	5	5	Corrugado
	6	6	Taza
	7	7	Aspersión
	8	8	Caso particular
Neblina matinal	0		No determinada
	1		Muy rara
	2		Poco frecuente
	3		Frecuente
	4		Muy frecuente
	5		Constante
	6		Caso particular

Capacidad de infiltración en el suelo	0	0	No determinado
	1	1	Muy lento, 0-1 m/hora
	2	2	Lento, 1-5 mm/hora
	3	3	Moderadamente lento, 5-20 mm/hora
	4	4	Moderado, 20-60 mm/hora
	5	5	Moderadamente rápido, 60-125 mm/hora
	6	6	Rápido, 125-250 mm/hora
	7	7	Muy rápido, > 250 mm/hora

Las correcciones de salinidad que se le puedan hacer a un suelo están relacionadas con la calidad del agua de riego. El pH del agua, la salinidad y su alcalinidad describen sus características generales.

Reacción del agua de riego ——— pH	0	0	No determinada
	1	1	Extremadamente ácida, pH< 4,5
	2	2	Muy fuertemente ácida, 4,5-5,0
	3	3	Fuertemente ácida, 5,1-5,5
	4	4	Acidez media, 5,6-6,0
	5	5	Levemente ácido, 6,1-6,5
	6	6	Neutro, 6,6-7,3
	7	7	Levemente alcalino, 7,4-7,8
	8	8	Moderadamente alcalino, 7,9-8,4
	9	9	Fuertemente alcalino, 8,5-9,0
	10	10	Muy fuertemente alcalino, > 9,0
Salinidad del agua de riego	0	0	No determinada
	1	1	No salina
	2	2	Levemente salina
	3	3	Moderadamente salina
	4	4	Fuertemente salina
Alcalinidad del agua de riego	0	0	No determinada
	1	1	No alcalina
	2	2	Levemente alcalina
	3	3	Moderadamente alcalina
	4	4	Fuertemente alcalina
Iones causantes de la baja calidad del agua	0	0	No determinada
	1	1	Buena calidad
	2	2	Na

3	3	K
4	4	Ca
5	5	Mg
6	6	S
7	7	Boro
8	8	Cl
9	9	Caso particular

El exceso de agua afecta negativamente el funcionamiento normal del sistema. Bajo el título de drenaje se incluye una gama de características que definen la capacidad de almacenamiento hídrico del sistema.

El drenaje externo o escurrimiento superficial describe la tasa de extracción natural del agua no infiltrada en el medio edáfico. Durante los períodos de lluvia o durante el riego, la altura de la capa de agua acumulada puede sobrepsar al poder desecante de la atmósfera más la capacidad de escurrimiento interno y permanecer almacenada sobre el suelo hasta provocar daños cuantiosos a la biocenosis. El daño causado por el agua estancada sobre el suelo es de magnitud variable, de acuerdo con la época del año, con el lapso que permanece y con el grado de oxigenación y de circulación.

La permeabilidad es una medida integradora, especialmente de las características texturales y extructurales. Puede ser muy lenta o muy rápida, midiéndose, generalmente, en altura de la capa de agua que penetra y pasa a través de la columna de suelo por unidad de tiempo. La permeabilidad se expresa al momento en que su valor se hace constante, luego de saturarse la capacidad de retención de agua del suelo.

El drenaje interno expresa la capacidad de liberar el agua infiltrada fuera del suelo, desde los horizontes interiores de él. El grado hidromórfico del perfil describe las condiciones hídricas del hábitat donde deben desarrollarse las raíces.

La profundidad mínima de la napa en la estación de crecimiento establece una limitante a la capacidad productiva del suelo. Por otra parte la retención de agua puede ser definida por dos niveles de potencial hídrico: el porcentaje de humedad en la capacidad de campo o —0,33 atmósferas y el contenido en el punto de marchitez permanente o — 15 atmósferas, aunque es preferible calcular la curva completa que relaciona el porcentaje de humedad con el potencial hídrico del suelo.

Los problemas de drenaje pueden ser corregidos a través de la aplicación de enmiendas hídricas que no son otra cosa que el acondicionamiento del sistema a situaciones que le permitan eliminar el exceso de agua mediante la construcción de drenes, o cualquier otra medida que cumpla con este objetivo. El moteado es un signo que indica exceso de agua o mal drenaje del suelo y, por ende, condiciones limitativas al crecimiento de algunas plantas.

Drenaje externo	0	0	No determinado
	1	1	Estancado o nulo
	2	2	Lento
	3	3	Medio
	4	4	Rápido
	5	5	Muy rápido
Altura máxima de la capa de agua sobre el suelo			
_____ mm	0	0	No determinada
	1	1	Sin agua sobre el suelo
Período de inundación	0	0	No determinado
	1	1	Nunca inundado
	2	2	Inundado accidentalmente
	3	3	Inundado periódicamente (menos de 6 meses)

	4	4	Sumergido periódicamente (más de 6 meses)
	5	5	Siempre sumergido en aguas poco profundas
	6	6	Siempre sumergido en aguas profundas
	7	7	Agua circulante oxigenada
	8	8	Agua estancada
	9	9	Caso particular
Permeabilidad	0	0	No determinada
mm/hora	1	1	Muy lento, 0-1 mm/hora
	2	2	Lento, 1-5
	3	3	Moderadamente lento, 5-20
	4	4	Moderado, 20-60
	5	5	Moderadamente rápido, 60-125
	6	6	Rápido, 125-250
	7	7	Muy rápido, > 250
Drenaje interno	0	0	No determinada
	1	1	Excesivo
	2	2	Bueno
	3	3	Medio
	4	4	Imperfecto
	5	5	Malo
	6	6	Muy malo
Grado hidromórfico del perfil	0	0	No determinado
	1	1	No hidromórfico
	2	2	Temporalmente hidromórfico sin inmersión
	3	3	Temporalmente hidromórfico con inmersión
	4	4	Hidromórfico permanente sin inmersión
	5	5	Hidromórfico permanente con inmersión fuera de la estación vegetativa
	6	6	Hidromórfico permanente con inmersión en la estación vegetativa (acuático)
Profundidad mínima de la napa en la estación de crecimiento	0	0	No determinada
	1	1	No observada a los — cm
	2	2	Observada a los — cm
Retención agua del suelo	0	0	No determinada
	—%	—%	1/3 atmósferas
	—%	—%	15 atmósferas
	—%	—%	Capacidad retención
	—mm	—mm	Capacidad total del suelo

Enmiendas de drenaje	0	0	Enmiendas no perceptibles
	1	1	No saneada
	2	2	Saneada pero no drenada
	3	3	Saneada y drenada
Abundancia del moteado	0	0	No determinado
	1	1	Poco, < 2% superficie área
	2	2	Común, 2-20% superficie área
	3	3	Mucho, > 20% superficie área
Tamaño del moteado	0	0	No determinado
	1	1	Fino. < 5 mm diámetro
	2	2	Medio. 5-15 mm diámetro
	3	3	Grande. > 15 mm diámetro
Cementación y compactación del horizonte	0	0	No determinada
	1	1	Despreciable
	2	2	Moderada
	3	3	Abundante
	4	4	Muy abundante
	5	5	Compactada
Profundidad del horizonte compactado o cementado	0	0	No determinada
	1	1	0-10 cm
	2	2	10-20 cm
	3	3	20-40 cm
	4	4	40-60 cm
	5	5	60-80 cm
	6	6	80-100 cm
	7	7	> 100 cm
Espesor del horizonte compactado o cementado	0	0	No determinado
	1	1	0-5 cm
	2	2	5-10 cm
	3	3	10-20 cm
	4	4	20-40 cm
	5	5	40-80 cm
	6	6	> 80 cm

El examen de la erosión del edafótopo debe incluir la evaluación del origen, agente causante de la intensidad de remoción del suelo. Es una medida indirecta de la calidad del manejo y del grado de deterioramiento del sistema.

Origen y agente de la erosión	0	0	Despreciable
	1	1	No erosionado o insignificante
	2	2	Hídrica por capas, débil
	3	3	Hídrica por capas, moderada
	4	4	Hídrica por capas, fuerte
	5	5	Hídrica por surco
	6	6	Hídrica por cárcava
	7	7	Eólica
	8	8	Zona de origen de la erosión
	9	9	Deslizamiento
	10	10	Caso particular
Pavimento de erosión	0	0	No determinada
	1	1	Despreciable
	2	2	Moderado — %
	3	3	Excesivo — %
Intensidad de erosión	0	0	No determinada
	1	1	No erosionado o insignificante
	2	2	Moderadamente erosionado
	3	3	Severamente erosionado
	4	4	Muy severamente erosionado

El mantillo o litera son los restos orgánicos en grados variables de descomposición que se depositan sobre la superficie del suelo. Las características de la materia orgánica incorporada al suelo y del humus deben también incluirse en la anamnesis, pues son el resultado del funcionamiento y *recirculación* de la materia orgánica del sistema que tiene una arquitectura definida.

Superficie cubierta por mantillo ____%	0	0	No determinada
	1	1	Despreciable, 0-5%
	2	2	Moderada, 5-10%
	3	3	Abundante, 10-30%
	4	4	Muy abundante, 30-80%
	5	5	Dominante, 80-100%
Tipos de mantillo	0	0	Sin mantillo
	1	1	Mantillo foliáceo denso
	2	2	Mantillo foliáceo suelto
	3	3	Lignificado
	4	4	Residuo transformado por animales

Naturaleza del humus terrestre: tipos	1	1	Humus dulce (mull)
	2	2	Mull-moder
	3	3	Transición mull-moder
	4	4	Humus ácido (mor)
Naturaleza del humus terrestre: subtipos	0	0	Indeterminado
	1	1	Fibroso
	2	2	Duro (o xero)
	3	3	Arenoso (o cripto)
	4	4	Grueso
	5	5	Medio
	6	6	Fino
	7	7	Cálcico
	8	8	Turboso
	9	9	Hidro.

La fertilidad edafotópica es una medida que expresa las disponibilidades de nutrientes inorgánicos para la fitocenosis. Es una medida que en conjunto con el agua y la energía, determina la capacidad productiva del sistema.

El nivel de fertilidad de un sistema es, a menudo, la limitante de la productividad. Se diferencia de otras limitantes en que es de fácil corrección, siendo a menudo utilizada como una medida eficiente para mejorar el funcionamiento de los sistemas silvoagropecuarios.

La cantidad de fertilizantes minerales, orgánicos y de enmiendas aplicadas a un ecosistema, constituyen un elemento valioso de juicio en el diagnóstico clínico. Resulta especialmente valioso si se lo relaciona con la productividad y con sus posibilidades de mejoramiento.

Fertilidad edafotópica	0	0	No determinada
	—	—	Nitrógeno
	—	—	Fósforo
	—	—	Potasio
	—	—	Azufre
	—	—	Magnesio
	—	—	Calcio
	—	—	Boro
	—	—	Elemento menor _____
	—	—	Elemento menor _____
	—	—	Capacidad intercambio catiónico
	—	—	Capacidad intercambio aniónico
	—%	—%	Materia orgánica.
Reacción del suelo	0	0	No determinada
pH _____	1	1	Extremadamente ácido, < 4,5
	2	2	Muy fuertemente ácido, 4,5 a 5,0
	3	3	Fuertemente ácido, 5,1 a 5,5
	4	4	Acidez media, 5,6 a 6,0
	5	5	Levemente ácido, 6,1 a 6,5
	6	6	Neutro, 6,6 a 7,3

	7	7	Levemente alcalino, 7,4 a 7,8
	8	8	Moderadamente alcalino, 7,9 a 8,4
	9	9	Fuertemente alcalino, 8,5 a 9,0
	10	10	Muy fuertemente alcalino, > 9,0
Fertilización mineral aplicada	0	0	No determinada
	1	1	Ninguna
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Nitrógeno
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Fósforo
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Potasio
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Azufre
—kgha^{-1}cada— años	—kgha^{-1}cada — años		Magnesio
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Calcio
—kgha^{-1}cada — años	— kgha^{-1} cada — años		Caso particular
Enmiendas y fertilizantes aplicados	0	0	No determinada
	1	1	Ninguno
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Yeso molido
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Yeso agrícola
—kgha^{-1} cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Cal viva
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Cal magnésica
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Cal fosfatada
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Cal apagada
—kgha^{-1} cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Dolomita calcárea y cal apagada
—kgha^{-1}cada — años	—kgha^{-1}cada — años		Caso particular
Fertilizantes orgánicos aplicados	0	0	No determinada
	1	1	Ninguno
	2	2	Devolución estiércol del ganado
	3	3	Abonadura con estiércol
	4	4	Compost
	5	5	Paja
	6	6	Caso particular

La importancia de la salinidad del suelo en la determinación de la salud ecológica del sistema, se origina más en el hábitat que en los recursos. La concentración salina modifica el potencial hídrico del suelo, el intercambio iónico de la planta y de las partículas de suelo; sólo de manera muy leve afecta directamente a las disponibilidades de nutrientes de las plantas.

Salinidad del suelo	0	0	No determinada
_____ mm hos/cm	1	1	No salino 0-0, 15% y 0-4 mmhos, cm
	2	2	Levemente salino, 0,15-0, 35% y 4-8 mm hos/cm
	3	3	Moderadamente salino 0,35-0, 65% y 8-15 mm hos/cm
	4	4	Fuertemente salino 0,65 y > 15 mm hos/cm
Alcalinidad del suelo	0	0	No determinado
	1	1	No alcalino
	2	2	Levemente alcalino
	3	3	Moderadamente alcalino
	4	4	Fuertemente alcalino.

La textura y estructura son de importancia indirecta en la determinación de las características del suelo. La textura indica la proporción de partículas de arcilla, limo y arena. Conociendo esa propiedad es posible inferir algunas propiedades del suelo, tales como permeabilidad, infiltración, retención de agua, fertilidad, porosidad y otras que están en alguna forma relacionadas con la textura.

La estructura del suelo tiene especial importancia como indicador del manejo a que ha sido sometido, y de algunas características propias que están íntimamente relacionadas con ella. El grado, el tamaño, el tipo y la consistencia de la estructura definen esta característica. La plasticidad del suelo y la cementación de las partículas son también de importancia en el análisis de sus características como en la asignación de su potencial de uso y manejo.

La cantidad de materia orgánica, la masa radical y los microorganismos del suelo son de importancia en el suelo y están muy relacionados con su estructura. La buena estructura de un suelo es indicativa de buen manejo; está relacionada con la fertilidad y sus características hídricas.

Textura	0	0	No determinada
	1	1	Arcilloso
	2	2	Arcillo-limoso
	3	3	Francoarcilloso
	4	4	Arcilloarenoso
	5	5	Franco-arcillo-limoso
	6	6	Franco-arcillo-limoso
	7	7	Franco
	8	8	Franco-limoso
	9	9	Franco-arenoso
	10	10	Limoso
	11	11	Franco arenoso
	12	12	Arenoso
	13	13	Caso particular

Grado estructura	0	0	No determinada
	1	1	Masiva, sin agregación
	2	2	Granos aislados, sin agregación
	3	3	Débil
	4	4	Moderada
	5	5	Fuerte

Tamaño de los agregados de estructura	0	0	No determinada
	1	1	Muy fino
	2	2	Fino
	3	3	Medio
	4	4	Grueso
	5	5	Muy grueso
Tipo de estructura	0	0	No determinada
	1	1	Granular
	2	2	Migajón
	3	3	Plana
	4	4	Prismática
	5	5	Columnar
	6	6	Angular
	7	7	Subangular
Consistencia de la estructura seca	0	0	No determinada
	1	1	Suelta
	2	2	Blanda
	3	3	Levemente dura
	4	4	Dura
	5	5	Muy dura
	6	6	Extremadamente dura
Consistencia de la estructura húmeda	0	0	No determinada
	1	1	Suelta
	2	2	Muy friable
	3	3	Friable
	4	4	Firme
	5	5	Muy firme
	6	6	Extremadamente firme
Consistencia de la estructura mojada	0	0	No determinada
	1	1	No pegajosa
	2	2	Levemente pegajosa
	3	3	Pegajosa
	4	4	Muy pegajosa
Plasticidad del suelo	0	0	No determinada
	1	1	No plástico
	2	2	Levemente plástico
	3	3	Plástico
	4	4	Muy plástico

Grado de cementación	0	0	No determinada
	1	1	Débil
	2	2	Fuertemente cementado
	3	3	Indurado
Continuidad de la cementación	0	0	No determinada
	1	1	Continua
	2	2	Discontinua

La porosidad y raíces son otras dimensiones de la textura y estructura. La porosidad es el resultado de la estructuración de las partículas edáficas, siendo los poros el subproducto de la estructura. Las raíces contribuyen a la porosidad a través de su acción perforadora en el suelo y mediante el aporte de materia orgánica de las raíces en descomposición.

				Finas y muy finas	Media y guesas
				unidades/dm²	unidades/m²
Raíces en el suelo	0	0	No determinada		
	1	1	Muy pocas	< 16	< 1
	2	2	Pocas	16-48	1-3
	3	3	Muchas	64-224	4-14
	4	4	Abundantes	> 224	> 14
Poros en el suelo	0	0	No determinado		
	1	1	Muy pocos	< 16	< 1
	2	2	Pocos	16-48	1-3
	3	3	Común	64-224	4-14
	4	4	Muchos	> 224	> 14
Diámetro de los poros	0	0	No determinado		
	1	1	Microporo	0,075mm	
	2	2	Muy fino	0,075	-1,0
	3	3	Fino	1	-2
	4	4	Medio	2	-5
	5	5	Grueso		> 5
Continuidad de los poros tubulares	0	0	No determinada		
	1	1	Continuos		
	2	2	Discontinuos		
Orientación de los poros	0	0	No determinada		
	1	1	Verticales		
	2	2	Horizontales		
	3	3	Oblicuos		
	4	4	Al azar		

Morfología de los poros individuales. Tipos modificados	0	0	No determinada
	1	1	Simple
	2	2	Dendrítica
	3	3	Abierta
	4	4	Cerrada
Tipo de morfología de los poros	0	0	No determinada
	1	1	Vesicular
	2	2	Intersticial
	3	3	Tubular

El tipo de clima indica la información general relacionada con el nombre, ubicación en mapas climáticos, con el símbolo que la representa y su clasificación de acuerdo a las características fundamentales. Las características detalladas y específicas aparecen registradas en otras secciones.

Tipo de clima	0	0	No determinado
	—	—	Nombre
	—	—	Símbolo
	—	—	Clasificación.

La irradiación solar es una medida valiosa en la interpretación del funcionamiento y productividad del ecosistema. Las disponibilidades de energía luminosa, especialmente aquella de longitud de onda susceptible de ser utilizada en el proceso de fotosíntesis, expresan la capacidad productiva del sistema. La cantidad de días nublados puede ser una medida indirecta de la energía luminosa, en aquellas regiones donde no existen buenas mediciones de luz.

Energía neta anual, total		0	No determinada
		—	calorías/cm²/año
Energía luminosa anual, total		0	No determinada
		—	calorías.cm².año
Días nublados — % anual	0		No determinada
	1		0-5% de los días
	2		5-10
	3		10-20
	4		20-40
	5		40-60
	6		60-80
	7		80-100.

La temperatura y el viento tienen acción catalizadora sobre la biocenosis y sobre los procesos de génesis del edafótopo. Las temperaturas anuales y mensuales dan la pauta de los cultivos y especies animales susceptibles de adaptarse al medio. La época de ocurrencia de las heladas, establece limitantes de biocenosis y de cultivos de primores. La temperatura se halla, también, relacionada con la productividad.

Temperaturas anuales	0	0	No determinada
	—	—	Media anual °C
	—	—	Máxima media anual °C
	—	—	Mínima media anual °C
	—	—	Máxima absoluta anual °C
	—	—	Mínima absoluta anual °C
Temperatura media mensual	0	0	No determinada
	—	—	Enero
	—	—	Febrero
	—	—	Marzo
	—	—	Abril
	—	—	Mayo
	—	—	Junio
	—	—	Julio
	—	—	Agosto
	—	—	Septiembre
	—	—	Octubre
	—	—	Noviembre
	—	—	Diciembre
Heladas. Número medio mensual	0	0	No determinado
	—	—	Enero
	—	—	Febrero
	—	—	Marzo
	—	—	Abril
	—	—	Mayo
	—	—	Junio
	—	—	Julio
	—	—	Agosto
	—	—	Septiembre
	—	—	Octubre
	—	—	Noviembre
	—	—	Diciembre

Epoca de ocurrencia de viento e intensidad	0	0	No determinada
	1	1	Primavera, moderado
	2	2	Primavera, fuerte
	3	3	Primavera, muy fuerte
	4	4	Verano, moderado
	5	5	Verano, fuerte
	6	6	Verano, muy fuerte
	7	7	Otoño, moderado
	8	8	Otoño, fuerte a muy fuerte
	9	9	Invierno, moderado
	10	10	Invierno, fuerte a muy fuerte
Variación térmica diaria	0		No determinada
	1		Leve
	2		Moderada
	3		Pronunciada
	4		Muy pronunciada
	5		Extrema.

La humedad atmosférica tiene importancia en el diagnóstico porque está relacionada con el poder desecante de la atmósfera, con la temperatura y su rango de variabilidad, con ciertas enfermedades de las plantas y con el hábitat de adaptación de algunas especies que requieren un determinado contenido de humedad para desarrollarse normalmente.

Humedad relativa del aire, anual	0	0	No determinada
	1	1	Baja, 0-60%
	2	2	Media, 60-80%
	3	3	Alta, 80-95%
	4	4	Muy alta, 95-100%
	5	5	Neblinas y camanchacas
	6	6	Caso particular
Humedad estación de crecimiento	0	0	No determinada
	1	1	Baja
	2	2	Media
	3	3	Alta
	4	4	Muy alta
	5	5	Neblinas y camanchacas
	6	6	Caso particular.

Entre las características de la fitocenosis debe conocerse el tipo vegetacional, y el uso primario y secundario que se hace del sistema. La estructura de la vegetación debe describirse, al menos de manera muy somera, indicándose los valores de densidad, dominancia, sociabilidad y frecuencia de hasta las seis especies más importantes, indicándose tanto lo que existe al momento de la anamnesis, como a lo que se pretende llegar.

La intensidad de utilización de la fitocenosis es la expresión del uso en un momento determinado, sin indicar lo ocurrido en el pasado. La condición de la fitocenosis permite conocer la calidad de la utilización en el pasado. Otras características que deben ser consideradas son la frecuencia de la utilización y la índole de las acciones directas de naturaleza antropogénica ejercidas sobre la fitocenosis.

Los cambios endógenos, debidos a la etapa seral de la comunidad, son también de importancia en la interpretación de la anamnesis. Cada tipo de biocenosis sólo se desarrolla en alguna etapa sucesional determinada. La productividad y el rendimiento constituyen los mejores índices para evaluar la salud ecológica del sistema. Estos índices son aún mejores si se les relaciona con la calidad del producto obtenido.

La limitante de la fitocenosis puede estar centrada en las plagas y enfermedades que dañen la vegetación en alguna etapa o período, lo cual debe ser estudiado en el examen general del sistema. Las prácticas culturales y las labores superficiales modifican la estructura y el funcionamiento biocenósico de una manera directa, y constituyen estrategias de frecuente uso en sistemas antropogénicos.

En comunidades monófitas o de composición florística y vegetacional, regulada antropogénicamente a través de control de plagas, raleo, dosis de semilla, distancia de siembra o de plantación y otras, la plasticidad morfológica y anatómica de los organismos puede ser empleada como fitómetro del medio en que el organismo se desarrolla. Aquellos organismos cuya plasticidad anatomomorfológica sea baja, pueden tener una plasticidad fisiológica marcada. El análisis foliar, la coloración de las hojas y las manchas en el tejido pueden, en este caso, constituir los síntomas más valiosos en la interpretación de las relaciones causales de la fitocenosis con el ambiente, donde la fitocenosis es el efecto y el ambiente de la planta es la causa.

El fitocenosis polífitas, sin control florístico directo de naturaleza antropogénica, la composición florística y vegetacional pueden ser el mejor fitómetro.

Tipo vegetacional	0	0 No determinada
(Figura IV-5).	1	1 Barbecho
	2	2 Cultivos escardados anuales (tomates, remolacha, maíz, zapallo, etc.)

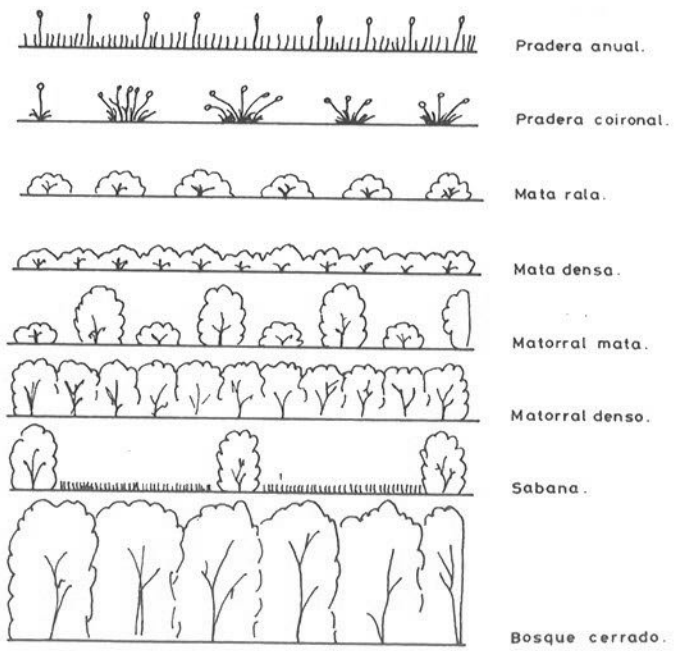


Figura IV-5. *Esquema de algunos ejemplos de tipos vegetacionales.*

	3	Cultivos escardados herbáceos perennes (frutillas, espárragos, etc.)
	4	Cultivos escardados perennes leñosos (árboles frutales)
	5	Cultivos no escardados anuales: trigo, cebada, trébol alejandrino
	6	Cultivos no escardados perennes, herbáceos: alfalfa, falaris, pasto ovillo
	7	Cultivos no escardados perennes leñosos: pino, eucalipto, álamo
	8	Malezas anuales
	9	Malezas perennes
	10	Renoval de matorral
	11	Renoval de bosque
	12	Pradera anual natural o naturalizada
	13	Pradera de herbáceas perennes naturales o naturalizadas
	14	Coironal. Pradera de herbáceas perennes, duras o espinosas, fibrosas, de champa. Con algunas matas.
	15	Vega seca
	16	Vega húmeda
	17	Mata rala
	18	Mata densa
	19	Matorral-mata
	20	Matorral denso
	21	Matorral ralo
	22	Sabana
	23	Bosque latifoliado abierto
	24	Bosque latifoliado cerrado
	25	Bosque angustifolio abierto
	26	Bosque angustifolio cerrado
	27	Desnudo
	28	Caso particular

Rotación de fitocenosis. Indicar en secuencia el número de años de la cubierta y el número correspondiente a la cubierta.

	0	No determinada
	1	Cultivo permanente. No rotativo. Nombre de la cubierta: _____

Secuencia (a, b, c, d, e, etc.)	Número de años	Secuencia (a, b, c, d, e, etc.)	Número de años	Nombre del tipo vegetacional	Número del tipo vegetacional

Estratificación del tipo vegetacional. Indicar correlativamente hasta las 5 estratas más importantes (Figura IV-6)

0	0	No determinada
1	1	Líquenes
2	2	Musgos
3	3	Terófilas. Plantas anuales
4	4	Helechos
5	5	Hierbas
6	6	Geófitas, < 0,0 m (altura punto rebrote)
7	7	Hemicriptófitas, 0,0m
8	8	Caméfitas, 0,0-0,25 m
9	9	Nanofanerófitas, 0,25-2,00 m
10	10	Microfanerófitas, 2,0-8,0 m
11	11	Mesofanerófitas, 8,0-30,0 m
12	12	Megafanerófitas, > 30,0 m
13	13	Epífitas
14	14	Lianas
15	15	Caso particular

Especies	Estratas más importantes

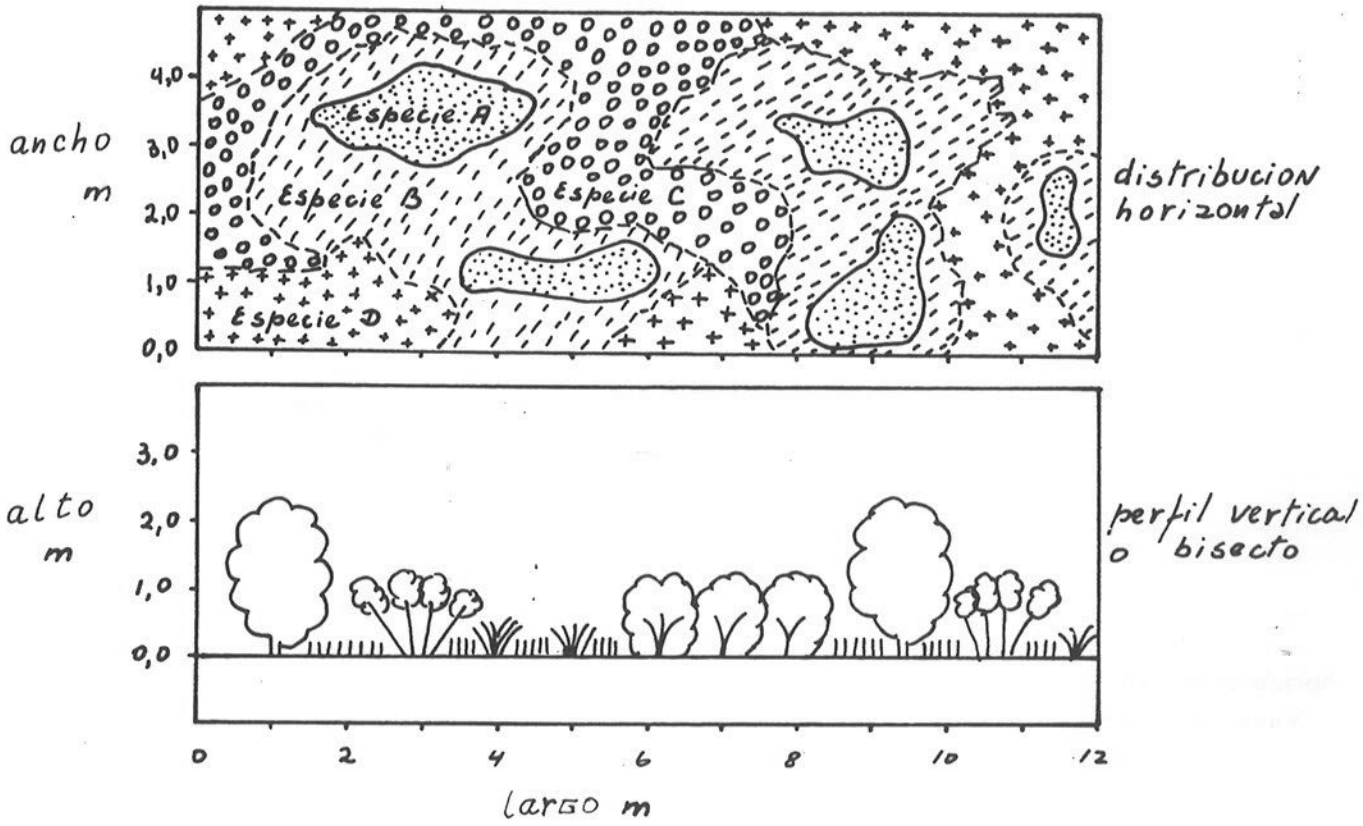


Figura IV-6. *Ejemplo de croquis de vegetación.*

Uso de la fitocenosis. Indicar hasta los 4 usos principales precediendo correlativamente con las letras a, b, c, y d.

0	0	No determinado
1	1	Producción de flores
2	2	Producción de frutos
3	3	Producción de semillas granos
4	4	Producción de hojas
5	5	Producción de tallos
6	6	Producción de raíces y tubérculos
7	7	Producción de forraje
8	8	Producción de corteza
9	9	Producción de savia
10	10	Producción de leña
11	11	Producción de madera
12	12	Producción de agua
13	13	Producción de fibra
14	14	Recreación
15	15	Fauna silvestre
16	16	Ganado
17	17	Urbano industrial
18	18	Abandonado
19	19	Caso particular

Densidad. Número de individuos. Valor exacto o clase *(Cuadro IV-1)*	0	0	No determinada
	1	1	Muy escasa
	2	2	Escasa
	3	3	Poco frecuente
	4	4	Abundante
	5	5	Muy abundante
Dominancia o tamaño total. Valor exacto o clase	0	0	No determinada
	1	1	Cubre de 1% a 5% de la superficie
	2	2	Cubre de 5% a 25%
	3	3	Cubre de 25% a 50%
	4	4	Cubre de 50% a 75%
	5	5	Cubre de 75% a 95%
	6	6	Cubre de 95% a 100%
Sociabilidad o agrupación Valor exacto o clase	0	0	No determinada
	1	1	Crecimiento en lugares aislados
	2	2	Agrupadas en champas
	3	3	En pequeñas manchas, cojines o céspedes
	4	4	En pequeñas colonias o manchas extensas
	5	5	Grandes grupos o poblaciones puras
Frecuencia o porcentaje de presencia en muestras	0	0	No determinada
	1	1	Presentes en menos del 20% muestras
	2	2	Presentes 21 a 40%
	3	3	Presentes 41 a 60%
	4	4	Presentes 61 a 80%
	5	5	Presentes 81 a 100%
Forma y magnitud foliar	0		No determinada
	1		a: aciculifolias o espinosas
	2		g: plantas graminoides
	3		m: plantas de hojas medianas o pequeñas (hasta 2.000 mm^2)
	4		b: plantas de hojas anchas (más de 200 mm^2)
	5		c: plantas de hojas compuestas
	6		t: plantas taloides
Biología foliar	0		No determinada
	1		d: hojas caedizas
	2		w: hojas marcescentes
	3		v: hojas verdes todo el año
	4		s: plantas suculentas con hojas verdes todo el año o áfila

Cuadro IV-1. *Ejemplo de formulario de anotación de caracteres estructurales de la vegetación. Se puede registrar categorías o valores reales.*

Estrata	Especie	Estructura				Tamaño		Forma y magnitud foliar	Biología foliar	Textura foliar
		Densidad 1-5	Dominancia 1-6	Sociabilidad 1-5	Frecuencia 1-5	Altura m	Diámetro m			
Anamnesis										
Tratamiento recomendado										

Textura foliar	0		No determinada
	1		f: membranosa
	2		z: muy delgada casi membranosa
	3		x: esclerófila
	4		h: suculenta o planta fungoide

Información por unidad de volumen o superficie. Diversidad.

$$D_v = K \frac{1}{V} l_n \frac{N!}{N_1! N_2! - N_s} = \text{——} \text{ bits}$$

K = 1,443; n = número

Diversidad por individuo

$$D_n = K \frac{1}{N} l_n \frac{N!}{N_1! N_2! -- N_s!} = \text{——} \text{ bits}$$

Número de especies por estrata	0	0	No determinada
	1	—	Líquenes
	2	—	Musgos
	3	—	Terófitas
	4	—	Helechos
	5	—	Hierbas
	6	—	Geófitas
	7	—	Hemicriptófitas
	8	—	Caméfitas
	9	—	Nanofanerófitas
	10	—	Microfanerófitas
	11	—	Mesofanerófitas
	12	—	Megafanerófitas
	13	—	Epífitas
	14	—	Lianas
Estabilidad interna de la arquitectura fitocenósica	1	1	Nula
	2	2	Muy mala
	3	3	Mala
	4	4	Regular
	5	5	Alta
	6	6	Estable
Superficie cubierta del suelo	0	0	No determinada
	—	—	Mantillo
	—	—	Musgos y líquenes
	—	—	Roca
	—	—	Pavimento de erosión
	—	—	Vegetales superiores

Intensidad de utilización de la fitocenosis _____%	0	0	No determinada
	1	1	No usado
	2	2	Leve
	3	3	Liviano
	4	4	Moderado
	5	5	Intenso
	6	6	Severo
	7	7	Extremo
	8	8	Destructivo
Condición de la fitocenosis	0	0	No determinada
	1	1	Excelente
	2	2	Buena
	3	3	Regular
	4	4	Mala
	5	5	Muy mala
Tendencia de la sucesión	0	0	No determinada
	1	1	Progresión
	2	2	Progresión interrumpida o cultivo
	3	3	Estabilidad
	4	4	Retrogradación
	5	5	Destrucción
	6	6	Caso particular
Velocidad de la sucesión	0	0	No determinada
	1	1	Alta
	2	2	Media
	3	3	Baja
	4	4	Muy baja
	5	5	Casi estabilizada
Acción antropogénica directa sobre la población útil	0	0	No determinada
	1	1	Ninguna labor
	2	2	Extirpación de malezas
	3	3	Siega del remanente
	4	4	Protección
	5	5	Limpia, poda, desbrote
	6	6	Emparejamiento y raleo
	7	7	Emparejamiento
	8	8	Poda
	9	9	Corte y despunte
	10	10	Caso particular

Periodicidad de la cosecha	0	0	No determinada
	1	1	Constante
	2	2	Mensual
	3	3	Bimestral
	4	4	Trimestral
	5	5	Semestral
	6	6	Anual
	7	7	Cada 2 años
	8	8	Cada 2 a 5 años
	9	9	Cada 5 a 10 años
	10	10	Cada 10 a 25 años
	11	11	Mas de 25 años
	12	12	No cosechada
	13	13	Caso particular
Etapa sucesional	0	0	No determinada
	1	1	Prístina
	2	2	Inicial
	3	3	Intermedia
	4	4	Avanzada
	5	5	Disclímax
	6	6	Clímax
Producción fitocenosis	0	0	No determinada
	—	—	Productividad (total producido) $kgha^{-1}$ $año^{-1}$
	—	—	Rendimiento (total cosechable) $kgha^{-1}$ $año^{-1}$
Calidad de la cosecha	0	0	No determinada
	1	1	Excelente
	2	2	Buena
	3	3	Regular
	4	4	Mala
	5	5	Muy mala
Plagas y enfermedades a fitocenosis	0	0	No determinada
	1	1	Población sana
	2	2	Ataque leve
	3	3	Ataque a la planta
	4	4	Ataque a las raíces y coronas
	5	5	Ataque a tallos y ramas
	6	6	Ataque a flores y frutos
	7	7	Ataque a las hojas
	8	8	Ataque a toda la planta

	9	9	Ataque a toda la población
	10	10	Caso particular
Causa del daño	0	0	No determinada
	1	1	Aves
	2	2	Roedores
	3	3	Nematodos, ácaros, e insectos
	4	4	Fanerógamas, parásitos, hongos, bacterias y virus
Prácticas culturales sobre fitocenosis	0	0	No determinada
	1	1	Ningún cuidado
	2	2	Binaje y escarda
	3	3	Emparejadura del suelo
	4	4	Quema
	5	5	Aporca
	6	6	Corte
	7	7	Herbicidas selectivos
	8	8	Defoliantes químicos
	9	9	Caso particular
Ritmo de intercepción de prácticas culturales	0	0	No determinada
	1	1	Ninguna
	2	2	Irregular
	3	3	Varias veces al año
	4	4	Todos los años
	5	5	Cada 2 a 5 años
	6	6	Cada 5 a 10 años
	7	7	Cada 10 a 50 años
	8	8	Más de 50 años
	9	9	Caso particular
Labores superficiales	0	0	No determinada
	1	1	Ninguna
	2	2	Aradura
	3	3	Rastraje
	4	4	Regeneración pradera
	5	5	Rodillado
	6	6	Cross-kill
	7	7	Cultipacker
	8	8	Subsolador
	9	9	Cincel
	10	10	Caso particular

Ritmo de intercepción de labores superficiales	0	0	No determinada
	1	1	Ninguna
	2	2	Irregular
	3	3	Varias veces al año
	4	4	Todos los años
	5	5	Cada 2 a 5 años
	6	6	Cada 5 a 10 años
	7	7	Cada 10 a 50 años
	8	8	Más de 50 años.

Los sistemas ganaderos son manejados con el propósito de desarrollar al máximo la canalización de la producción primaria hacia la producción pecuaria de interés antropogénico. El examen de sistemas cuyo uso primario o secundario sea la producción animal debe incluir el análisis de factores que directa o indirectamente afectan la productividad.

Dentro de la zoocenosis debe considerarse al sistema de pastoreo y la distribución del ganado; ambas características están directamente relacionadas con la productividad misma de la comunidad animal y afectan la condición, tendencia y otros atributos de la fitocenosis.

El agua, tanto en lo que se refiere a su calidad, cantidad y distribución, puede ser el factor limitante de la productividad. La especie animal que utiliza la fitocenosis y el objetivo de la operación ganadera debe ser considerada en conjunto con el resto del ecosistema. La elección de la especie y del producto animal exportable deben corresponder a aquellas que optimicen las exportaciones del sistema.

Sistema de pastoreo	0	0	No determinado
	1	1	No pastoreado
	2	2	Continuo
	3	3	Rotativo
	4	4	Estacional-continuo
	5	5	Estacional-rotativo
	6	6	Rotativo-descanso
	7	7	Put and take
	8	8	No dirigido
	9	9	Caso particular

Efectividad de la distribución del ganado en el campo	0	0	No determinada
	1	1	Bien distribuido
	2	2	Distribución regular
	3	3	Distribución irregular
	4	4	Distribución muy irregular
	5	5	Caso particular

Mecanismo regulador de la distribución	0	0	No determinada
	1	1	Ninguno
	2	2	Cercos
	3	3	Pastores-arreos
	4	4	Sal
	5	5	Agua de bebida
	6	6	Aspersión de arbustos y coirones
	7	7	Fuego
	8	8	Construcción de senderos
	9	9	Sombra
	10	10	Refugio invernal
	11	11	Caso particular
			_____
Cantidad de agua de bebida _____ m^3 $día^{-1}$	0	0	No determinada
	1	1	Suficiente
	2	2	Insuficiente
Distancia al agua de bebida _____km	0	0	No determinada
	1	1	Reducida
	2	2	Moderada
	3	3	Moderada en terreno accidentado
	4	4	Excesiva en terreno no accidentado
	5	5	Excesiva en terreno accidentado
	6	6	Falta de agua
	7	7	Caso particular
			_____
Calidad agua de bebida	0	0	No determinada
	1	1	Dulce
	2	2	Dulce-contaminada
	3	3	Salina
	4	4	Salina-contaminada
	5	5	Inadecuada no bebible
	6	6	Caso particular
			_____
Estacionalidad de la disponibilidad hídrica	0	0	No determinada
	1	1	Todo el año
	2	2	Invierno
	3	3	Primavera
	4	4	Verano
	5	5	Otoño
	6	6	Caso particular
			_____

Especie animal indicar el orden correlativo de importancia de las especies precediendo el número con letras a, b, c, d, en el caso de ser múltiple de varias especies.	0	0	No determinada
	1	1	No utilizado
	2	2	Bovino
	3	3	Ovino
	4	4	Caprino
	5	5	Equino
	6	6	Asnal
	7	7	Llama
	8	8	Alpaca
	9	9	Porcino
	10	10	Aves domésticas
	11	11	Aves silvestres
	12	12	Mamíferos menores silvestres
	13	13	Mamíferos mayores silvestres
	14	14	Caso particular _____
Objetivo de producción de la zoocenosis. (Indicar en orden correlativo de importancia con letras a, b, c, d)	0	0	No determinada
	1	1	Ninguno
	2	2	Producción de miel
	3	3	Producción de leche
	4	4	Producción de mantequilla
	5	5	Producción de suero de leche
	6	6	Producción de queso
	7	7	Producción de huevos
	8	8	Producción de carne
	9	9	Producción de cuero
	10	10	Producción de lana
	11	11	Producción de plumas
	12	12	Producción de pelo
	13	13	Producción de pieles
	14	14	Producción de huesos
	15	15	Producción de dientes
	16	16	Producción de guano
	17	17	Reproducción: terneros, corderos u otro
	18	18	Mantenimiento
	19	19	Engorda
	20	20	Caso particular _____

Valor económico de la unidad de zoocenosis producida, multiplicado por la cosecha	Productividad kg/ha	Valor por unidad	Total. Valor Real Prod.	
_____ kg ha^{-1} $año^{-1}$	0	0	0	No determinada
_____ pesos kg^{-1}	1	1		Ninguno
_____ pesos ha^{-1} $año^{-1}$	_____	_____	_____	Producción de miel
	_____	_____	_____	Producción de leche
	_____	_____	_____	Producción de mantequilla
	_____	_____	_____	Producción de suero de leche
	_____	_____	_____	Producción de queso
	_____	_____	_____	Producción de huevos
	_____	_____	_____	Producción de carne
	_____	_____	_____	Producción de cuero
	_____	_____	_____	Producción de lana
	_____	_____	_____	Producción de plumas
	_____	_____	_____	Producción de pelo
	_____	_____	_____	Producción de pieles
	_____	_____	_____	Producción de huevos
	_____	_____	_____	Producción de dientes
	_____	_____	_____	Producción de guano
	_____	_____	_____	Reproducción. Producción de crías
	_____	_____	_____	Producción de ganado

Alimentación zoocenosis (Indicar las alternativas en orden correlativo de importancia con las letras a, b, c y d)	0	0	No determinada
	1	1	Sólo pastoreo directo
	2	2	Suplementación heno.
	3	3	Suplementación granos
	4	4	Suplementación soiling
	5	5	Suplementación ensilaje
	6	6	Suplementación raíces y tubérculos
	7	7	Suplementación rastrojos
	8	8	Sin pastoreo directo
	9	9	Caso particular _____
Estacionalidad de la utilización del pastizal	0	0	No determinada
	1	1	Todo el año
	2	2	Veranada
	3	3	Invernada
	4	4	Primavera
	5	5	Otoño
	6	6	Caso particular _____

Migraciones	0	0	No determinada
	1	1	Sedentario
	2	2	Trashumancia cercana
	3	3	Trashumancia lejana
	4	4	Caso particular _____
Adecuación de alimentos	0	0	No determinada
	1	1	Adecuada todo el año
	2	2	Adecuada parte del año
	3	3	Inadecuada todo el año
	4	4	Caso particular _____
Salud zoocenosis. Enfermedades y parásitos	0	0	No determinada
	1	1	Adecuada
	2	2	Problemas menores
	3	3	Parcialmente inadecuada
	4	4	Deficitaria
	5	5	Problemas graves
	6	6	Caso particular _____
Daño de predatores al ganado y fauna silvestre útil _____% de muertes de _____	0	0	No determinada
	1	1	No existente
	2	2	Leve
	3	3	Moderado
	4	4	Fuerte
	5	5	Excesivo
	6	6	Caso particular _____
Calidad genética ganado Raza: _____	0	0	No determinada
	1	1	Excelente
	2	2	Buena
	3	3	Regular
	4	4	Deficiente
	5	5	Muy mala
Tipo de animal _____ kg cabeza^{-1} _____ gordura _____ desarrollo	0	0	No determinado
Características de la utilización fitocenosis	0	0	No determinada
	—	—	Carga animal UAA ha^{-1}
	—	—	Capacidad sustentadora UAA ha^{-1}
	—	—	Capacidad sustentadora en condición buena

	_____	_____	Capacidad sustentadora/carga animal
			Veces
	_____	_____	Rapidez de avance. Días
	_____	_____	Permanencia. Días
	_____	_____	Densidad animal. UAA ha^{-1}
	_____	_____	Número de animales
	_____	_____	Tamaño ha
Producción ganadera	0	0	No determinada
	_____	_____	kg/ha de peso vivo
	_____	_____	kg/animal de peso vivo
	_____	_____	% de extracción de la masa ganadera (en biomasa animal)
	_____	_____	% de extracción de la masa ganadera (en número de animales)
	_____	_____	Caso particular _____
Tasa de extracción ganadera, % de cabezas removidas al año	0	0	No determinada
	_____	_____	Tasa real y tasa ideal
Estructura por sexos	0	0	No determinada
	_____	_____	Machos adultos
	_____	_____	Hembras adultas
	_____	_____	Machos jóvenes
	_____	_____	Hembras jóvenes
Estructura por edades. Porcentajes	0	0	No determinado
	_____	_____	Infantil
	_____	_____	Jóvenes
	_____	_____	Maduros
	_____	_____	Seniles.

El examen general del sistema debe completarse agregando otras características generales que posteriormente serían utilizadas en la interpretación del diagnóstico y recomendación de tratamiento. No corresponde hacer aquí una presentación detallada de ellas, pero dada su importancia deben ser mencionadas, pues en el estudio de integración de sistemas pueden tener una importancia decisiva.

Los caminos de acceso al ecosistema examinado permiten modificar las importaciones y exportaciones que se apliquen al sistema. La electricidad hace que la influencia antropogénica pueda ser mayor, estableciendo un grado de transformación que en el futuro permita aumentar su productividad. Las bodegas, silos, corrales, agua potable, maquinaria y transporte deben ser considerados en cualquier examen general, realizado para mejorar el sistema.

Diagnóstico

Metodología

El diagnóstico ha sido definido como el conjunto de los signos que fijan el carácter peculiar de una enfermedad. Esto involucra varias consideraciones generales, que deben ser tomadas en cuenta antes de proceder a diagnosticar.

Las etapas que se siguen en la práctica al hacer diagnósticos clínicos, aunque sea inconscientemente, son las siguientes (Ledley y Lusted, 1959). Primero se hace el examen completo, incluyendo la reseña del paciente, historia clínica

y análisis. Luego se evalúa la importancia relativa de los diversos signos y síntomas y se clasifican de acuerdo a su grado de importancia. Enseguida se hace un diagnóstico diferencial, en el cual se comparan todos los síntomas del paciente con una lista de enfermedades semejantes al caso específico; luego, se eliminan aquellas enfermedades que no correspondan con los síntomas del paciente. Finalmente, se emite el fallo, el cual indica a qué enfermedad corresponde, o bien, señala una duda, a la espera de mayor información.

No puede hacerse un diagnóstico acertado si los signos elegidos son incompletos o no corresponden a los que fijan el carácter de la enfermedad. El ecosistema silvoagropecuario es algo tan complejo y variable, pues la cantidad de signos sobrepasa las posibilidades de examen. Por otra parte, la magnitud de variabilidad de cada signo dentro del rango de posibilidades del ecosistema es tan amplia, que su cuantificación pierde valor al momento en que se le desea emplear en el diagnóstico. Diferencias cuantitativas muy sutiles, en algún signo, pueden significar alteraciones muy marcadas en el funcionamiento ecosistémico.

Debe además, considerarse la jerarquización de los signos. Shenckel y Baherle (1971) por ejemplo, han analizado la fertilidad de las principales series de suelos de varias provincias de Chile. En todos ellos han encontrado deficiencias muy marcadas de algunos elementos, pero la corrección de ellos no tiene valor si no se hace de acuerdo a su jerarquía de deficiencias, lo cual significa que las correcciones deben hacerse siguiendo un orden. Si las correcciones son las adecuadas, pero no lo es el orden o jerarquía de las correcciones, el tratamiento que se aplique al sistema no produce los resultados pronosticados. Igualmente, al hacer el diagnóstico y estudiar un signo de jerarquía secundaria puede que se presente como un síntoma negativo de la enfermedad y que sólo intervenga cuando los signos de jerarquía primaria estén presentes.

Otra consideración que debe tomarse en relación al proceso del diagnóstico es la exactitud y la precisión de las mediciones de los signos. Un ejemplo puede contribuir a clarificar la idea. En un estudio presentado por Williams (1963) se midió la intensidad luminosa y se llegó a la conclusión que a los 79 días era de 34.000 lux y a los 99 días de 40.000 lux. Estos valores tienen un alto grado de precisión y exactitud, pero no son los que regulan la productividad, pues sólo una pequeña porción de la luz solar puede ser aprovechada por las plantas. El porcentaje de radiación solar utilizada varió entre 1,6 y 2,2%, de acuerdo a la especie o mezcla de especies. Estas cantidades no pueden ser medidas en forma directa, de manera que se calculan indirectamente basadas en otras mediciones, por lo cual el grado de precisión y exactitud es muy variable. Estos resultados son, a su vez, la consecuencia del área foliar, temperatura, posición en el follaje y de muchos otros factores difíciles de cuantificar con precisión.

En el diagnóstico clínico es de fundamental importancia considerar combinaciones de síntomas y comprararlos con el complejo de enfermedades. Este aspecto es muy importante, porque a menudo se recurre a hacer comparaciones individuales de algún síntoma con alguna enfermedad, aunque ello esté relacionado con combinaciones de enfermedades que el paciente puede tener (Ledley y Lusted, 1959). La interacción entre los signos es uno de los obstáculos que se presentan en el diagnóstico. En ecosistemas, donde deben conjugarse cientos de signos, las posibilidades de interacción de multiplicidad de factores son muy altas ya que el ecosistema actúa holocenósicamente.

Dos disciplinas matemáticas son fundamentales en la comprensión del razonamiento para hacer el diagnóstico clínico: la lógica simbólica y la teoría de probabilidades. Una tercera disciplina matemática, la teoría de valores o de juegos, puede ayudar en la elección de los tratamientos óptimos. Estos tres conceptos básicos son inherentes a cualquier estudio clínico, aunque se les emplee inconscientemente (Ledley y Lusted, 1959).

La primera etapa en el diagnóstico debe ser el estudio general de los signos, con el objeto de clasificarlos en dos categorías: aquellos que indican salud ecológica y aquellos que indican enfermedad, para ir definiendo la correlación que existe entre síntoma y enfermedad.

La forma de diagnosticar o estilo puede ser muy variable de una persona a otra; pero la lógica, como ciencia, da los fundamentos de este proceso. La metodología o lógica aplicada a las ciencias naturales es diferente a la que se aplica a las matemáticas y a las ciencias del espíritu.

La lógica es la ciencia de las leyes y de las formas del pensamiento que da normas para la investigación científica, suministrando un criterio de verdad. Todas las operaciones de raciocinio deductivo e inductivo y otras auxiliares necesarias en la investigación, arraigan en la lógica. Cualquier investigación que se haga debe cumplir las exigencias lógicas que se impongan desde afuera a los métodos de investigación. El método es un conjunto de procedimientos ordenados hacia el alcance de algún conocimiento o descubrimiento. El método que siga en el diagnóstico debe incluir a todos los procedimientos o conocimientos de los problemas que afectan al sistema, supuestamente enfermo (Meringo, 1952).

La definición de método incluye dos conceptos diferentes, uno de los cuales está implícito y significa ordenamiento. La información obtenida en el proceso de anamnesis debe ser reunida, ordenada y clasificada, como una primera etapa del diagnóstico. Los signos que representan síntomas de estado defectuoso del paciente ecológico deben ser utilizados como pruebas positivas o negativas de

enfermedad. Los restantes deben ser, posteriormente, utilizados con otros fines. La clasificación y ordenamiento de los signos debe hacerse con criterios múltiples que conduzcan a descifrar las hipótesis contenidas en el planteamiento general.

El segundo elemento contenido en la definición de método está explícitamente incluido y significa descubrimiento o conocimiento de algo nuevo. De ello deriva la doble modalidad del método, que puede ser sistemático o inventivo. El enfoque sistemático es de valor, pues permite ordenar y clasificar situaciones similares y, por analogía, comparar la situación normal de la defectuosa. Es posible en esta forma cambiar a los signos en síntomas.

Signos son atributos que pueden ser percibidos por los sentidos o por instrumentos y equipo de laboratorio; se caracterizan por su color, tamaño, forma, textura o cualquier otra particularidad que los defina. El signo es la característica misma, que no contiene ninguna interpretación proveniente del raciocinio de la mente humana. El signo se transforma en síntoma cuando es sometido a un proceso de análisis, raciocinio y comparación con otros signos equivalentes, pero de distinta magnitud o intensidad, encontrados en otros ecosistemas que se suponen normales.

Las posibilidades de emplear signos como síntomas varían de acuerdo a la capacidad del equipo de mediciones y a la preparación profesional de quien haga el diagnóstico. El *status praesens* o estado de un ecosistema es el conjunto de todos los signos. Con ello se persigue distinguir entre los que sólo son signos, de los que además son síntomas.

Los métodos y procedimientos seguidos para hacer el diagnóstico pueden ser muy variados. Dada la importancia del tema, se cita, a manera de ejemplo, el procedimiento propuesto por Ledley y Lusted, 1959, del cual se incluye un extracto de una parte de su trabajo.

Los autores indican que tres factores están involucrados en el análisis lógico clínico: I conocimiento del sistema general que permita relacionar el complejo de la enfermedad con el complejo de los síntomas; II determinación del complejo particular de los síntomas del paciente, y III determinación del complejo de la enfermedad que constituye el diagnóstico final. El conocimiento clínico ecosistémico permite al especialista eliminar y no considerar enfermedades o complejos de enfermedades no relacionadas, con el complejo de síntomas del paciente.

En ciencias silvoagropecuarias no se estudian leyes, principios, síntomas o enfermedades de manera aislada o de una por una. Lo que se estudia y trata de probar es su acción holocenósica en el sistema (Thrall, Coombs y Davis, 1954).

Si se tiene un paciente con algún atributo o enfermedad específica, tal como salinidad del suelo, alguna plaga, un horizonte edáfico cementado o cualquier otro, se puede usar algún símbolo para representarlo. Usando la misma nomenclatura, al atributo se le puede denominar con letras tales como X o Y. Si el paciente no presenta ese atributo, se expresa por el símbolo $\overline{X}$ o $\overline{Y}$, es decir, el atributo con una línea sobre él. Puede existir también una combinación simultánea de atributos y en tal caso las posibilidades son las siguientes:

Símbolo	Nombre	Interpretación
$\overline{Y}$	Negación	El atributo no está. No Y
$X \cdot Y$	Producto lógico	Ambos presentes. X e Y
$X + Y$	Suma lógica	Uno o el otro, X o Y
$X \rightarrow Y$	Implica	Uno es consecuencia del otro. Si se tiene X luego se tiene Y

Si se tiene dos conjuntos de síntomas:

$$S(1) \text{ y } S(2)$$

y dos conjuntos de enfermedades:

$$D(1) \text{ y } D(2)$$

y si se tiene que en la literatura científica se ha establecido la siguiente relación general:

$D(2) \rightarrow S(1)$	Cuando se tiene la enfermedad 2 se tiene el síntoma 1
$D(1) \cdot \overline{D(2)} \rightarrow S(2)$	Cuando se tiene la enfermedad 1 no se tiene la enfermedad 2, el síntoma es 2

$\overline{D(1)} \cdot D(2) \rightarrow \overline{S(2)}$ Cuando no se tiene la enfermedad 1 y se tiene la 2, no se puede tener el síntoma 2.

$S(1) + S(2) \rightarrow D(1) + D(2)$ Si el paciente tiene uno o los dos síntomas tiene que tener una o las dos enfermedades.

Los tres ingredientes que se requieren en el diagnóstico clínico empleando las funciones booleanas son E, G y f. La función E proviene de la información científica general o principios conocidos que aparecen en la literatura o son de aplicación y validez universal. En el caso en referencia, se tiene la relación general:

$$E = [D(2) \rightarrow S(1)] \cdot [D(1) \cdot \overline{D(2)} \rightarrow S(2)] \cdot [\overline{D(1)} \cdot D(2) \rightarrow \overline{S(2)}] \cdot [S(1) + S(2) \rightarrow D(1) + D(2)]$$

La situación del paciente es más simple, pues puede tratarse de un paciente que tenga solamente el síntoma 2 y no tenga el síntoma 1. En este caso, si G son los síntomas del paciente, se tiene que:

$$G = \overline{S(1)}\ S(2)$$

Es interesante hacer resaltar que, en el caso de los síntomas del paciente, se deben registrar tanto los síntomas que él tiene como los que no tiene. De no saberse si el paciente tiene o no el síntoma 1, la notación entonces sería:

$$G = S(2)$$

La función f que se refiere a la o las enfermedades, se calcula luego de conocer E y G

$$f = D(1) \cdot \overline{D(2)}$$

La función booleana se representa, según Ledley y Lusted (1959) por:

$$E \rightarrow (G \rightarrow f)$$

Luego de tratada la enfermedad, los síntomas desaparecen y al desaparecer los síntomas se sabe que, por ende, la enfermedad también desaparece:

$$E \rightarrow (\overline{f} \rightarrow \overline{G})$$

El diagnóstico, sin embargo, sólo puede hacerse de acuerdo a probabilidades. La probabilidad es la proporción de pacientes que presentan algún atributo específico en relación al total de pacientes en la población:

$$P(f) = \frac{N(f)}{N}$$

siendo P(f) la proporción de pacientes con el atributo F, N(f) el número de pacientes en el atributo f, y N el número total de pacientes en la población muestreada.

La probabilidad condicional, en cambio, es análoga a la total, sólo que en este caso el muestreo se hace únicamente con pacientes categorizados en un determinado caso.

$$P(G/f) = \frac{N(G/f)}{N(f)}$$

lo cual significa que pacientes que tengan el atributo f, tienen además el atributo G. P(G/f) es la proporción de pacientes que presentan simultáneamente los atributos de enfermedades y síntomas en relación a aquellos que sólo presentan enfermedad P(f).

En la resolución de problemas silvoagropecuarios o en la investigación, en general, se procede por análisis o por síntesis. Análisis significa la descomposición de una unidad en las partes que la integran o constituyen. El químico, por ejemplo descompone el CO_2 en C y O y la glucosa $C_6H_{12}O_6$ en CO_2 y H_2O. El fisiólogo, el entomólogo, el edafólogo, el climatólogo, el zootecnista, el patólogo y muchos otros especialistas del agro, son analistas del ecosistema, pues descomponen el todo y se especializan en alguno de sus componentes.

El análisis se puede definir, según Meringo (1952), como el procedimiento que va del sujeto al predicado; pues en un juicio el sujeto, por lo común, representa el todo, siendo el predicado una de sus partes. Analizar significa descomponer y no debe por lo tanto confundirse con dividir un todo en partes homogéneas.

El análisis del ecosistema en cada una de sus partes constitutivas puede llegar hasta límites extremos. Desde un punto de vista silvoagropecuario, el análisis es una herramienta útil en el conocimiento detallado del ecosistema. Pero, ocurre que mientras más se analiza, más se pierde la noción de conjunto, lo cual puede llegar a límites extremos que lo hagan alejarse del problema principal en lugar de acercarse a él. Y puede llegarse a perder la noción de la unidad, en este caso, el ecosistema. Sólo durante los últimos años se ha empezado a comprender que los componentes del sistema ecológico, los recursos, el hábitat, la fitocenosis y la zoocenosis, son una unidad coherente y no el mero resultado de la casualidad. Se ha tratado, entonces, de considerar el sistema en el conjunto de todos sus componentes e incluso desarrollar modelos matemáticos que los integran.

Cuanto más se analiza, más se aleja del problema principal, el que luego se pierde de vista. Así sucede hasta llegar a un punto en el cual se es incapaz de dar nuevamente con él mediante los fenómenos que se estudian, por más que se sienta que lógicamente debería haber una conexión entre ellos (Meringo, 1952). Se ha tratado, a menudo, al estudiar la resolución de los problemas del agro, de analizar hasta los niveles tan altos de descomposición la unidad ecológica en la química y en la física, que finalmente se llega a perder por completo la noción del ecosistema, y la función y procedimientos adecuados a la resolución de problemas silvoagropecuarios.

La síntesis, al contrario, es lo opuesto al análisis, y consiste en componer un todo con sus elementos constitutivos. La combinación de C y O en CO_2 y de CO_2 y H_2O en $C_6H_{12}O_6$, son ejemplos de síntesis. Asimismo la integración de recursos, el hábitat, las fitocenosis y zoocenosis para formar una unidad o ecosistema, son procesos de síntesis. Esta va del predicado al sujeto, pues en un juicio, por lo general, el predicado representa a cada una de sus partes y el sujeto al todo (Meringo, 1952).

El análisis y la síntesis son procedimientos de un método; en cambio, inducción y deducción son métodos de raciocinio. El método inductivo va de lo particular a lo general, de lo específico a lo genérico, de lo complejo, según la comprensión, a lo simple, de los efectos a los hechos, causas o principios, basándose en la observación (Meringo, 1952) y es por lo tanto, afín con el procedimiento analítico.

. Es importante distinguir las leyes causales de las proposiciones causales singulares que enuncian ejemplificación de las leyes (Stebbing, 1965). Una proposición causal singular enuncia un fenómeno causal que ocurrió una sola vez. Por ejemplo la afirmación: »la aplicación de molibdeno al suelo cambió la coloración de la hoja«. Esta afirmación causal singular establece una relación que no va más allá de la simple narración histórica de algo que se ha hecho. La ley causal indica que »siempre que se aplica molibdeno a la planta bajo las condiciones en que se hizo la experiencia, se produce un cambio de coloración de la hoja« . Lo fundamental es que la ley causal esté bien definida y las condiciones bajo las cuales la relación se manifiesta, es bien determinada. La proposición particular sólo enuncia un tipo de causación y no tiene, por lo tanto, validez a no ser que la ley causal esté bien definida e interpretada.

El método deductivo es lo opuesto al inductivo, siendo, por lo tanto, afín a síntesis. Es el método que va de lo general a lo particular, de lo simple, según la comprensión a lo compuesto, de lo genérico a lo específico, de la causa o hechos a los efectos (Meringo, 1952).

La Figura IV-7 representa la escala de Bacon y explica gráficamente la relación entre inducción y análisis, deducción y síntesis. Con frecuencia se presume que la investigación utiliza, fundamentalmente, como procedimiento al análisis y que la síntesis es sólo un procedimiento de exposición. El método científico considera la utilización de ambos, de acuerdo a la figura. Las ciencias matemáticas y las filosóficas usan de preferencia la deducción, y las ciencias de la naturaleza, que tienen por objeto la materia inorgánica y la materia organizada en seres vivos, la inducción.

El método científico utiliza las dos, en cualquiera de las ciencias, pero da amplia preferencia a uno u otro de acuerdo a la naturaleza de las ciencias y del problema que se trate de resolver. En la escala de Bacon se va de lo singular a lo general para establecer principios y leyes, que luego son comprobados en la segunda parte de la escala, al descender desde lo general a lo particular.

La generalización de una cierta clase de casos observados, que se supone no constituyen todos los de esa clase, se llama inducción por enumeración simple. Un solo caso contradictorio que se halle

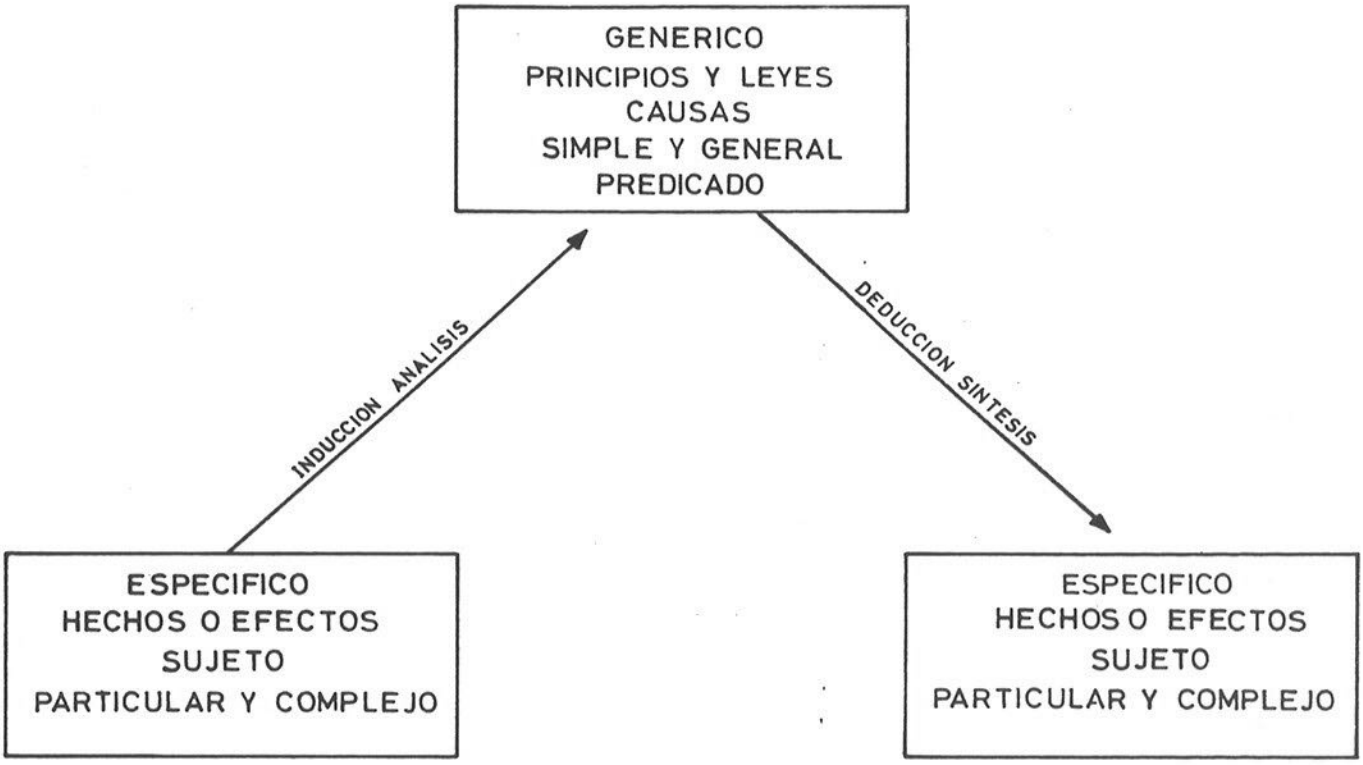


Figura IV-7. *Escala de Bacon, según Meringo (*1952).

con posterioridad, refuta inmediatamente la conclusión (Stebbing, 1965).

Todas las ciencias, excepto las matemáticas y la lógica son empíricas; se basan, por lo tanto, en la observación, el experimento y las generalizaciones hechas a partir de la experiencia (Stebbing, 1965).

Las ciencias de la naturaleza usan seres reales y concretos y no seres ideales como las matemáticas. Debido a que utilizan el método inductivo, las ciencias de la naturaleza, no tienen carácter de certidumbre. Por eso las generalizaciones que se hacen en el método científico se logran mediante probabilidades. De allí el carácter estadístico de las demostraciones, basadas en la teoría de las probabilidades, lo cual es consecuencia del método inductivo que utilizan. Un ejemplo basta para aclarar esta idea. Si se demuestra que el oro, la plata, el hierro y el estaño son dúctiles, se puede concluir que los metales son dúctiles; pero esta conclusión es válida solamente en términos de probabilidades y no tiene validez absoluta y universal, ya que no todos los casos particulares han sido estudiados. La deducción que se haga desde un principio, demostrada en términos de probabilidades, sólo tiene validez en la medida que también se la interprete en términos de las probabilidades. Se podría concluir por ejemplo, que si los metales son dúctiles, el cobre que es metal, probablemente, es también dúctil (Meringo, 1952). La teoría de las probabilidades se aplica en el diagnóstico, por cuanto en clínica el resultado final es raramente absoluto. Es sólo una probabilidad de certeza en la cual se presentan posibilidades que ofrecen mayor o menor grado de corrección (Ledley y Lusted, 1959).

Las ciencias matemáticas, por el hecho de ser deductivas, racionales y sintéticas no requieren de la estadística en sus demostraciones. En matemáticas, se principia por definir la noción ideal u objeto, y en virtud de principios evidentes llamados axiomas y postulados, se deducen racionalmente de estas definiciones las propiedades, consecuencias y leyes que encierran. El conjunto de estos procedimientos constituye la demostración, término último de las ciencias matemáticas (Meringo, 1952).

El método científico en las ciencias naturales se basa en la observación, la hipótesis y la experimentación. El método en las ciencias naturales es netamente experimental, fundado en hechos comprobados por la experiencia. La inducción, en la forma practicada en ciencias naturales, es el conjunto de procedimientos racionales que, por medio de hechos particulares, permite establecer leyes generales (Meringo, 1952).

Consta de tres etapas fundamentales: observación, hipótesis y experimentación. La observación corresponde a lo que en el presente capítulo se ha denominado examen o anamnesis. La observa-

ción se hace por medio de los sentidos de seres sanos, normales y frecuentemente adiestrados, aunque puede hacerse también con la ayuda de instrumentos. El observador debe ser paciente, imparcial y sagaz.

La hipótesis es una inducción anticipada, pues corresponde a una ley o explicación provisoria que se utiliza para interpretar fenómenos de la naturaleza hasta que sea demostrada y se transforme en ley o se rechace; es de innegable valor en la dirección de la investigación. Una hipótesis es una proposición sugerida por la evidencia disponible para establecer una conclusión, pero es insuficiente para demostrar la conclusión (Stebbing, 1965).

La sola experimentación o repetición de observaciones no tiene valor, a no ser que vaya seguida de explicaciones provisorias o hipótesis. El empirismo vale cuando se le conjuga con las explicaciones provisorias, como un procedimiento que tienda a dirigir la búsqueda de la ley. Las ciencias avanzan solamente por las ideas nuevas, siempre que ellas sean debidamente comprobadas o rechazadas con posterioridad, a través del proceso de experimentación.

La hipótesis debe cumplir ciertos requisitos para que pueda llegar a ser validada y se transforme en ley. Debe explicar todos los fenómenos que describe y predecir otros nuevos, sin contradecir ninguno de los fenómenos ciertos ya comprobados, además de ser sencilla y de aplicación general. La teoría es la hipótesis debidamente demostrada, pero no íntegramente comprobada. Debidamente comprobada, cuando presumiblemente ya no existen probabilidades de error, la teoría se transforma en principio y, luego, en ley.

La utilización de la hipótesis en el método científico empleado en la solución de problemas empíricos, consta de cuatro etapas. En la primera de ellas se examina la situación de algo que merece una explicación y es, por lo tanto, la anamnesis. En la segunda, se formula la hipótesis. Luego se deduce la hipótesis explicando lo que ocurriría si ella fuera verídica. La cuarta y última etapa es la de demostración o verificación de la hipótesis. En esta etapa sólo se demuestra que existe la relación causal, pero no que la proposición es verdadera.

La experimentación es una observación provocada a voluntad del investigador, en la cual él mismo suscita, varía o elimina el fenómeno que la hipótesis considera como causa, para comprobar si el fenómeno considerado como efecto se suscita, varía o cesa a consecuencia de ello (Meringo, 1952). La causalidad contiene tres elementos: una explicación de circunstancias pasadas o causalidad a posteriori, una predicción de sucesos futuros o causalidad a priori y una explicación teleológica. En los dos primeros elementos se trata de explicar cómo opera la relación de causa-efecto, en cambio, en el tercer elemento se trata de explicar evolutivamente el por qué existe la relación causativa (Mayr, 1961).

Las relaciones de causa-efecto, según Grant (1963) pueden ser de cuatro tipos: causa simple produce un efecto simple; causa simple produce un efecto múltiple; causa múltiple produce un efecto múltiple; causas múltiples que interactúan producen un efecto simple o viceversa, y causas circulares múltiples producen un efecto simple o viceversa (Figura IV-8). Las explicaciones causales de los seres vivos, sin embargo, no pueden llevarse a cabo sólo en términos de fenómenos físicos y químicos (Mayr, 1961).

Debe distinguirse entre los fenómenos que están accidentalmente conectados y aquellos que tienen conexiones regulares. A los fenómenos del primer tipo se les denomina multiformidades y a los del segundo tipo uniformidades. Las conexiones regulares pueden tener características de coexistencia, o bien, en conexiones de fenómenos sucesivos se evidencian relaciones de causa a efecto, denominadas conexiones causales (Stebbings, 1965).

En el ecosistema es difícil encontrar tipos simples de relaciones de causa-efecto. Podría afirmarse que se trata, en general, de causas complejas que producen efectos complejos. Cuando el análisis se hace de una manera simplista, alterándose un factor, sólo se tiene una información parcial y errática. La falta de repetibilidad de las relaciones de causa-efecto se compensan con el error experimental, donde se incluye todas las diferencias no explicadas.

La resolución de los problemas silvoagropecuarios se ha hecho, fundamentalmente, mediante una dialéctica empirista. Es posible que una de las dificultades que se presentan se deba al pretender encontrar soluciones siguiéndo la misma metodología con la que se obtuvo éxito en el pasado, pero que en la actualidad no demuestra una alta capacidad resolutiva de los problemas presentes. Quizá se trata de un problema básico, en el cual no se ha aplicado la dialéctica más adecuada.

Dialéctica ha sido definida como una serie ordenada de verdades o teoremas que se desarrolla en la ciencia o en la sucesión encadenada de los hechos. La agrupación social del ser humano en pueblos y villorrios y las necesidades de alimento, vestuario y habitación motivó al hombre hacia un mayor conocimiento de la materia, conocimiento que le permitiría manejarla mejor y ponerla a su servicio. En agricultura se logró un alto grado de desarrollo empleando una dialéctica empirista, que establece que la observación sensible es la fuente primordial y juez último del conocimiento y que no es más que un autoengaño creer que la mente humana tiene acceso directo a otra clase de verdad diferente de las diversas relaciones lógicas (Reichenbach, 1973).

El origen de la ciencia es la generalización. La dialéctica empirista de la investigación silvoagro-

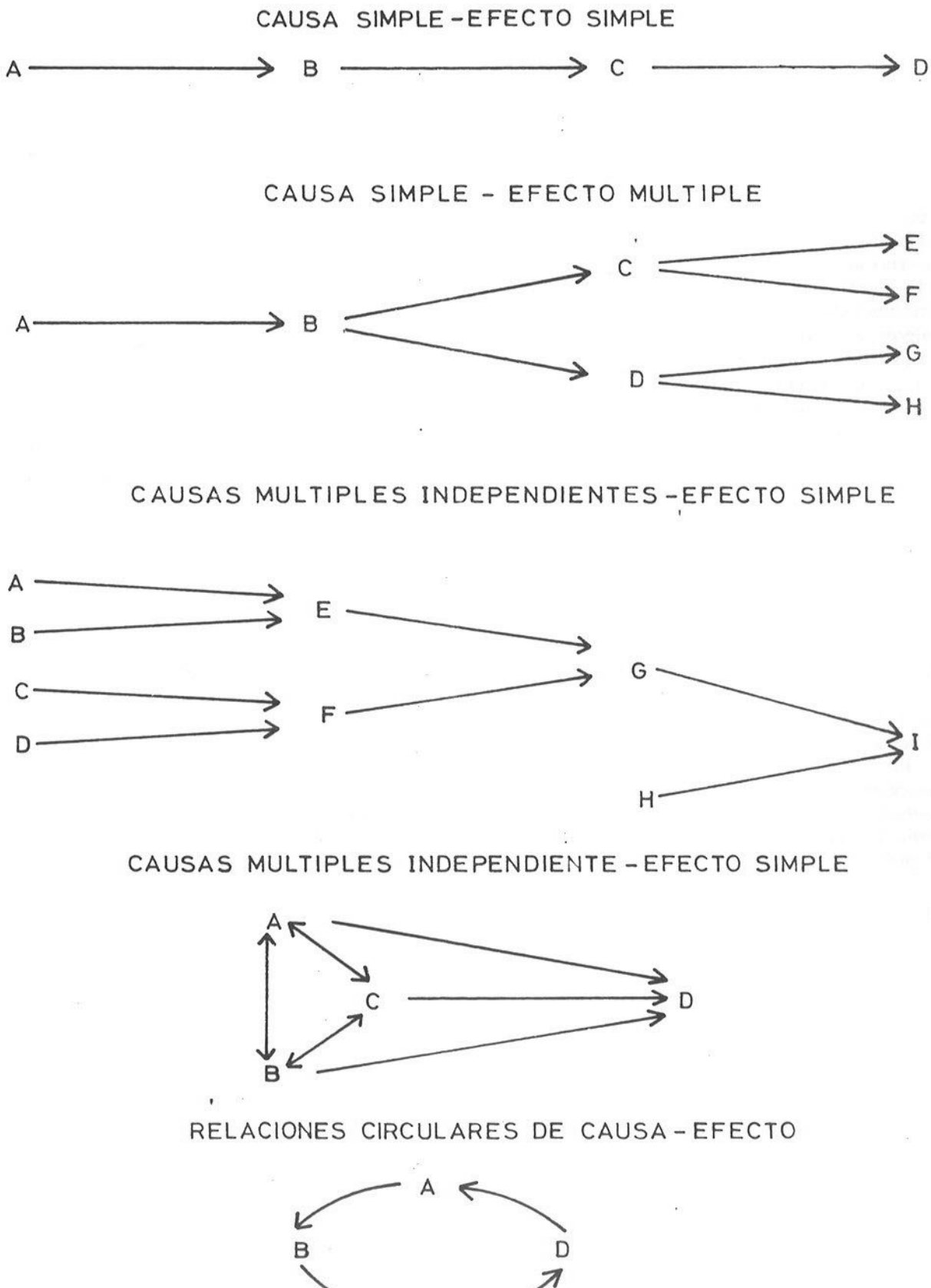


Figura IV-8. *Tipos de relación causa-efecto. (1) Causa simple y efecto simple; (2) Causa simple y efecto múltiple; (3) Causa múltiple y efecto simple; (4) Causas múltiples interactuando y efecto simple. y (5) Relaciones circulares de causa-efecto (Grant. 1963).*

pecuaria ha logrado, a través de la repetición provocada de la observación en la experimentación, establecer algunos principios generales que permiten, por analogía, predecir, en situaciones análogas, las relaciones de causa y efecto. La investigación silvoagropecuaria se ha hecho en estaciones experimentales representativas de zonas climáticas y edáficas, con lo cual se han logrado resultados aplicables a situaciones análogas, aunque no idénticas. Las discrepancias en los resultados se han atribuido al error experimental el cual, en algunos casos, puede ser elevado. Su capacidad de predicción se limita sólo a situaciones análogas y no permite interpolar ni extrapolar resultados. A veces se logra separar las relaciones causativas pertinentes de las impertinentes, lo cual es el origen de la ciencia y del conocimiento general.

Sin tratar de restarle méritos a esta dialéctica ni dejar de reconocer los logros derivados de ella en el progreso de las ciencias silvoagropecuarias, el grado de desarrollo general de las ciencias hace vislumbrar las ventajas de aplicar una dialéctica más racionalista. La escuela racionalista establece que la mente humana adquiere el conocimiento por medio de una facultad particular llamada razón, intuición o visión de ideas. El racionalismo suministra al hombre una clase de conocimiento que es inaccesible a la observación y experimentación con que se construyen las ciencias (Reichenbach, 1973).

No debe pretenderse, en ciencias silvoagropecuarias, ser exclusivamente racionalista. La enunciación de los principios, postulados y ecuaciones generales sólo pueden establecerse si se dispone de una fuente de información empírica que permita afirmar, aunque sea en forma de inducción por enumeración simple, donde los casos estudiados son sólo una muestra de la población y la validez de los resultados está sujeta a las probabilidades. Pueden establecerse generalizaciones perniciosas donde, con el fin de elaborar leyes universales se utilicen analogías superficiales, que no estén debidamente comprobadas.

Cada día se hace más obvia la necesidad de emplear una dialéctica empírico-racionalista conducente a resolver los problemas de la naturaleza, donde se conjugue la observación y experimentación como procedimiento de obtención de la información, y el raciocinio como procedimiento de interpretación de las relaciones pertinentes e impertinentes en los fenómenos observados.

El empleo del enorme acopio de resultados experimentales constituye una fuente para obtener la información básica de partida en la búsqueda de nuevas verdades. En este proceso es necesario utilizar un lenguaje preciso, tal como el que ofrecen las matemáticas, ya que el peligro de un lenguaje vago es dar origen a ideas falsas (Reichenbach, 1973).

Es posible construir modelos silvoagropecuarios, simples o complejos, que permitan explicar con mayor precisión las relaciones de causa y efecto. Estos modelos, sin embargo, requieren, a menudo, de un grado de preparación mayor y de conocimientos y resultados tan completos, que a veces son difíciles de construir. Presentan, en cambio, la ventaja que puede incorporarse información y ecuaciones de validez universal, calculadas en otras regiones del globo.

Los modelos, sin embargo, son sólo una técnica empleada en la clínica de ecosistemas y, como tal, incompletos para resolver los problemas silvoagropecuarios. Pretender que la construcción masiva y atolondrada de modelos simulados resuelven de inmediato los problemas que se presentan en la producción silvoagropecuaria, es sólo una quimera. Su empleo, sin embargo, dentro de la metodología clínica general para resolver, explicar o demostrar algunos procesos clínicos particulares o generales, especialmente en el diagnóstico y tratamiento, puede ser una herramienta valiosa en el estudio de ecosistemas defectuosos o enfermos.

No es el objetivo del presente trabajo analizar en detalle los fundamentos y técnicas empleadas en el desarrollo de modelos simulados, para lo cual puede consultarse la abundante literatura que existe al respecto (Van Dyne, 1970; Arcus, 1963; de Wit, Brouwer y de Vries, 1970; de Wit, 1970; Van Horn, 1971; Barea, 1963; Watt, 1969; Berman, 1963; Coombs, Raiffa y Thrall, 1954; Smith y Williams, 1973; Eberhardt, 1965; Garfinkel, MacArthur y Sack, 1964; Garfinkel y Sack, 1964; Sear, 1963; Lucas, 1960 y 1964; Spedding, 1971 y muchos otros. En el capítulo de funcionamiento se presenta una discusión más detallada sobre el tema.

A manera de ejemplo puede citarse el esquema presentado por Ollagnier y Prevot, 1967, para la palma aceitera. En él se establecen las relaciones generales calculadas entre los componentes de la producción y los factores ecológicos, entre los cuales se incluye separadamente al potasio. El esquema presentado en la Figura IV-9, además de estar construido siguiendo un esquema lógico, tiene la ventaja que presenta gráficamente las relaciones entre los factores más importantes reguladores de la productividad.

La interpretación del comportamiento del sistema al hacer su diagnóstico reviste dificultades mayores, si se considera la naturaleza de las causas. Mayr, 1961, clasifica las cusas en próximas o inmediatas y últimas o mediatas. La causa próxima es la aparente del fenómeno pues, a menudo, es sólo un signo que se emplea como síntoma de un factor responsable de un efecto. La causa última, sin embargo, puede ser diferente; de allí, en parte, las dificultades de hacer un diagnóstico acertado.

El científico no está interesado en afirmaciones singulares, sino en la medida que ellas puedan transformarse en generales; pero tiene también interés en

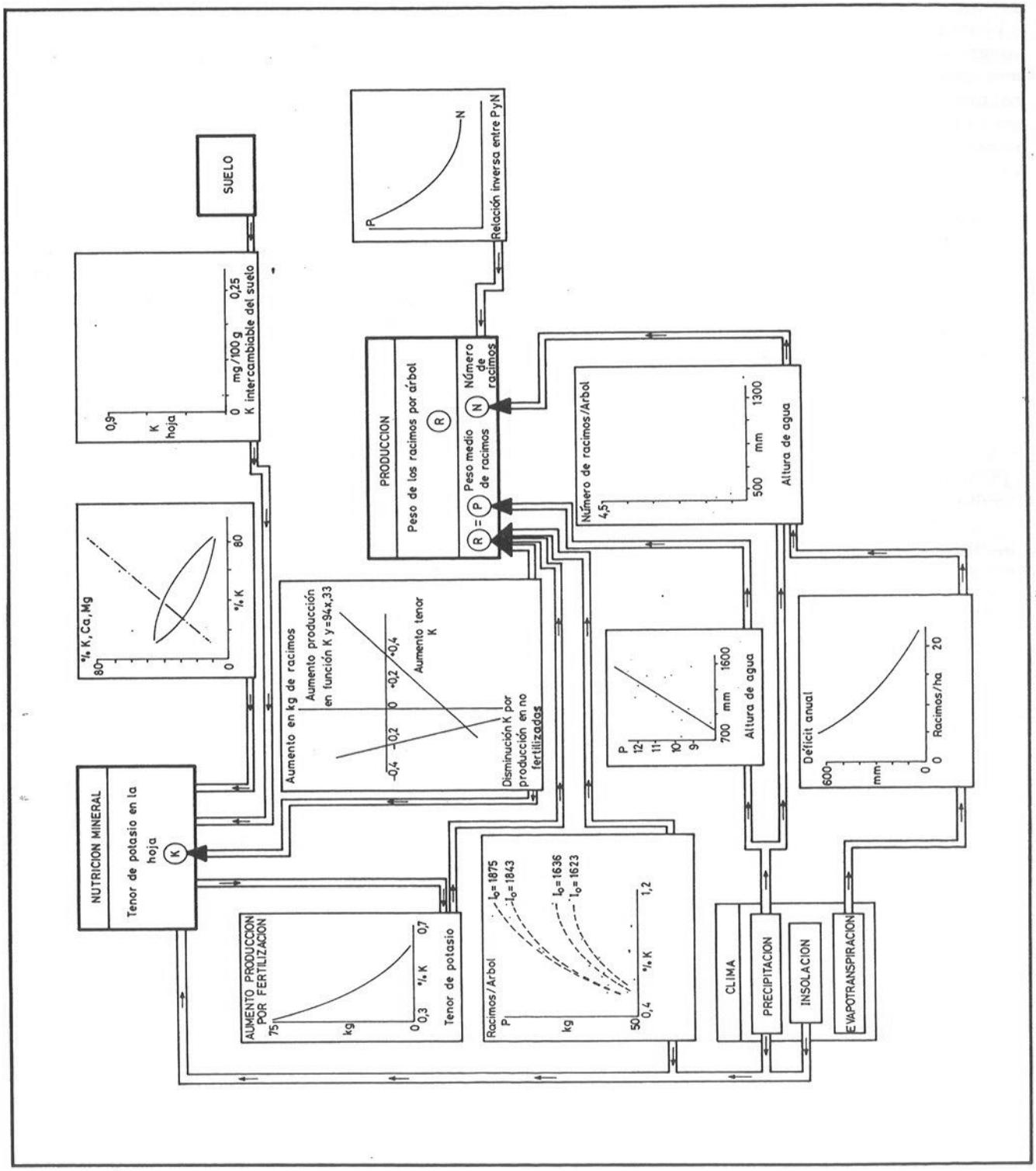


Figura IV-9. *Esquema de las relaciones más importantes encontradas en la producción de la palma aceitera en relación a los factores ecológicos y a la nutrición del potasio (Ollangier y Prevot, 1967).*

conocer lo opuesto, la aplicación de afirmaciones generales a casos particulares. El método científico contempla el empleo simultáneo de ambos procesos, de acuerdo a la escala de Bacon, que corresponde al proceso completo.

La investigación fundamental que se hace en las naciones más desarrolladas tiende a enfatizar en la transformación de afirmaciones singulares en generales, con el objeto de establecer principios y leyes ecológicas. Las naciones en desarrollo deben enfatizar el proceso opuesto de transformación de afirmaciones generales en afirmaciones particulares. Ello no es otra cosa que la aplicación de principios y leyes ecológicas conocidas y demostradas a casos particulares, donde se desea resolver alguna incógnita.

La explicación anterior puede ser más clara si se ilustra con algún ejemplo. Al científico no le interesa conocer afirmaciones singulares tales como «esta planta tiene nanismo» o «este animal está malformado». Se interesa cuando estas afirmaciones singulares puedan conducir a la búsqueda de afirmaciones generales, se interesa por conocer las relaciones causales del nanismo o malformación para llegar a establecer una afirmación general que indique los hechos donde ocurran las circunstancias especiales presentadas en la afirmación singular, con el propósito de establecer las relaciones pertinentes de causa-efecto.

El científico, especialmente el clínico del sistema silvoagropecuario, tiene también interés en conocer la relación que existe entre afirmaciones generales y casos particulares. En el diagnóstico del sistema se emplea la información acumulada, ordenada en leyes y principios ya calculados y establecidos para cualquier región del mundo y bajo las circunstancias más diversas. El estudio simultáneo de diversas afirmaciones singulares, relacionadas con temas análogos, puede concluir en el enunciado de afirmaciones generales.

Puesto que las ciencias silvoagropecuarias son de naturaleza analítica, utilizan principalmente el método inductivo. La experimentación y el empirismo resultan fundamentales en su progreso; pero no basta con hacer experimentación para lograr un avance en las ciencias del agro, es necesario que la experimentación se realice siguiendo un objetivo, el cual debe ser la resolución de la hipótesis que se estudie. La experimentación desordenada, que consista en repetir un cierto número de veces el mismo experimento, pero sin que persiga comprobar o rechazar alguna hipótesis, no tiene valor y no significa progreso alguno. La experimentación es una herramienta valiosa en la elaboración del diagnóstico, en el refinamiento y mejoramiento de él.

La investigación científica, la experimentación y el estudio de casos y pacientes ecológicos, ha permitido acumular resultados que correlacionan complejos de síntomas y complejos de enfermedades. Cualquier estudio clínico de una zona debe contener la elaboración de una hipótesis; si se trata de algún modelo de ecosistema que se repita en una zona muy amplia, y si se supone que el ecosistema enfermo tiene una exportación o productividad muy inferior a lo que debería esperarse, puede ser justificable realizar experimentación que conduzca a la comprobación de la hipótesis. Este es, precisamente, uno de los objetivos principales de las estaciones experimentales silvoagropecuarias.

La experimentación no tiene sentido se no está bien planificada y si no se realiza con seriedad; es una de las herramientas más formidables en el desarrollo agrícola acelerado de muchas naciones durante las últimas décadas. Las naciones en vías de desarrollo tienen aquí una herramienta poderosa para mejorar la utilización de sus recursos silvoagropecuarios, siempre que se emplee con acierto.

La observación sagaz, acertada e imparcial del agro, el examen minucioso de los signos que puedan constituir síntomas de enfermedad ecológica del sistema, y la elaboración de un diagnóstico ecosistémico que establezca hipotéticamente la relación de causa-efecto, son fundamentales en la primera etapa del estudio clínico del paciente. La comprobación del diagnóstico debe preceder a la extensión o recomendación masiva de tratamientos para mejorar la agricultura. La comprobación del diagnóstico debe ser esencialmente empírica y se practica corrientemente por medio de la experimentación. Otras técnicas o procedimientos pueden ayudar en la elaboración del diagnóstico, en su comprobación simulada y en su optimización, pero no pueden ir solos. En los estudios del agro se debe siempre concluir en la comprobación experimental del diagnóstico provisto o hipótesis temporal.

Es difícil, sin embargo, examinar con precisión al paciente ecológico, indicando los parámetros que deben ser estudiados en detalle. En biología existen varias razones o explicaciones de la indeterminación causativa. Mayr, 1961, indica que son cuatro: las características del azar del suceso en relación a su significación; las entidades de niveles superiores son únicas en la integración biológica; la extrema complejidad del sistema biológico debido a los efectos residuales, mecanismos homostásicos y multiplicidad de cauces y posibilidades que hace que una descripción completa sea imposible, y, finalmente, la emergencia de nuevas cualidades en los niveles superiores de integración. Estas cuatro causas de indeterminación, consideradas individualmente y combinadas, reducen la precisión y la predictabilidad de los ecosistemas.

De manera específica, los modelos simulados han alcanzado gran prestigio y desarrollo durante los últimos años y se pretende que lleguen a ser la panacea en un futuro muy próximo. Los modelos tratan de simular con números los procesos

que ocurren en el sistema. La simulación misma permite corregir los valores calculados hasta alcanzar resultados similares a los que se presume ajustados a la realidad o que no contradigan a la lógica o a los valores registrados en sistemas análogos. Luego de simulado en su estado natural se le optimiza, utilizando técnicas de programación lineal o alguna otra. Finalmente, debe procederse a su comprobación experimental, lo cual equivale a la aplicación del tratamiento en la forma calculada en el diagnóstico del modelo y de su optimización, a través de la simulación hasta alcanzar el grado de funcionamiento adecuado o deseado. De ello se desprende que el desarrollo de modelos es sólo uno de los procedimientos susceptibles de ser empleados en la elaboración de diagnósticos. El modelo original examinado cumple la condición:

$$E \rightarrow (G \rightarrow f)$$

Luego de aplicado el tratamiento, su condición debe ser:

$$E \rightarrow (\overline{f} \rightarrow \overline{G})$$

Se deben buscar otros criterios con los cuales controlar el razonamiento inductivo, los cuales son diferentes de los criterios que proporcionan las reglas del razonamiento deductivo. Es más difícil descubrir estos criterios, hacerlos explícitos y formular reglas que en el caso de la deducción (Stebbings, 1965). Según Mill existen cinco métodos experimentales fundamentales. Dada la importancia del tema en relación a la metodología clínica y al papel que juegan en la verificación del diagnóstico, se indican a continuación en la forma descrita por Meringo (1952) y Stebbings, (1965):

Método de la concordancia: Si dos o más casos del fenómeno observado tienen sólo una circunstancia en común, esta circunstancia única en la cual concuerdan, es la causa o el efecto del fenómeno dado.

En forma esquemática se puede presentar el siguiente ejemplo:

A B C	A D E
a b c	a d e

Si se desea averiguar el efecto de la causa A, se presume que éste no puede ser b o c porque sólo figuran en un grupo, ni d o e sólo figuran en el otro; debe ser, por lo tanto a.

Así por ejemplo, puede establecerse que todos los ecosistemas de una zona cuyas biocenosis presentan una alta productividad recibieron aplicaciones de nitrógeno. De ello se concluye que el nitrógeno está causalmente conectado con la alta productividad. Sin embargo, como a menudo se presentan simultáneamente dos o más circunstancias en común, es muy difícil aislar a cada una de ellas para determinar realmente cuál es la causa.

Método de la diferencia: Si en un caso el fenómeno estudiado se presenta y en otro en el cual no se presenta, pero ambos tienen todas sus circunstancias comunes, excepto una: que sólo se presenta en el primer caso, esta única circunstancia es el efecto o la causa o una parte de la causa del fenómeno.

En forma esquemática se explica de la siguiente forma:

A B C D E	B C D E
a b c d e	b c d e

La circunstancia no común es A, la cual debe ser considerada como la causa o el efecto de a o viceversa. Este método se utiliza de preferencia en la experimentación con parcelas experimentales, donde se mantienen todas las circunstancias en común, excepto una, la cual corresponde al tratamiento que se está estudiando.

Método conjunto de concordancia y diferencia. Si un conjunto de casos del fenómeno a tienen sólo un factor en común, A mientras que varios casos en que el fenómeno a no se produce y tienen distribuidos entre ellos los otros factores que estaban presentes con el fenómeno excepto A, entonces A probablemente está conectado en forma causal con a.

Casos positivos	A B C D E	A B C F G
	a b c d e	a b c f g

En todos los casos positivos el fenómeno a está presente cuando ocurren varias circunstancias en común, A B C deben aislarse para descubrir cuál de ellas es realmente el factor. Esto se determina con los casos negativos.

Casos negativos	B D E	C D G
	b d e	c d g

Del estudio conjunto de los casos positivos y negativos, se desprende que sólo donde ocurre el factor A se presenta el fenómeno a. Es similar al anterior en los casos positivos, es decir, cuando el fenómeno B está presente junto al factor común A. Luego deben buscarse los casos en que el fenómeno y el factor están ausentes. Estos son los casos negativos.

Continuando con el ejemplo anterior de la aplicación de nitrógeno y altos rendimientos del cultivo, en los casos positivos se deben determinar otras circunstancias en común, pero que generalmente no tienen relaciones causales. Por ejemplo, junto con nitrógeno se puede haber agregado sodio en algunos casos, fósforo en otros, empleado variedades híbridas en otros, o bien haber preparado mejor el suelo. Debe indagarse, entre los cultivos que no presentan altos ren-

dimientos, los casos negativos, si han recibido sodio, fósforo, usado variedades híbridas o si el suelo fue mejor preparado. De ser así puede concluirse que estos factores no son responsables del efecto o fenómeno. Son, por lo tanto, factores impertinentes.

Método de las variaciones concomitantes: Si un fenómeno varía de cierto modo cada vez que otro fenómeno varía del mismo modo, se puede considerar como una causa o un efecto de este fenómeno o que está ligado con él por algún hecho de causación.

A B C	A' B C	A'' B C
a b c	a' b c	a'' b c

Estando A en una cierta relación en el primer grupo con a, y se determina que al aumentar a A' y A'' el consecuente sufre correlativamente una modificación desde a hasta a' y a''.

Ejemplos de ello son la aplicación de densidades variables de siembra de un cultivo, en relación a la variación de la productividad individual y poblacional de la fitocenosis.

Método de los residuos: Si se excluye de un fenómeno la parte conocida por inducciones anteriores, como una causa de ciertos efectos, el residuo es la causa del fenómeno.

A B	A B C
a b	a b c

Si se sabe por experiencias que los antecedentes a y b son el producto de A y B, se puede concluir, al eliminarlos, que el consecuente c es causado por C.

La metodología que se siguió en el descubrimiento del planeta Neptuno por Leverrier, es un ejemplo clásico de este método, cuando se comprobó que la órbita del planeta Urano no correspondía con la órbita natural, de acuerdo a los cálculos del astrónomo. Esta diferencia o residuo hizo suponer al astrónomo que existía en tal posición otro planeta, que de acuerdo a la ley de Newton influía en Urano. Como no disponía de un telescopio poderoso comunicó sus cálculos al astrónomo Galle, de Berlín, quien localizó al planeta a sólo un grado de diferencia de la posición calculada (Meringo, 1952).

Los métodos experimentales de Mill se basan en dos principios fundamentales: nada que esté ausente cuando el efecto se presenta es la causa del efecto, y nada que esté presente cuando el efecto deja de producirse, es la causa del efecto (Stebbings, 1965). Watt (1973), sin embargo, considera que existen cuatro métodos para realizar investigación: el método clásico o de inferencia, el método de las variaciones deductivas utilizado en matemáticas, simulación computarizada aplicada a situaciones particulares, y el método comparativo de Darwin. Todos ellos están contenidos en los fundamentos de lógica aplicados en ciencias naturales y en matemáticas, ya descritos en este trabajo, pero siguiendo un orden diferente. La simulación computarizada y el método comparativo a que se hace referencia, son sólo situaciones particulares contenidas en los dos primeros. Son procedimientos dentro de los métodos inductivos y deductivo.

El diagnóstico de la enfermedad de un ecosistema o de un grupo de ecosistemas equivalentes, cualquiera que sea el procedimiento que se siga, no pasa de ser una hipótesis que debe ser confirmada para que cobre todo su valor y se transforme entonces de inducción provisioria en inducción científica, cambiándose la hipótesis en tesis, o sea, en verdad científica. Cualquier diagnóstico que se elabore para interpretar algún fenómeno de los recursos naturales no pasa de ser una hipótesis, cualquiera que sea el procedimiento que se haya seguido. La comprobación de la hipótesis debe hacerse empíricamente, para que tenga todo su valor.

La clasificación, en ciencias naturales, puede ser natural, si se basa en los caracteres esenciales de los seres, estableciendo así las relaciones de parentesco existentes entre ellos. Si la clasificación se hace tomando en consideración caracteres accesorios o secundarios de los seres que se ordenan, se denomina artificial. En la clasificación empírica los seres se clasifican tomando en consideración propiedades extrañas a su naturaleza.

La clasificación natural puede contribuir al desarrollo de la ciencia, pues ordena y agrupa a los seres que presentan características similares. Permite operar en forma deductiva en la búsqueda de seres ausentes a la clasificación y establecer generalizaciones válidas dentro de los límites de las probabilidades, para otros seres no conocidos. El ejemplo clásico de la utilización de la clasificación es la tabla periódica de elementos establecida en 1864 por Mendelejeff con los 63 elementos conocidos hasta la fecha, dejando desocupados 24 casilleros que deberían ser ocupados por elementos de peso atómico y otras propiedades descritas por el sabio. El tiempo ha sido testigo de cómo esos casilleros se han ido completando (Meringo, 1952).

La etapa más temprana de una ciencia consiste en distinguir las multiformidades y en reconocer en algunas multiformidades características pertinentemente conectadas de tal manera que puedan descubrirse las uniformidades de mayor generalidad y abstracción. Por lo tanto, la primera tarea del científico es la de describir y clasificar (Stebbing, 1965). El conocimiento científico no es ciencia; pero un conjunto de estos conocimientos pueden llegar a serlo, siempre que sean debidamente jerarquizados y ordenados en un sistema que los reduzca a una unidad coherente.

Uno de los temas que mayor polémica suscita es la diferencia que existe entre investigación aplicada e investigación básica. Balch, 1966, distingue tres tipos de investigación: aplicada, básica y fundamental.

La investigación aplicada es aquella cuyo objetivo es resolver problemas de importancia inmediata. La investigación básica tiene como objetivo principal la resolución de problemas específicos. Finalmente, la investigación fundamental, cuyo objetivo es establecer las relaciones y principios que regulan el funcionamiento de los organismos y del ecosistema.

La investigación fundamental debe ser realizada de preferencia por países desarrollados, pues las conclusiones que de ella se obtienen son válidas para cualquier país o situación. Los países desarrollados, que han alcanzado un alto nivel de avance agrícola, tienen algunos problemas que no pueden ser resueltos por la investigación práctica o aplicada ni por la investigación básica, debiendo por lo tanto recurrir a la investigación fundamental para resolver sus problemas.

La investigación fundamental es difícil de realizarse ya que requiere, a menudo, de equipo de laboratorio costoso y de profesionales altamente especializados. Las probabilidades de éxito son muy reducidas, por lo cual, sólo las naciones económicamente desarrolladas que necesitan de la información pueden concentrar su atención y esfuerzo en este tipo de actividades.

La diferencia fundamental entre los tipos principales de investigación no reside en el procedimiento que se utilice en la búsqueda de la respuesta a algún problema, sino que del objetivo que se persiga. La investigación fundamental en ciencias silvoagropecuarias es principalmente de naturaleza inductiva, y persigue que, a través del análisis, se lleguen a establecer principios, leyes o ecuaciones fundamentales aplicables posteriormente a la investigación o situaciones prácticas.

En la investigación fundamental se puede y debe utilizar cualquier equipo de laboratorio o de terreno, como asimismo realizarse en condiciones naturales o controladas. Su caracterización no está en la forma, sino que en el fondo u objetivo. Es el fin que se persigue lo que la define y no la técnica o procedimiento de estudio.

La investigación práctica, o aplicada, se distingue de la anterior sólo en sus objetivos. Su fin inmediato es resolver algún problema agrícola mediante la aplicación de principios y leyes conocidos. Los procedimientos por seguir corresponden principalmente a la aplicación de una metodología deductiva, pues utilizan los principios y leyes descritos o descubiertos en la investigación fundamental, los cuales son de aplicación universal y se estudia su aplicación a circunstancias particulares. Las técnicas y los procedimientos que se sigan pueden ser de la más variada naturaleza, incluso aunque se utilice el equipo de laboratorio más elaborado y que se requiera trabajar bajo condiciones de máxima artificialización. Si el objetivo de la investigación es resolver un problema práctico, debe catalogársele como tal.

La investigación básica es un intermedio entre las dos, pues sus objetivos siguen siendo la resolución de problemas aplicados; pero se persigue una interpretación más general y básica del problema. Los países en desarrollo deben concentrar su atención en la investigación práctica y en la básica. Ella es la que produce los mayores retornos en relación a la cantidad y calidad del esfuerzo invertido y sólo bajo circunstancias muy especiales puede justificarse la realización de investigación fundamental.

A menudo se critica duramente a la investigación agrícola asignándole diversos epítetos. Se acusa a los investigadores agrícolas de estar desconectados de la realidad agrícola de la región o nación y de hacer investigación fundamental. En términos generales, las críticas que se hacen desde afuera a la investigación agrícola, sólo en algunos casos están justificadas. A menudo, sin embargo, la planificación de la investigación se hace para resolver algún problema de poca importancia en el desarrollo de la agricultura.

De manera pragmática es posible establecer índices que permitan hacer comparaciones del rendimiento de la investigación o del valor comparativo de los proyectos, para así asignarle prioridades. Arnon (1972) indica que uno de los índices que se emplea con tal propósito es el del rendimiento de Olin, que establece lo siguiente (Burguess, 1963):

$$I = \frac{\text{Valor estimativo de la investigación si ésta tiene éxito} \quad \text{Estimación de probabilidades de éxito}}{\text{Costo estimado del proyecto de investigación}}$$

La elección del problema y objetivo de la investigación agrícola puede ser el resultado de un diagnóstico o hipótesis mal hecha, de lo cual deriva que la investigación que se haga no produzca resultados positivos, por muy bien ejecutada que esté. Un ejemplo, al respecto, sería la realización de estudios de mejoramiento genético del ganado como una estrategia para incrementar la productividad de la zoocenosis, en ecosistemas cuya capacidad productiva del ganado sobrepase ampliamente a la capacidad de la pradera.

La investigación agrícola bien planificada que se pretenda realizar, debe, para tener éxito, sobrepasar una serie de obstáculos, a menudo de muy difícil solución. La imposición de entregar

resultados en períodos muy cortos, la falta de personal calificado y las dificultades de transporte para viajar al terreno donde esté localizado el problema, son algunos de los obstáculos. Tanto la investigación aplicada como la fundamental, utilizan el método científico. Alcanzan sus resultados por medio de la inducción y de la deducción, en la forma presentada en la escala de Bacon. Ambos usan los dos métodos; pero la investigación fundamental es de preferencia inductiva, y la aplicada, ya sea que se trate de práctica o básica, utiliza de preferencia a la deductiva.

La demostración del diagnóstico es de mayor simpleza que su elaboración. Una de las estrategias demostrativas más socorridas es la que se produce en parcelas experimentales, utilizando los diseños estadísticos más variados y que mejor se adapten a las circunstancias. Si el diagnóstico emitido por el profesional silvoagrupecuario es de los tipos que Grant (1963) denomina de causa simple, efecto simple, puede buscarse la correlación que exista entre la causa y el efecto que se desee medir. Si las causas son múltiples e independientes y se desea conocer su efecto simple, el empleo de la regresión y correlación múltiples puede ser una herramienta valiosa en la demostración de la hipótesis del diagnóstico (Cook, 1960).

El estudio de la productividad del maíz en la provincia de Santiago, realizado por Gandarillas, Acevedo y García (1969) es una prueba evidente de las ventajas que ofrece la regresión múltiple en la demostración de diagnósticos de problemas silvoagropecuarios ligados con causas múltiples. De los veintidós factores o causas que estudiaron los autores, se llegó a la conclusión de que sólo diez fueron de mayor incidencia en la productividad.

El papel que le corresponde desempeñar a la información proveniente de estudios empíricos, está ampliamente reconocido en investigaciones relacionadas con las ciencias silvoagropecuarias. De allí deriva, en parte, la importancia que se le asigna a los estudios experimentales y al desarrollo de estaciones experimentales, donde se ofrezcan las facilidades necesarias para efectuarlos.

El objetivo inmediato que se persigue en la búsqueda de resultados experimentales es obtener información que permita hacer afirmaciones singulares de los agentes causales de fenómenos de interés silvoagropecuario. El objetivo último es, sin embargo, ampliar el ámbito de aplicación de la afirmación a otras condiciones similares, siendo la etapa siguiente la transformación de la afirmación singular en general. Ello se logra repitiendo el experimento varias veces, en lugares diferentes y en años o circunstancias diferentes, pero análogas; con la cual se logra establecer varias afirmaciones singulares que pueden eventualmente transformarse en una sola afirmación general o principio.

El problema mayor deriva de las dificultades para definir regiones homólogas o similares, donde las circunstancias son sólo parecidas, pero en ningún caso idénticas. En naciones o regiones cuyas condiciones fisiográficas y climáticas varíen abruptamente y en forma muy marcada, resulta muy difícil o imposible ubicar las estaciones experimentales en lugares representativos de áreas mayores.

Es presumir demasiado que con una sola afirmación singular pueda establecerse una afirmación general que explique cuantitativamente las relaciones causales que ocurren en una región. Ello sólo se puede lograr si se establecen relaciones causales singulares en varias localidades edáficas y climáticas que permitan, al ser consideradas en conjunto, establecer una sola afirmación general que contenga la gradiente ambiental.

Las afirmaciones generales empleadas en la formulación y derivación de hipótesis son válidas en el caso de la resolución de relaciones causales singulares contenidas en ellas. Las afirmaciones generales enunciadas en la resolución de afirmaciones singulares calculadas dentro de una gradiente, son válidas para resolver relaciones causales singulares que se presentan en cualquier punto de la gradiente ambiental.

De ahí deriva el hecho de que en lugar de establecer un solo lugar de experimentación o campo experimental en una zona que se presuma homogénea sin serlo, y repetir varias veces el experimento hasta presumir que su valor sea interpretativo general, es preferible establecer estudios empíricos singulares a lo largo de la gradiente ambiental; lográndose en dicha forma, establecer afirmaciones generales que estén contenidas en hipótesis generales.

Un ejemplo puede contribuir a clarificar este aspecto de la discusión. Si se desea conocer el efecto de un fertilizante en una zona relativamente homogénea, pero con cierta gradiente precipitacional, puede elegirse un punto intermedio y allí estudiarse las relaciones causales durante varios años consecutivos. Los resultados de dicha estación experimental son sólo válidas para el lugar, los años y las condiciones donde se hizo el estudio. En cambio, si en lugar de ello, se eligen varios lugares dentro de la gradiente y se relaciona la reacción al fertilizante en función de la gradiente precipitacional y edáfica, los resultados pueden cuantitativamente ser válidos para toda la zona, en lugar de hacerse extrapolaciones no válidas, contenidas en afirmaciones generales, mediante generalizaciones perniciosas.

El desarrollo de modelos simulados en el estudio de ecosistemas es una de las formas de diagnóstico que mayor utilización ha tenido en los úl-

timos años. La simulación del modelo es un procedimiento matemático para diagnosticar y para señalar la demostración provisoria del diagnóstico, pero su validez es sólo aproximativa y simulada. En algunos casos los errores pueden ser muy grandes, de tal magnitud que no constituyan prueba alguna del diagnóstico.

En ciencias fundamentalmente empíricas, como la agricultura, la única demostración válida es la empírica. Constituye la resultante de la repetición de las causas ya modificadas para lograr un efecto, el cual sólo puede ser cuantificado de manera irrefutable a través del empirismo, practicado de acuerdo a la teoría de las probabilidades.

Zanafella y Gemesio (1969) han presentado un estudio metodológico de ataque a problemas regionales de productividad agrícola. Consideran que cualquier problema de productividad agropecuaria es el resultado de interacciones desfavorables de factores que ocurren en un ambiente determinado. Antes de intentar resolver un problema conviene estudiar los elementos y componentes que lo causan. Ello significa analizar la estructura del sistema silvoagropecuario en estudio y determinar las relaciones de funcionamiento entre ellos.

El método propuesto por los autores anteriormente citados, al cual denominan de análisis y síntesis ecológica, consta de varias etapas. Dada la importancia del tema en la forma tratada por los autores, la cual corresponde a su segunda aproximación, se presenta un resumen de las etapas más importantes que se consideran en el trabajo original.

La primera etapa se denomina corografía de la región estudiada. El objetivo de esta etapa es familiarizar al lector con la región en estudio, describiendo sucintamente sus principales características, y corresponde en realidad a la anamnesis general de la región. Se incluye la descripción de su ubicación, altitud, latitud, orografía, topografía, clima, hidrografía, riego, tenencia de la tierra, vegetación natural, elemento humano, vías de comunicación y otras características generales.

La segunda etapa es la confección del mapa de unidades agroecológicas. El propósito de esta etapa es confeccionar el mapa de unidades agroecológicas de manera tal que exprese geográficamente el contenido agronómico de una región, necesario para elegir los sectores que por su importancia justifican el estudio de los problemas de su productividad. Corresponde aproximadamente a la clasificación u ordenamiento dentro del capítulo de diagnóstico. Además de clasificar los ecosistemas en unidades similares que los autores denominan unidades agroecológicas, se hace un diagnóstico general del potencial productivo optimizado de cada unidad con el objeto de seleccionar a aquellas que presenten mayor potencialidad. Utilizan el concepto de Papadakis (1964) en relación a tipo de tierra o lo que también se conoce como sitio o unidad de paisaje. Consideran también el concepto de unidad clima-suelo de Azzi (1947).

La tercera etapa es la determinación de la prioridad de estudio de las unidades agroecológicas. El propósito de ella es concentrar el estudio del rendimiento de una región agrícola sobre los problemas más importantes. La división de una región en sus unidades de paisaje facilita este propósito, pues establece el orden de prioridades de estudio en la región con lo cual se logra ordenar la información de la región entera.

La determinación de la prioridad sólo se puede concebir luego del diagnóstico general de la productividad de cada uno de los ecosistemas que constituyen unidades de paisaje, y de comparárselas respectivamente con su productividad optimizada, luego de eliminar las limitantes. La optimización puede ser el resultado del raciocinio elemental que haga inferir la prioridad o bien puede ser el resultado de otros procedimientos más acabados.

La cuarta etapa es el estudio de porblemas de productividad mediante cultivos. El propósito de esta etapa es, una vez dividida la región en sus unidades agroecológicas, iniciar el estudio de sus problemas de productividad más trascendentes, que son los de las unidades agroecológicas más importantes.

Utiliza en el desarrollo de esta etapa los cultivos, lo que los autores denominan unidades ecoindicadoras. Corresponde a una mezcla de anamnesis, donde se analizan en detalle algunos factores examinados, con diagnóstico, donde se interpreta hipotéticamente el comportamiento de los cultivos en relación a un óptimo. En dicha etapa se utiliza intensamente la interpretación subjetiva. Finalmente, se hace una matriz ecológica que permita establecer relaciones de causa a efecto. Por el hecho de utilizar directamente al cultivo, el enfoque de esta etapa tiene algunos matices de experimentación.

La quinta etapa es la síntesis de los problemas de productividad y estructura del problema. El propósito del estudio de la productividad agrícola es, de acuerdo a los autores, hacer una síntesis interpretativa del problema general, pues al estudiar analíticamente cada uno de los factores se pierde la noción de conjunto. Algunos factores actúan directamente sobre la productividad y otros lo hacen de manera indirecta. En dicha etapa se establecen las relaciones entre los factores detectados entre sí con el rendimiento, a pesar que éste es, de por sí, algo complejo.

Es interesante resaltar la opinión de los autores, quienes señalan que, con frecuencia, los resultados logrados en un experimento no son via-

bles al nivel del cultivo por que la realidad no ha sido debidamente contemplada. Esta etapa corresponde, en parte, a diagnóstico y en parte, a determinación del tratamiento.

La sexta y última etapa consiste en el ataque del problema de productividad. Según los autores, el propósito de esta etapa es la selección de las vías más convenientes para resolver el problema de productividad de la unidad de paisaje.

En la quinta etapa se hace el diagnóstico general más acabado del problema. En la siguiente se puede, por lo tanto, elegir los caminos más convenientes, apreciar el grado de complejidad del problema y evaluar las posibilidades y factibilidad de resolución.

Desde el punto de vista de la lógica aplicada, esta etapa puede ser considerada de determinación del tratamiento, aun cuando también involucra elementos que corresponden al diagnóstico.

La metodología clínica general presentada por Zaffanella y Gemesio (1969) ofrece aspectos interesantes que deben ser conocidos en detalle por el profesional que realice estudios clínicos de ecosistemas silvoagropecuarios. A pesar de ser la segunda aproximación, presenta todavía algunas etapas y procesos que merecen ser discutidos intensamente antes de dar un juicio definitivo. Sería interesante modificar parcialmente algunos aspectos de este método incorporándole otras etapas y procedimientos correspondientes a los de la lógica básica; que aunque actualmente los contiene, siguen un ordenamiento diferente.

La metodología del diagnóstico considera tres etapas fundamentales: el ordenamiento, la elaboración del diagnóstico y la demostración. Cualquiera que sea el procedimiento que se siga debe considerar estas tres etapas.

El ordenamiento ya ha sido discutido en detalle en este capítulo. Es una etapa tan importante como las demás; pues por tratarse de un problema tan complejo, la información reunida es muy basta y variada, por lo cual debe ser clasificada, ordenada y comparada siguiendo alguna pauta. El solo ordenamiento de la información constituye una herramienta valiosa en el proceso de diagnóstico.

La elaboración del diagnóstico es una de las etapas más importantes en clínica de ecosistemas. Siendo el paciente tan complejo en su constitución, ya que está integrado por elementos bióticos y abióticos y dentro de los primeros, por vegetales y animales, los cuales pueden operar al nivel celular, histológico, orgánico, de sistemas de órganos, individual, poblacional, sinusial, comunitario o ecosistemático, las posibilidades de diagnóstico son muy elevadas. Se requiere un profesional con conocimientos generales del sistema, capaz de diagnosticar la naturaleza general del problema, antes que se entregue el caso al especialista.

En la práctica, diagnosticar es el proceso de emitir un juicio o de ligar relaciones de causa a efecto en un ecosistema. El proceso de diagnóstico, generalmente, se hace en forma mental utilizando el conocimiento y la experiencia del profesional, quien hace el examen, clasifica y ordena la información, estudia los signos, determina los síntomas y finalmente emite un juicio sobre la naturaleza de la enfermedad.

El proceso puede también realizarse en forma matemática, utilizando calculadoras sofisticadas o computadoras que analizan la naturaleza de la causa que produce un efecto determinado. Aunque la respuesta sea calculada por una computadora, el proceso en sí no es de la naturaleza deductiva de las matemáticas. Sigue siendo un proceso empírico, resuelto por la dialéctica de quien programó la computadora. La experiencia y los resultados empíricos basados en la teoría de las probabilidades se utilizan en la programación. Si las premisas con que se alimenta a la computadora son falsas o erradas, el resultado también lo será. La respuesta que entrega la computadora se ajusta al programa que se le elabore. De allí deriva que de programas mal hechos resultan diagnósticos desacertados.

La diferencia fundamental en la forma de resolver un problema de diagnóstico no reside en la calculadora que se utilice, pues finalmente, sólo se traduce en una posible economía de tiempo y comodidad en las operaciones. La diferencia reside en la calidad del examen y en la utilización de principios supuestamente generales que se emplean al relacionarse signos, que posiblemente constituyen síntomas.

Se ha dicho que las ciencias naturales son de naturaleza inductiva y que por lo tanto, los principios que se establezcan son válidos sólo dentro de la teoría de las probabilidades. Si bien es cierto que muchos principios y leyes ecológicas fueron debidamente comprobados para que merezcan tal denominación, sus relaciones cuantitativas son frecuentemente oscuras. Además, la mayoría de las relaciones de causa-efecto no pasan de ser simples conjeturas o hipótesis que aún estan lejos de ser comprobadas.

La información del status praesens del paciente ecológico constituye signos valiosos en el examen de la salud del sistema. No se puede considerar de una manera despectiva e ignorársele, especialmente al elaborarse el diagnóstico general, el cual proporciona mayores probabilidades para determinar las relaciones específicas.

Probablemente aún falta para llegar al día en que se puedan hacer diagnósticos acertados de sistemas complejos utilizando sólo relaciones cuantitativas de principios o leyes suficientemente demostrados, ignorándose los

signos indicativos del status praesens. No se trata de ser escéptico o abanderado del uso de computadoras en la elaboración de diagnósticos; se trata de considerar de una manera realista los procedimientos exitosos en ciencias silvoagropecuarias. El éxito alcanzado con los modelos simulados en las ciencias del espacio, especialmente en los vuelos espaciales, son una demostración de las diferencias fundamentales que existen entre la naturaleza o el avance de las ciencias físicas y matemáticas y la de las ciencias naturales. Las primeras son fundamentalmente deductivas y las otras, fundamentalmente inductivas. En las primeras se pueden establecer principios de validez universal, cuya demostración se hace utilizando axiomas, definiciones, postulados y teoremas, cuya validez es indiscutible. En matemáticas se principia por definir la noción ideal u objeto; y en virtud de principios evidentes llamados axiomas y postulados se deducen racionalmente las propiedades, definiciones y leyes que encierran. El conjunto de estos procedimientos constituye la demostración, término último de las ciencias matemáticas.

La demostración, en matemáticas, se hace luego de establecidas las definiciones, axiomas y postulados. Se logra, a través de una serie de etapas intermedias o ecuaciones sucesivas, que demuestran que la proposición está contenida en otra más general, que de por sí es evidente. En matemáticas, aunque se puede deducir algo falso, sólo se puede demostrar la verdad. La demostración matemática puede ser por análisis, síntesis, absurdo, indirecta y recurrencia (Meringo, 1952).

La demostración en ciencias naturales, al contrario de lo que ocurre en matemáticas, no es absoluta y sólo ocurre en términos de las probabilidades. La demostración, en ciencias naturales, es experimental. Un diagnóstico o proposición que se presuma verdadera puede ser demostrada experimentalmente, pero ello ocurre sólo en término de las probabilidades. La demostración de la validez de un modelo simulado se hace por el proceso de validación, que corresponde a la comparación estadística de los valores calculados con los obtenidos experimentalmente en el sistema.

Prognosis pretratamiento

Prognosis es la predicción del curso probable de una enfermedad; significa conocer anticipadamente o predecir. Prognosis pretratamiento es la predicción que se hace del paciente ecológico, luego de conocido el diagnóstico y antes de recomendar el tratamiento.

El curso de la enfermedad del sistema y las posibilidades de recuperación se conocen a través de la historia del paciente, de la anamnesis y del diagnóstico mismo. Todo ello, tratado en conjunto por el profesional del agro, le permiten emitir un juicio prediciendo el futuro del sistema, al continuarse en condiciones similares de manejo.

Esta predicción, si se hace sobre bases sólidas, de un examen bien hecho y de un diagnóstico acertado, es de gran valor en la recomendación posterior del tratamiento. Resulta, sin embargo, muy difícil lograr hacer una prognosis cualitativa y cuantitativamente acertada. Las probabilidades de certeza en la prognosis dependen de la calidad del examen y del diagnóstico. Suponiéndose que el diagnóstico fuera acertado, las predicciones tienen mayor valor.

Tratamiento

Recomendación de tratamiento

Tratamiento ha sido definido como sistema o método que se emplea para curar a un enfermo. El tratamiento es la etapa que sigue a la de diagnóstico y a la prognosis pretratamiento; previo a la recomendación del tratamiento, el diagnóstico debe, en lo posible, haberse demostrado experimentalmente.

El tratamiento que se recomiende a un paciente ecológico debe ser el que corresponda para alterarlo hasta hacerlo alcanzar lo que se considere normal o sano. No existe un solo nivel de salud ecológica, sino que varios, de acuerdo al ecosistema mismo y a las condiciones generales del país o región donde se encuentre.

Gastó y Gastó (1970) consideran que cualquiera que sea el uso dado a la tierra, se deben cumplir tres requisitos: conservación del recurso natural renovable, adaptación de la fitocenosis y zoocenosis a las condiciones ambientales del recurso y hábitat, y detener un alto grado de productividad. De ello se desprende que cualquier tratamiento que no sea conservacionista, no debe ser considerado. Este aspecto de la definición no ofrece problema por cuanto los aspectos conservacionistas están bien descritos, siendo posible que los especialistas determinen cuándo existe conservación y cuándo existe destrucción del sistema.

No está claro, en la definición, qué se entiende por un alto grado de productividad, pues puede tratarse de productividad bruta o neta. Al estado le interesa, en general, la productividad bruta y a los agricultores, ganaderos y forestales les interesa la productividad neta. Debe buscarse un tratamiento que conjugue los dos, es decir, que se obtenga un alto grado de productividad bruta simultáneamente con una alta productividad neta.

La predicción de la naturaleza y volumen de la producción agrícola, basada en la jerarquía de los factores ecológicos, requiere de varias etapas (Langlet, 1971):

Inventario y estudio de las características principales del clima y terreno;
examen de las aptitudes culturales de cada región donde el clima y el terreno sea suficientemente homogéneo;
estimación de la producción potencial de los cultivos principales en cada región y de su utilización ecológica óptima, y
estudio de algunos aspectos específicos de los sistemas de cultivo, especialmente del riego, y del comportamiento de algunos suelos aluviales.

Love y Williams (1956) concluyeron que el grado de control ambiental es mayor en los cultivos más productivos (Figura IV-10), lo cual puede interpretarse como indicativo de que el incremento de la productividad no se debe al cultivo en sí, sino que a la acción de mejores ambientes, lo cual permite la adpatación de cultivos más exigentes.

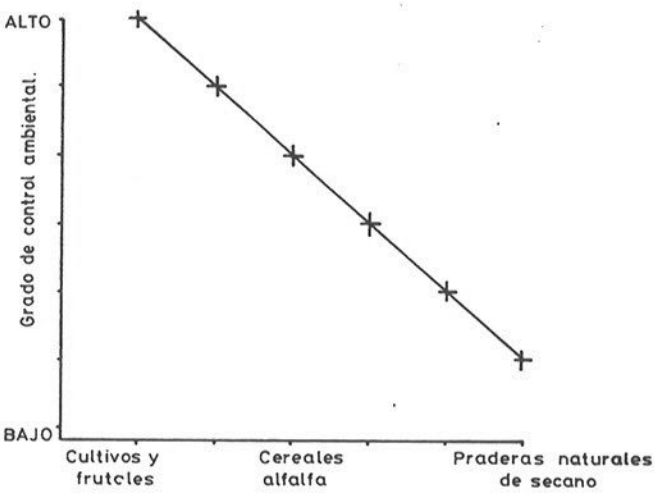


Figura IV-10. *Grado de control ambiental necesario en varios cultivos para su adaptación y mantención de niveles normales de productividad (Love y Williams, 1956).*

Los ecosistemas antropogénicos son aquellos cuyo funcionamiento y arquitectura está regulado en forma directa o indirecta por el hombre a través de modificaciones o controles ambientales. La calidad y magnitud de estas modificaciones es lo que podría denominársele nivel tecnológico.

Los resultados del diagnóstico indican la naturaleza de los problemas que afectan al sistema, pero no establecen el tratamiento correctivo que debe aplicársele. La recomendación de tratamiento se hace considerando el nivel de productividad bruta y neta que se desee obtener; niveles que se logran luego de aplicar al sistema las transformaciones pertinentes.

El ecosistema puede ser modificado entre extremos muy amplios, pero la recomendación de tratamiento debe ser hecha con un criterio realista en el cual se considere como soluciones generales las posibilidades de modificar el ecotopo o la biocenosis. A menudo, es preferible modificar el ecotopo, especialmente cuando se trata de factores fácilmente modificables. En lugar de cambiar el ecotopo, puede modificarse la biocenosis reemplazándosela por estructuras zoo y fitocenósicas mejor adaptadas al medio abiótico.

A manera de ejemplo, puede citarse un ecosistema donde se cultiva una especie de baja tolerancia a la salinidad, en un suelo de salinidad media. La desalinización total del suelo para transformarlo en un hábitat adecuado para especies no tolerantes puede ser en exceso difícil y costosa. En ese caso, puede ser preferible, en lugar de desalinizar el suelo, reemplazar el cultivo por otro de mayor tolerancia.

Nivel tecnológico se podría definir como la magnitud de transformaciones de los factores y componentes del ecosistema aplicados con el objeto de lograr un incremento o disminución de la productividad bruta y neta o de la calidad del producto cosechado. La aplicación de un nivel tecnológico determinado demanda un esfuerzo que puede ser medido en unidades muy diversas, tales como quintales de trigo o del producto que se desee cosechar, calorías, o bien expresado en dinero. Los beneficios totales de la aplicación de un nivel tecnológico se pueden también medir en las mismas unidades que los empleados en el cálculo del esfuerzo. En términos económicos, esfuerzo significa costos, y beneficios significa producto bruto. La diferencia entre costos y la producción bruta es utilidad o producción neta (Figura IV-11).

El nivel tecnológico es difícil de medir en términos absolutos, pero por razones didácticas puede expresarse en forma de un índice. El valor 10 de este índice determina el nivel tecnológico máximo posible de alcanzar si se aplicara toda la tecnología conocida por la humanidad, en un momento determinado. En el caso de un cultivo, significaría la aplicación de la fertilización máxima requerida para que no produzca efectos negativos al cultivo; dominio total de malezas y otras plagas, mediante la aplicación de pesticidas u otros medios de control; riego óptimo; densidad óptima de siembra, de acuerdo al ambiente; métodos de cultivo y labores culturales adecuadas; variedad genética y especie mejor adaptada al ambiente óptimo, y modificación del hábitat de acuerdo a los requerimientos del cultivo. Lo opuesto es el nivel tecnológico cero o mínimo, donde no se aplica ningún control ambiental ni modificación al sistema. Bajo esas circunstancias, la productividad bruta es muy baja, comúnmente cercana a cero, pero los costos, especialmente los fijos, son frecuentemente superiores al producto bruto. La utilidad, vale decir la dife-

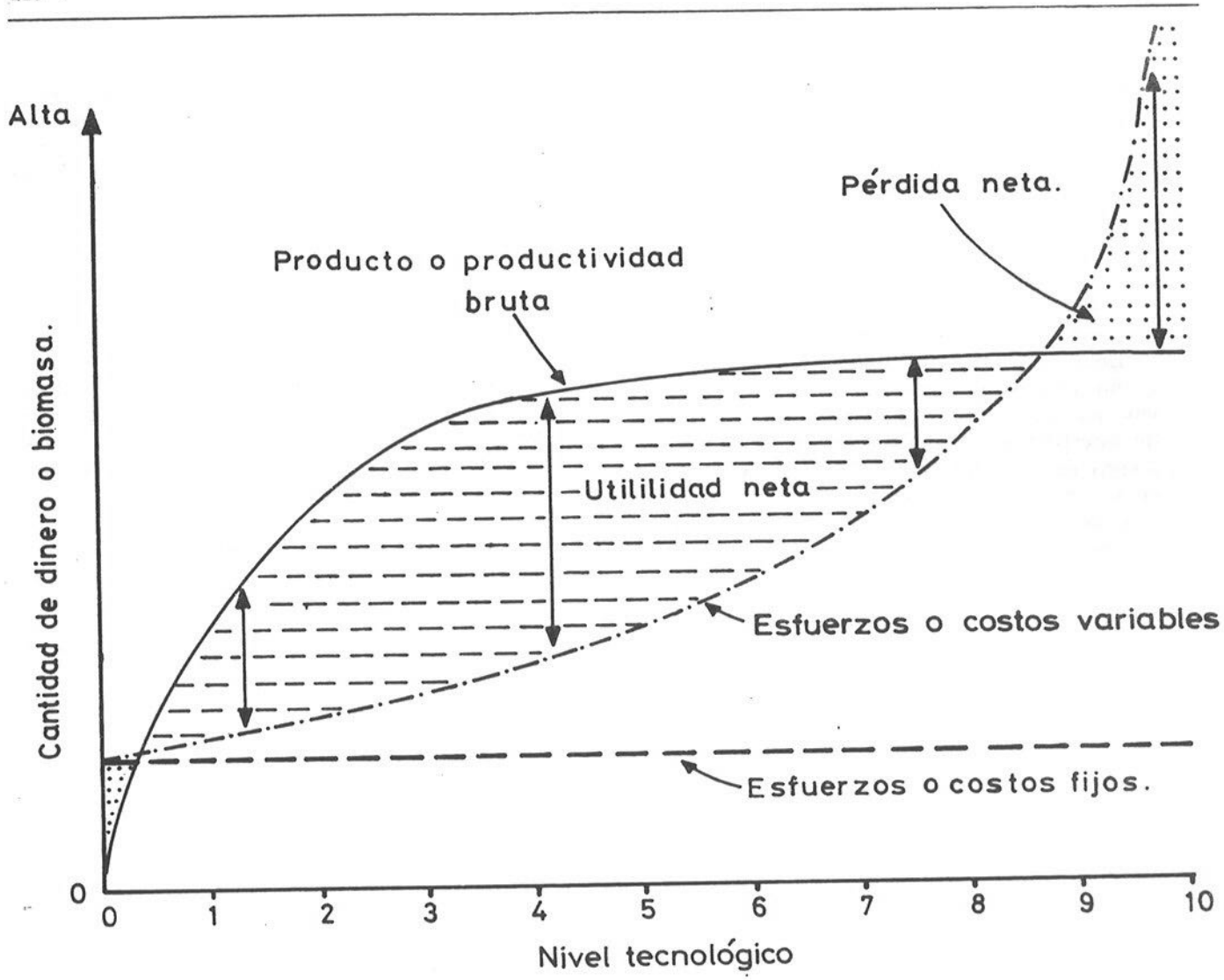


Figura IV-11. *Indice del nivel tecnológico ordenado desde cero o nivel tecnológico mínimo a 10 o nivel tecnológico máximo posible de alcanzar en función de la productividad bruta y de los costos de producción.*

rencia entre los costos y el producto, es negativa. A niveles tecnológicos muy altos, la utilidad es también negativa.

El nivel tecnológico de una agricultura es el resultado de dos grupos de causas diferentes. Uno de ellos está dada por las condiciones generales de la región y país donde se hace la agricultura; y siendo el otro la capacidad máxima cultural y tecnológica de la población para trabajar a un nivel más alto. Existe una relación general entre la riqueza de un país y la intensificación de la agricultura, la cual ha sido señalada según Slicher van Bath (1969) por el economista alemán Von Thuren, quien estableció que a medida que la riqueza y población de un estado aumenta, resulta económicamente más conveniente intensificar la agricultura.

El clínico que analiza un sistema silvoagropecuario debe considerar la factibilidad de aplicación de un tratamiento desde el punto de vista del interés nacional y regional, y desde los intereses de quienes laboran en el sistema analizado. En general, niveles tecnológicos muy bajos o muy altos producen utilidades negativas o, lo que es lo mismo a pérdidas.

Ninguna agricultura puede prosperar bajo esas circunstancias, a no ser que se le subvencione, lo cual es muy difícil que se haga en países en desarrollo. Es difícil también que se tenga éxito exigiendo un nivel tecnológico superior a agricultores y campesinos, que comprenden que la mayor tecnificación va en contra de sus propios intereses. Tecnificar, en las naciones en desarrollo, significa a menudo disminuir las utilidades hasta niveles tales que se originen pérdidas, mayor riesgo de fracaso, mayor esfuerzo y necesidades de capital. Cuando las condiciones no son

adecuadas para la tecnificación del agro, las desventajas de la tecnificación las comprenden hasta los agricultores y campesinos de menor cultura, los cuales se oponen tenazmente a ella.

Los profesionales del agro y los dirigentes de cada nación, especialmente aquellos que fomentan una mayor tecnificación agrícola deben crear las condiciones para que las utilidades sean máximas al nivel tecnológico óptimo para el interés nacional. Las naciones que así lo han comprendido y practicado han logrado desarrollar su agricultura hasta niveles que hace sólo algunos años habría sido imposible imaginar.

En naciones de economía dirigida, los precios de los insumos y de los productos agrícolas son fijados a niveles artificiales y corresponden, a menudo, a aquellos que satisfagan las ambiciones de algunos políticos que sólo persiguen alcanzar altas votaciones de las grandes masas humanas que están en las ciudades. Precios bajos a los productos agrícolas y elevados a los insumos, son medidas que elevan a corto plazo la popularidad de un gobierno, aunque a la larga terminen por destruir la agricultura de la nación.

Situaciones como las descritas en los párrafos anteriores sólo se pueden mantener si se dispone de alguna excusa o de algún sujeto a quien se pueda atribuirle la culpabilidad del problema. La resolución de los problemas de estagnación de la agricultura debe ser enfocada con criterio realista e imparcial. El diagnóstico debe buscar las causas mismas del problema y no una excusa para justificar una respuesta que ha sido solicitada.

Se ha dado como causa de los problemas de estagnación de la agricultura a la inadecuada tenencia de la tierra; y durante las últimas dos o tres décadas se ha empleado la mayor parte del esfuerzo en aplicar el tratamiento recomendable de acuerdo al diagnóstico emitido. La comprobación del diagnóstico ha demostrado que el tratamiento aplicado no ha producido los resultados que durante tantos años se preconizó. De allí se desprende que el diagnóstico estuvo mal hecho o fue incompleto, ya que la aplicación del tratamiento ha sido ejecutado por quienes han hecho el diagnóstico y se ha esperado un plazo prudente, en el cual los primeros síntomas de recuperación debieran presentarse, de acuerdo a la prognosis pretratamiento que se hiciera.

El cuadro es más complejo que el de la simple tenencia de la tierra o el de la destrucción del poder ejercido por una clase de terratenientes, lo cual constituye sólo una parte del problema global. Poco a nada se ha hecho para crear condiciones que hagan más atractivo trabajar a un nivel tecnológico más alto, y esto lo han comprendido perfectamente los grandes, pequeños y medianos agricultores y campesinos.

Se han creado condiciones que aparentemente dan la sensación de favorecer a la agricultura; pero que en el fondo sólo contribuyen a mantenerla estagnada o a deteriorarla, en relación a otras actividades. Las bajas remuneraciones del trabajo agrícola es a todo nivel e incluye tanto a los que laboran directamente la tierra como a quienes contribuyen indirectamente a su producción.

Las facilidades de transporte, habitacionales, agua potable, electricidad, médicas, de mecanización, asistencia técnica, investigación agrícola, escuelas, estabilidad de trabajo y remuneraciones, son deficitarias en relación a otras actividades urbanas. Los pueblos y villorios de áreas rurales no disponen de las facilidades mínimas que la población campesina necesita para alcanzar un estándar de vida compatible con el que existe en los centros urbanos. La masa campesina no es recompensada por su trabajo en la misma proporción que en las industrias y servicios que se generan en centros urbanos. Ello no es culpa de latifundistas ni minifundistas, ni de asentamientos y ejidos. Es el resultado del abuso con que las masas urbanas mayoristas, o con mayor poder, han denominado sobre las rurales. Sólo se han tenido buenas intenciones para remediar el mal agrícola; pero muy poco positivo se ha hecho al respecto.

El problema de fondo sigue sin solución. Se debe elevar el nivel de producción agrícola. En los países que aún disponen de tierras no habilitadas, o subutilizadas, es posible recomendar como tratamiento la incorporación de nuevas tierras, de manera tal que la producción se aumente al incrementar la superficie, sin necesidad de aumentar la productividad.

Son pocas las naciones que aún disponen de superficies considerables de tierras susceptibles de ser incorporadas a la agricultura. El problema de sobreutilización de recursos naturales es a menudo más grave que el de subutilización, especialmente en naciones en desarrollo. La solución sólo puede alcanzarse a través de una mayor tecnificación.

Afanosamente se buscan cambios de estructuras como la solución de los problemas y la panacea y este modo de pensar es lo que constituye la miope psicología del subdesarrollo. Basta contemplar al mundo actual para darse cuenta de que la diferencia entre desarrollo y subdesarrollo no está básicamente en las estructuras políticas. Se llaman desarrollados aquellos países que en alguna forma han sido capaces de crear o utilizar los avances científicos y tecnológicos en beneficio de su sociedad y subdesarrollados a los restantes (Monckeberg, 1972).

Los países desarrollados poseen una agricultura más eficiente, que trabaja a niveles tecnológicos superiores a los de los subdesarrollados. Ello es posible con una masa consumidora de po-

der adquisitivo alto, en los cuales la agricultura recibe un tratamiento equitativo. Si en los países desarrollados se hubieran dado a la agricultura el mismo trato que en los subdesarrollados, su nivel de productividad no sería superior al de estos últimos (Figura IV-12).

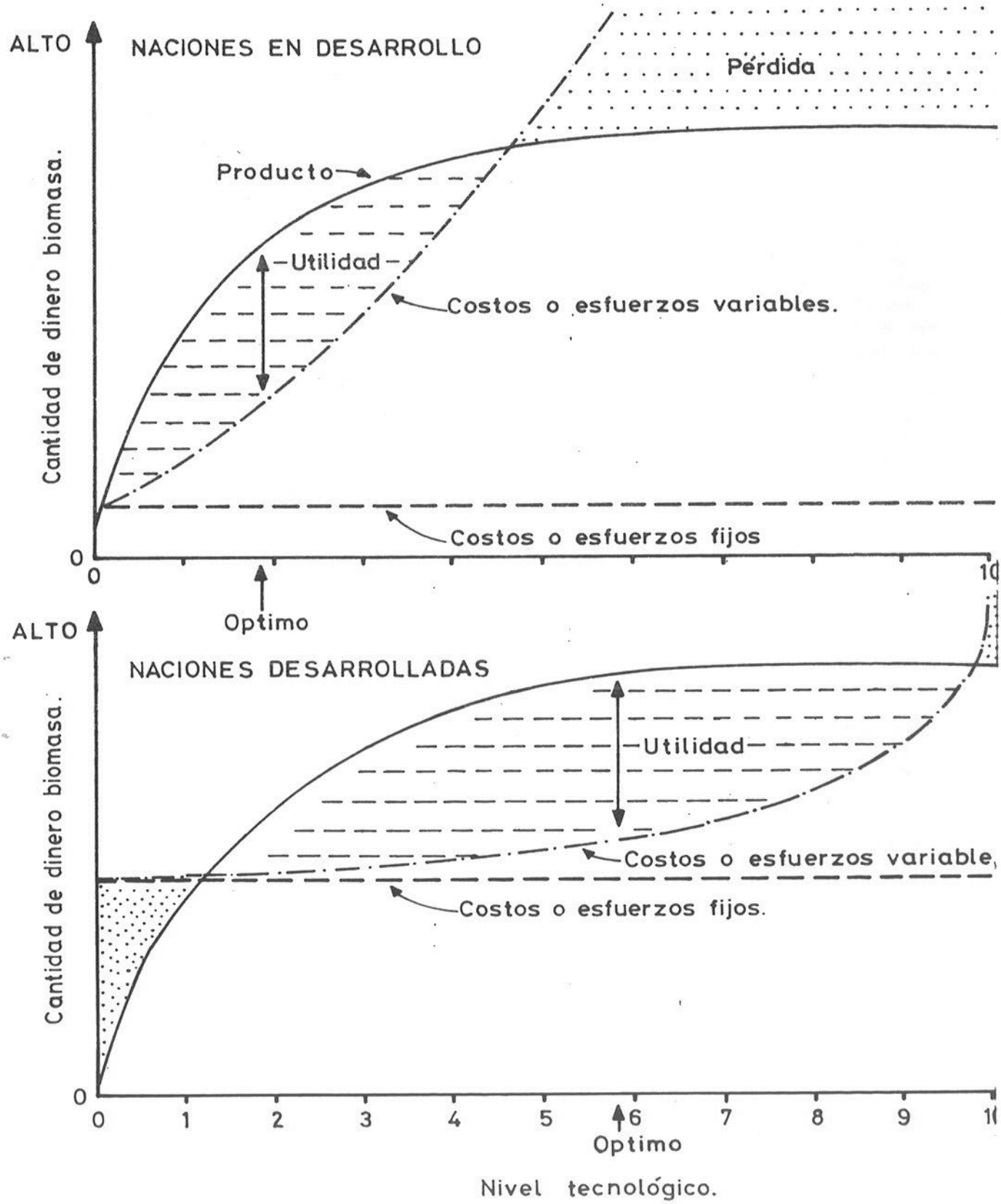


Figura IV-12. *Esquema de la diferencia en nivel tecnológico donde se genera la máxima utilidad en naciones desarrolladas y naciones en desarrollo.*

No basta con estimular condiciones adecuadas para alcanzar un alto grado de desarrollo tecnológico. Es necesario, también, capacitar a la población para trabajar a un nivel tecnológico superior. La introducción de nuevas prácticas desarrolladas en otras naciones o en los institutos de investigación de cada país, requiere la inversión de un esfuerzo adicional de capacitación tecnológica.

El éxito alcanzado depende del grado de preparación y educación general y especializada de quien trabaja la tierra o dirige el trabajo campesino. De allí la afirmación de Bradfield (1964) quien sostiene que las naciones más desarrolladas son, a la vez, aquellas cuya población tiene un más alto grado de educación, y las naciones subdesarrolladas son las otras. De ahí que las naciones con poblaciones de mayor educación tengan también un mayor grado de receptividad de tecnologías más avanzadas que las naciones menos desarrolladas.

Dentro de una nación en desarrollo existen personas que tienen mayor educación que otras. Esas personas son más receptivas a la comprensión y aplicación de los avances tecnológicos que las de menor educación. La Figura IV-13 presenta la relación entre el esfuerzo requerido para implantar alguna nueva práctica tecnológica y el nivel de educación.

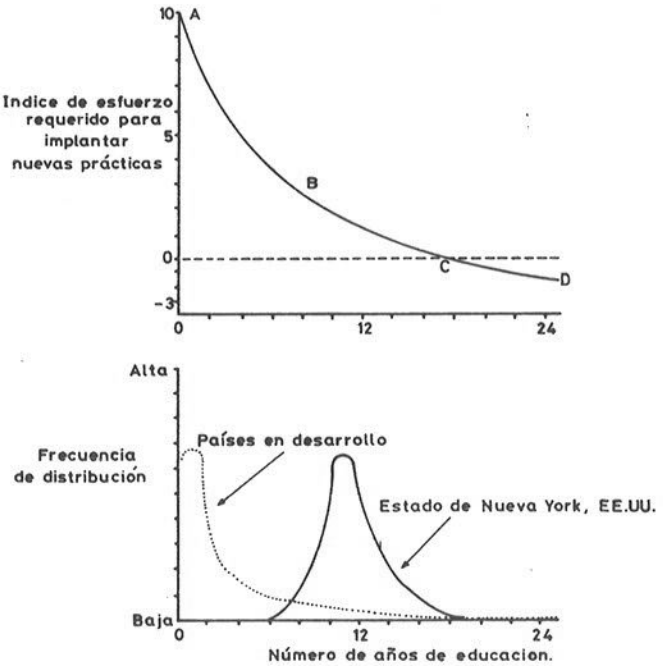


Figura IV-13. *Relación hipotética de educación de los agricultores y campesinos, ajustada por iniciativa y experiencia y la cantidad de esfuerzo, en unidades arbitrarias, necesarias para la incorporación de una nueva práctica agrícola (gráfico superior). En el gráfico inferior se presenta la frecuencia de distribución de los años de educación de los agricultores y campesinos de EE.UU. basado en datos de Nueva York y la curva en un país en desarrollo, típico (Bradfield, 1964).*

El esfuerzo requerido para elevar el nivel tecnológico del agro es muy alto cuando se trata de capacitar a personas de muy bajo nivel educacional, y el resultado es a menudo negativo. Lo cual no quiere decir que no deba hacerse; pero son proyectos de larga duración y que deben planificarse como tales. La entrega de las decisiones técnicas del agro a personas de baja cultura se traduce generalmente en una reducción considerable de la eficiencia y de la productividad, la que sólo se recupera una vez logrado un mayor nivel cultural, ya sea por educación de la población o por el reemplazo de directrices más capacitadas.

En la sección AB de la curva, el esfuerzo de demostración y persuasión es demasiado grande, pues corresponde a los adaptadores tardíos o lastre; desde B hasta C la labor de extensión es eficiente y desde C a D aparecen los innovadores que, a menudo, experimentan por sí mismo y se transforman en propagandistas activos de nuevas prácticas agrícolas. En esta última sección, el esfuerzo de extensión es negativo, lo cual significa que son los propios agricultores quienes se preocupan de indagar por sí mismos y de visitar las estaciones experimentales para incorporar nuevas prácticas.

La productividad agrícola es, fundamentalmente, un problema tecnológico, que tiene implicancias sociales. Por desgracia, en política, a menudo los intereses partidistas sobrepasan los intereses de las naciones y ambos se han confundido. Los problemas sociales de una pequeña proporción del país: el campesinado, deben ser resueltos con justicia a la mayor brevedad posible. La solución que se dé a los problemas sociales del campesinado no debe, sin embargo, perjudicar a la mayoría de la población urbana y rural que necesita de alimentos abundantes y a precios justos.

Los dos problemas fundamentales del agro, el tecnológico y el social deben ser resueltos a la brevedad posible, pero sin que la solución de uno perjudique a la de otro. Los problemas tecnológicos deben ser resueltos entregando el poder de decisión en el trabajo del agro a las personas más calificadas, de mayores conocimientos, de alta capacidad organizativa y de trabajo. De ello depende la eficiencia y la productividad en la agricultura, al igual que en la industria.

La capacitación tecnológica debe existir en todos los niveles de jerarquía, desde el administrador hasta el trabajador de campo. La asesoría técnica del Ministerio de Agricultura, de Universidades, de Bibliotecas, de Escuelas Rurales y de otras instituciones, son la fuente de origen de la tecnificación; pero el aprovechamiento de las enseñanzas tecnológicas no sólo depende de

la calidad docente de las instituciones de extensión, sino que de la capacidad receptiva del estudiantado, en este caso, el trabajador de campo. Más importante que la cantidad de educación, según Bradfield (1964), es la calidad de la educación.

El problema social campesino no corresponde ser tratado en el presente trabajo, pero se reconoce su importancia. Cualquiera que sea la solución que se le dé, no debe interferir con la eficiencia y la productividad agrícola, pues si así fuere, perjudicaría socialmente a las masas urbanas, que son la mayoría. Si la producción agrícola de una nación se deteriora, la nutrición de la población empeora, la capacidad intelectual de las personas disminuye como efecto de la desnutrición; y al mismo tiempo, se debe invertir dinero de la nación en la compra de alimentos de otras naciones, con lo cual, además de perjudicarse la capitalización del país, resulta cada día más difícil encontrar mercados donde se ofrezcan a la venta los alimentos que se necesitan.

Resumiendo lo ya afirmado, el tratamiento que se recomiende aplicar al paciente debe considerar, en primer lugar, las condiciones generales del país donde se desarrolla el sistema. Esto con el objeto de recomendar un nivel tecnológico compatible con la máxima productividad neta, donde se logre una productividad bruta elevada, de acuerdo a las condiciones generales de la región del país. En segundo lugar, debe tomarse en cuenta la estructura organizativa y empresarial, para aplicar el nivel tecnológico recomendado.

En un estudio realizado en la región centronorte de Estados Unidos, se halló una amplia gama de respuestas a las nuevas tecnologías que se trataba de implantar. Los agricultores se dividieron en los grupos indicados en la Figura IV-14. El grupo situado a la izquierda, sólo constituyó el 2,5% del total, y son los denominados innovadores. Es el grupo de agricultores de mayor cultura, que leen, viajan y observan más que los otros; se mantienen permanentemente en contacto con las estaciones experimentales y centros de investigación; son más avanzados y se arriesgan más en la adaptación de nuevas prácticas, y tienen, a la vez, mayores ingresos que el resto. El grupo siguiente denominado de adaptadores precoces, reacciona rápidamente en la adopción de nuevas prácticas, una vez que las conocen y se han cerciorado de la factibilidad de ellas. El último grupo se denomina adaptadores tardíos o lastre y son quienes ponen mayor énfasis en la magia agrícola o resultan excesivamente tradicionalistas. Aun cuando a menudo saben leer, no leen con frecuencia, ni participan en reuniones educacionales o de extensión. Se demoran diez o más años en aplicar prácticas ya difundidas en su zona. Los profesionales especializados en extensión, reconocen que aún no disponen de un sistema que sea efectivo con este grupo de agricultores (Bradfield, 1964).

Un ejemplo de desarrollo agrícola acelerado que merece ser citado es el caso de México, que en veinte años logró duplicar su producción agrícola. Las etapas emprendidas por México, al respecto, de acuerdo a la Fundación Rockefeller (1966), son las siguientes:

Primero: Iniciación de una investigación orientada hacia la producción, donde se estableció una coordinación separada para cada pro-

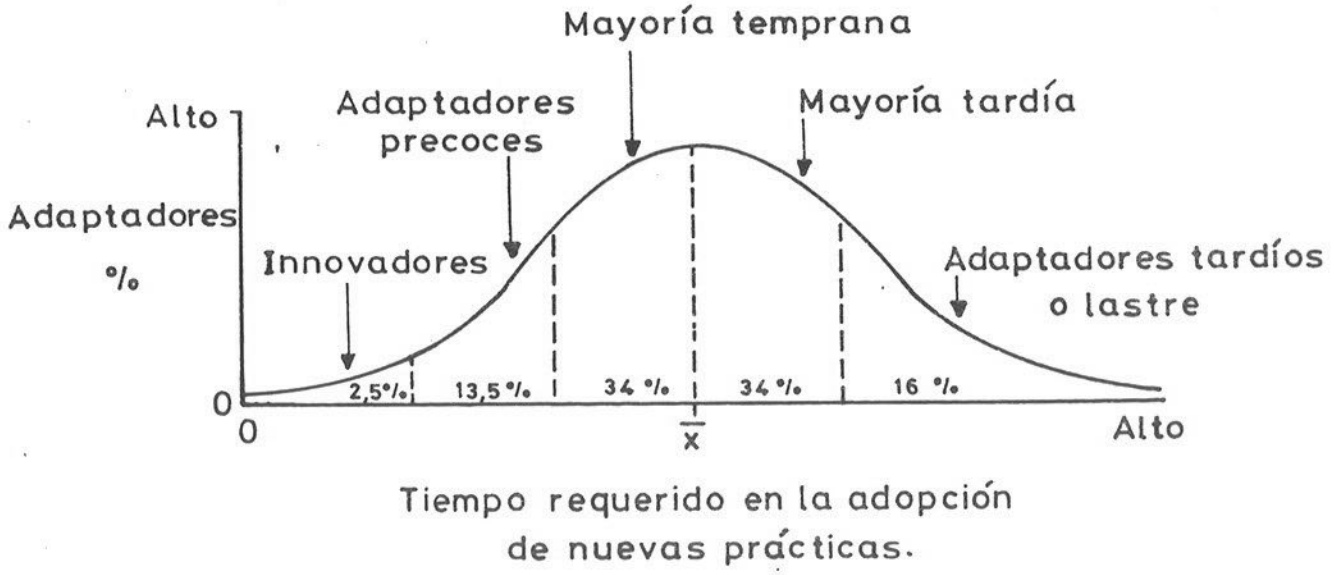


Figura IV-14. *Clasificación de los agricultores de la región centro norte de los EE.UU. de acuerdo al tiempo empleado en la implantación de nuevas técnicas agrícolas (Extension Specialists,* 1961).

grama o cultivo. Inicialmente se comenzaron proyectos de trigo y de maíz, con asesoría técnica internacional, de profesionales altamente calificados y estables que debían permanecer cooperando por períodos muy largos de tiempo.

Segundo: Formación de un grupo de investigadores altamente especializados y calificados en cada cultivo. Su período de formación y práctica profesional se realizó bajo la tutela de especialistas de experiencia. Familiarización del profesional joven en todos los aspectos relacionados con su área de trabajo.

Tercero: Colección del germoplasma mundial y selección de acuerdo a las necesidades del país. Iniciación de programas de cruzamiento orientados al desarrollo de variedades adaptables a cada región.

Cuarto: Para cada cultivo, se dio especial importancia a los problemas de fertilidad del suelo, a las enfermedades, plagas de insectos, control de malezas y riego.

Quinto: Establecimiento de metas nacionales de producción. El éxito de cada programa se evaluó en términos de la productividad media por unidad de superficie. La mayor atención y esfuerzo se concretó en la eliminación de los factores limitantes.

Sexto: La investigación inicial se concentró en una o dos estaciones experimentales del Ministerio de Agricultura. Luego se extendió a otras zonas.

Séptimo: La rapidez de los resultados fue considerada de alta prioridad. En los programas de mejoramiento, se hizo dos generaciones al año.

Octavo: El mejoramiento de variedades trajo aparejado mayores exigencias de fertilizantes, se identificaron los problemas y métodos de control de enfermedades, insectos, malezas y se determinó la forma de llevar la información de los resultados a los agricultores.

Noveno: Fijación de precios que permitieran a los agricultores obtener utilidades. Paralelamente a ello, las industrias de productos necesarios para la agricultura, tales como maquinarias, fertilizantes e insecticidas proporcionaban los elementos requeridos para elevar los rendimientos. Las disponibilidades de crédito agrícola también se aumentaron.

Se trabajó en problemas de trigo, maíz, papa, fréjol soya, hortalizas, forrajeras y ganado, que son los principales rubros. En todos ellos se concentró la atención en problemas de productividad. De acuerdo al mismo informe de la Fundación Rockefeller (1966), la importancia relativa de los componentes de los programas son de variada naturaleza.

El gobierno mejicano comprendió la importancia de invertir sumas considerables de dinero y de esfuerzo en la tecnificación de la agricultura y en el desarrollo del Instituto de Investigaciones Agropecuarias. El proyecto se orientó de acuerdo a cultivos o explotaciones ganaderas específicas, entregando la responsabilidad de cada una a científicos calificados. La responsabilidad del éxito o del fracaso de cada proyecto era muy clara.

El objetivo de cada proyecto fue el aumento de la productividad, por lo cual no se invirtió esfuerzo en materias que sólo presentaban interés académico. La asesoría y liderazgo de cada proyecto fue permanente, tanto respecto a especialistas nacionales como internacionales. Además de los estudios profesionales de cada graduado, se les exigió un período prolongado de práctica y de especialización en el programa respectivo.

Prognosis postratamiento

Una segunda predicción del curso probable de la enfermedad ecológica debe hacerse luego de recomendado el tratamiento. Es la prognosis que se hace luego de recomendar las medidas para mejorar al paciente. Consiste en predecir el curso de recuperación del paciente si se le tratara de acuerdo a las recomendaciones especificadas en el tratamiento, indicándose la meta o estado de salud óptimo que pueda alcanzarse una vez recuperado. La salud, en términos de sistemas silvoagropecuarios, debe especificar explícitamente la productividad prognosticada que puede esperarse al aplicar el tratamiento, además de otros atributos de funcionamiento, arquitectura y singenética.

Estrategia

Estrategia, en su acepción original, ha sido definido como la ciencia y arte de proyectar y dirigir la aplicación de algo, que en este caso corresponde al tratamiento recomendado.

La estrategia de aplicación del tratamiento al paciente ecológico es un problema que a menudo escapa del ámbito del profesional silvoagropecuario que hizo el examen, diagnóstico y recomendó el tratamiento. Debe ser el resultado con un enfoque más bien económico y sociológico que con un enfoque de campo. El esfuerzo adicional de capitalización requerido para el desarrollo del sistema puede involucrar la incorporación de recursos externos y de modificaciones económicas y sociológicas en el manejo de la unidad estudiada. La asistencia de sociólogos y su planificación estratégica de la forma y las etapas en que debe aplicarse el tratamiento general

recomendado puede ser una herramienta valiosa en el éxito de la modificación del sistema.

Los tratamientos sólo involucran mejoramiento del manejo del sistema ecológico, sin que intervengan especialistas de otras disciplinas, que no sean profesionales del agro. La estrategia de aplicación del tratamiento debe concluir en la aplicación misma de él. Si la aplicación corresponde a lo planificado, los resultados deben coincidir con los de la prognosis postratamiento. En caso contrario debe presumirse algún error, en cualesquiera de las etapas anteriores, ya sea de examen, diagnóstico, tratamiento o incluso en la aplicación de la estrategia del tratamiento.

Los planes de desarrollo agrícola elaborados durante las últimas décadas no han sido debidamente comparados con los resultados reales obtenidos. El estudio somero de los resultados demuestra serias discrepancias con los proyectos elaborados.

Comprobación

Es la última etapa del estudio clínico del ecosistema. Consiste en comparar los resultados finales de las transformaciones ecosistemáticas operadas a través de la aplicación del tratamiento recomendado con las predicciones establecidas en la prognosis postratamiento.

Las prognosis acertadas deben concordar con la realidad de los cambios; no debiendo haber discrepancias en los resultados reales con las predicciones. La comprobación es la demostración que el estudio clínico del sistema fue acertado. Cuando no existe concordancia, el examen, diagnóstico, tratamiento y estrategia deben ser revisados hasta lograr determinar las causas del error o diferencia entre el pronóstico y la realidad. Si fuere necesario, un nuevo diagnóstico debe ser hecho y otro tratamiento diferente debe aplicarse. En el caso de los modelos simulados, la demostración corresponde a la validación del modelo (Van Horn, 1971).

Bibliografía

Azzi, G. 1954. *Ecología agrícola.* Min. Agric. y Cria. Caracas.

Balch, G.C. 1966. *Future research on animal production.* Royal Agric. Soc. of England. 127:99-107.

Barea, D.J. 1963. *Análisis de ecosistemas en biología, mediante programación lineal.* Archivos de Zootecnia 12:252-263.

Beetle, A.A. 1956. *Range survey in Wyoming's Big Horn Mountains.* Wyo. Agric. Exp. Station. Bul. 341. 40p.

Berman, M. 1963. *The formulation and testing of models.* Ann. New York Acad. Sci. 108: 182-194.

Bradfield, R. 1964. *The role of educated people in agricultural development.* Agric. Sciences for the the Developing Nations. Amer. Ass. Adv. Sci. Public. 76:95-114.

Busser, J.H. 1968. *Significance and accuracy in measurements.* Bioscience. 18: 1125-1128.

Clendening, L. y E. H. Hashinger. 1947. *Methods of diagnosis.* Mosby, St. Louis, Mo.

Cook, C.W. 1960. *The use of multiple regression and correlation in biological investigations.* Ecology 41:557-560.

Coombs, C.H., H. Raiffa, y R.M. Thrall. 1954 *Some views on mathematical models and measurement theory.* En: R.M., Trail C.M. Coombs y R.L. Davis (ed.) *Decision Process es.* John Wiley and Sons. New York. 332 p.

Daget, P. y J. Poissonet. 1969. *Analyse phytologique des prairies. Aplication agronomiques.* Document 48. Centre National Recherche Scientifique. Centre d'Etudes Phytosociologuiques et Ecologiques. 69 p.

Eberhardt, L.L. 1965. *Notes on the analysis of natural systems* :27-40. En H. Hollister, y L. L. Eberhardt. *Problems in estimating the biological consequences of nuclear war.* U.S. Atomic Energy Commission TAB-R-5.

Einstein, A. 1940. *Considerations concerning the fundaments of theoretical physics.* Science 91:487-492.

Extension Specialists. 1961. *Adopters of new farm ideas.* North Central Regional extension Publication 13. Chicago 4 p.

Gandarillas, M.J., E. Acevedo H. y R. García, L. 1968. *Estudio de la productividad del maíz en la provincia de Santiago.* Agr. Téc. 28:7-15. Santiago.

Garfinkel, D., R.H. MacArthur, y R. Sack. 1964. *Computer simulation and analysis os simple ecological systems.* Ann. New York Acad. Sci. 115:934-951.

Garfinkel, D. y R. Sack. 1964. *Digital computer simulation of an ecological system, based on a modified mass action law.* Ecology 45:502-507.

Gastó C., J, 1966. *Variación de las precipitaciones anuales en Chile.* Bol. Téc. 24, Est. Exp. Agronómica Univ. Chile. 22 p.

Gastó C., J. y J. Gastó C. 1970. *Uso de la tierra*. El Campesino. Santiago. abril, 34-50.

Grant, V. 1963. *The origin of adaptations*. Columbia Univ. Press. N.Y. 606 p.

Harris, R.S. 1962. *Judging Minessota land*. Univ. Min. Agric. Ext. Sers. 20 p.

Hospers, J. 1954. *An introduction to philosophical analisis* Rautlege and Kegan London.

King, A.S. y M.D. Dawson. 1962. *Soil judging from the group up*. Oregon State Univ. Coop. Extension Service 20 p.

Langlet, A. 1971. *Essai de previsión de l'orientation de la production agricole dans diverses region naturelles, en function des factures ecologiques*. Ann. Agron. 22:425-449.

Ledley, R.S. y L.B. Lusted. 1959. *Reasoning foundations of medical diagnosis*. Science 130:9-21.

Love, R.M. 1954. *Range management standards*. The appraisal Journal 22:409-414.

Love, R.M. and E.L. Begg. 1966. *Use of the soil vegetation survey in predicting success of establishment of improved grassland species*. Proc. X Inter. Grassland Cong. Finlandia: 892-896.

Love, R.M. y W.A. Williams. 1956. *Rangeland development by manipulation of the soil-plant-animal complex in the difficult environment of a mediterranean type climate*. Proc. 7th. Int. Grass Congr. N. Zeland 12. 48:1-11.

Lucas H.L. 1960. *Theory and mathemathics in grassland problems*. Proc. Intern. Grassl. Congr. 8:732-736.

Lucas, H.L. 1964. *Stochastic elements in biological models; their sources and significance*. p. 335-383. En: Gurland, J. (ed.). *Stochastic models in medicine and biology*. U. Wisc. Press, Madison, Wisc. 393 p.

Mayr, E. 1961. *Cause and effect in biology*. Science 134:1501-1506.

Meringo, A. de. 1952. *Lógica y ética*. Lumen. Lima. 168 p.

Monkeberg, B., F. 1972. *Necesidad de investigación científica y tecnológica para el desarrollo socioeconómico*. Portada 31 junio, 1972: 11-16, Santiago.

Ollangier, M. y P. Prevot. 1967. *L'organization de recherches sur la fertilization a L'I.R.H.O.* En: *Le colloque sur la fertilité des sols tropicaux* Tananarive, Madagascar.

Papadakis, J. 1964. *Soils of the world*. Buenos Aires.

Penman, H.L. 1970. *The water cycle*. En: *The biosphere*. W.H. Freeman, San Francisco: 14-23.

Reichenbach, H. 1973. *Filosofía científica*. Fondo de Cultura Económica. 335 p. México.

Rockefeller Foundation. 1966. *Program in the agricultural sciences*. Annual Report 1965-1966. Rockefeller Found. New York.

Sears, P.B. 1963. *The validity of ecological models*. p. 35-42. En: XVI International Congress of Zoology. Vol. 7. Science and Man Symposium Nature, Man and Pesticides.

Shenkel S., G. y P. Baherle. 1971. *Exploración de las deficiencias nutritivas con suelos en macetas II. Método usado*. Agr. Téc. 31: 9-24 Santiago.

Slichter van Bath, B.H. 1969. *Eighteenth-century agriculture on the continent of Europe: evolution or revolution. Agric. History* 43: 109-179

Soil Conservation Service. 1962. *Definitions and abreviations for soil descriptions. U.S. Dept. Agr. Soil Cons. Serv. Form CF-123*. Berkeley, Calif.

Smith, R.C. y W.A. Williams. 1973. *Model development for a deferred-grazing system*. J. Range Manage. 26:454-460.

Spedding, C.R.W. 1971. *Grassland ecology*. Claredon. Oxford. 221 p.

Stebbing, L.S. 1965. *Introducción a la lógica*. Brevarios del Fondo de Cultura Económica. México. 357 p.

Storie, R.E. 1964. *Handbook of soil evaluation*. Associated Students Store Univ. Calif. 225 p.

Thrall, R.M., C.H. Coombs, R.L. Davis. 1954. *Decision processes*. Wiley, N.Y.

Van Dyne, G.M. 1970. *Ecosystems, systems ecology and systems ecologists*. Oak Ridge National Laboratory, Report 3957:1-31.

Van Horn, R.L. 1971. *Validation of simulation results*. Management Science 17:247-258.

Watt, K.F. 1973. *Principales of environmental science*. McGraw-Hill, N.Y.

Wit, L.T. de, R. Browner and F.W.T. Penning de Vries. 1970. *The simulation of photosynthethic systems*. En: *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Proc. IBP/pp. Tech. Meeting Trebon. Sept., 1969: 47-70. Centre for agricultural Publishing and Documentation. Wagenigen.

Wit, C.T. de. 1970. *Dinamic concepts in biology*. En: *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Proc. IBP/pp. Tech. Meeting, Trebon. Sept., 1969:17-23. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wagenigen.

Zafanella, M.J.R. y M. Gemesio. 1969. *Ataque de problemas regionales de productividad agrícola mediante análisis y síntesis ecológicas*. En: E.E. Reynaert. *La investigación de fertilidad de suelos para la producción agrícola en la zona templada*. IICA. Zona Sur. Montevideo :7-55.

Tercera Parte
ARQUITECTURA

Los hombres son siempre más propensos a creer lo que no entienden, y las cosas oscuras y misteriosas tienen más atractivo a sus ojos que las que son claras y fáciles de comprender.

TACITO

La modelación silvoagropecuaria de ecosistemas considera elemento fundamental sus características anatomomorfológicas y de hábitat o arquitectura del sistema. Los resultados de la acción antropogénica sobre los sistemas naturales se materializa a través de la transformación de las arquitecturas originales.

Siguiendo las alternativas establecidas en el principio de la integración, el proceso natural concluye en el desarrollo de ecosistemas que presentan arquitecturas definidas, consecuencia del proceso de adaptación del ecosistema natural a su ambiente general o biotopo. La arquitectura de los ecosistemas naturales se halla, probablemente, mejor adaptada y ajustada a las condiciones ambientales, aunque no sea superior si se le considera desde un punto de vista antrópico.

En ciencias silvoagropecuarias se desea establecer las bases que permitan modelar ecosistemas idealizados que optimicen la productividad y estabilidad, o que creen un hábitat más adecuado a las necesidades del hombre. Los fundamentos que sirvan para conocer las características de los diseños han sido estudiados por los ecólogos, pero su aplicación no está aún muy difundida en las ciencias del agro.

En el presente estudio se ha considerado la modelación arquitectónica de ecosistemas desde varios ángulos diferentes. En el primero de ellos se analizan aspectos poblacionales; de grupos de organismos de una misma especie, ya sea que se trate de plantas o animales. La población constituye la unidad básica de la biocenosis o comunidad donde se integran todas las poblaciones que se encuentran en el ecosistema.

En el proceso de estructuración de ecosistemas antropogénicos, en general, se decide la densidad de la comunidad. La especie, su estructura genética y el ambiente donde la población se desarrolla, también se mantiene regulado bajo la influencia del hombre. Simultáneamente se crean nuevos nichos; otras poblaciones naturales emergen ocupando los territorios y nichos que el hombre deja desocupados, modificándose así la arquitectura general del ecosistema. Cada una de las poblaciones que integran una biocenosis termina, luego de un período inicial de crecimiento, por alcanzar una etapa de equilibrio.

Todas las poblaciones que cohabitan en un ecosistema constituyen la biocenosis o comunidad. En ciencias silvoagropecuarias, una de las primeras incógnitas que se presenta al diseñar arquitecturas es decidir el nivel de diversidad de niveles tróficos, estratas, sinusias y de especies. Para ello es necesario conocer el origen de la especiación y evolución de las poblaciones en las biocenosis naturales. El conocimiento del origen de la formación de nuevas especies en los sistemas permite comprender el significado de su diversidad específica. En ecosistemas antropogénicos la especialización se logra a través del mejoramiento genético de especies naturales domesticadas, siendo la diversidad el producto de decisiones arbitrarias, donde se introduce un determinado número de especies de plantas y animales.

La denominancia o preponderancia de unas pocas especies que ocupan la mayor parte de la capacidad sustentadora del sistema es un proceso intrínseco en los sistemas naturales que hace que algunas especies o poblaciones sean más importantes que otras. En ecosistemas silvoagropecuarios, la disominancia de algunas poblaciones sobre las demás, es el resultado de una decisión arbitraria que debería tener su origen en principios sustentados sobre las bases muy sólidas que permitieran decidir científicamente las especies y el grado de dominancia que debería tener cada una.

La fitocenosis debe estructurarse siguiendo un objetivo silvoagropecuario en el cual se incluya su fisionomía, fenología, y composición específica y ecotípica. Con ello se pretende regular la productividad primaria, la calidad de la producción y la canalización de ésta hacia el nivel trófico siguiente. La zoocenosis, al igual que la comunidad vegetal, tiene que tener una arquitectura que permita optimizar al sistema, de acuerdo a los objetivos que se persiguen.

Por último, otro de los componentes que debe diseñarse en la modelación de sistemas silvoagropecuarios es el hábitat. El medio abiótico natural o biotopo puede modificarse con el objeto de producir condiciones ambientales compatibles con las de la biocenosis diseñada.

Teóricamente es posible contruir ecosistemas que tengan características biocenósicas y ecotópicas muy diversas. En la práctica, sin embargo, el costo de mantención de algunas arquitecturas puede ser tan elevado, que se haga inconveniente su diseño. El modelador de arquitecturas ecosistémicas debe tener en mente, además del costo de mantención, el esfuerzo de construcción de la nueva arquitectura, como

asimismo sus posibilidades de éxito en el establecimiento del modelo diseñado.

Debido a limitaciones de espacio se ha debido eliminar de la presente edición, entre las materias relacionadas con la arquitectura del ecosistema, los capítulos de Fitocenosis, Zoocenosis y Hábitat, los cuales se pretende incluir en otra oportunidad.

V
POBLACIONES

La lucha sería invariablemente más dura entre individuos de la misma especie porque frecuentan los mismos lugares, necesitan los mismos alimentos y están expuestos a idénticos peligros.

DARWIN, 1859

El ecositema es la unidad ecológica fundamental y está compuesto de dos elementos básicos: el ecotopo y la biocenosis. El ecotopo, considerado aisladamente, no es de interés para los ecólogos, pues la materia y la energía son de por sí el interés primordial de los químicos, físicos, fisicoquímicos, geólogos, climatólogos y otros especialistas.

El funcionamiento de la materia y de la energía han sido estudiado intensamente; y los principios y leyes que las regulan son ya bien conocidos. Por tratarse del primer nivel de integración, el ecólogo no le dedica mayor atención, a no ser que se le considere como una parte integrante del ecosistema y, en ese caso, se los estudia como un elemento del segundo nivel de integración, el de la naturaleza. Los organismos vivos están organizados de manera diferente que las sustancias no vivas; pero para comprender su organización es necesario primeramente analizar los niveles superiores de organización de los organismos y que son el individuo, la población y la comunidad.

Las plantas y los animales son materia y energía organizada, la cual se comporta fundamentalmente de manera similar; de ahí que, desde un punto de vista ecológico, se considere que en algunos aspectos organizativos de la biocenosis puede existir mayor similaridad entre un animal y una planta que entre individuo, una población y una comunidad. Por eso, en la presente sección, plantas y animales aparecen tratadas en conjunto.

A pesar de que existen diferencias obvias entre el reino animal y el vegetal, algunas de las similaridades hace aconsejable considerarlos en conjunto. Una de las diferencias más sobresalientes entre plantas y animales superiores es su capacidad de trasladarse de un lugar a otro. La inamovilidad de las plantas tiene sus implicaciones en cada uno de los aspectos ecológicos de la vida de la población, aunque detrás de la falta aparente de inamovilidad de los vegetales, estimados desde una perspectiva en el tiempo, se presentan en extremo movibles.

La inamovilidad de los organismos vegetales se contrarresta con su amplio potencial reproductivo, su producción de diséminulas y su capacidad migratoria que les faculta para alcanzar nuevos hábitats y territorios. La mayor proporción de las diséminulas se pierde, pues no encuentran las condiciones ambientales compatibles con sus rangos de tolerancia.

Frecuentemente, la densidad poblacional contigua a los progenitores es mayor que al distanciarse de ellos, por lo cual, la interferencia intraespecífica es mayor debido a la competencia por las limitadas disponibilidades de recursos y hábitat. Los animales, en cambio, pueden moverse, buscar el hábitat adecuado y permanecer, finalmente, donde las condiciones ambientales les sean más favorables; por eso son diferentes que las técnicas de muestreo que se emplean para medir poblaciones animales y vegetales.

El tamaño y crecimiento indeterminado de las plantas y de algunos animales es el origen de su plasticidad, donde la falta de movimiento les hace comportarse de manera diferente que la mayoría de los animales. Los animales están capacitados para ocupar los territorios, nichos y hábitats que se encuentran desocupados al trasladarse en búsqueda de ambientes más favorables. Las plantas, al no poder moverse, han enfatizado otra estrategia para ocupar los territorios desocupados, cual es aumentar su tamaño individual hasta copar las disponibilidades territoriales. A corto plazo, no afecta su biomasa en pie, pero a la larga, afecta la dinámica de la población ya que se modifica su natalidad y mortalidad. La tasa de cambio de las poblaciones animales se afecta más marcadamente que la de las plantas.

La unidad individual o individuo es fácilmente reconocible en la mayoría de las especies animales, especialmente en las de mayor tamaño, que tienen su origen en la ausencia de reproducción vegetativa. Esta es, precisamente, una de las razones por las cuales los estudios de ecología de poblaciones están más desarrollados en animales que en plantas. En plantas, en cambio, la dualidad de reproducción sexual y asexual

unido al tamaño y forma indeterminada de los organismos hace muy difícil la distinción entre lo que corresponde al individuo y lo que corresponde a la población. Esta falta de una definición clara que delimite el concepto de individuo y de población, crea uno de los obstáculos mayores en los estudios de poblaciones.

Las poblaciones animales se desarrollan en ambientes más homostásicos que las plantas las que deben aminorar una fracción de la variabilidad anual del clima, que normalmente ocurre entre horas, días, estaciones y años. Las plantas que se han adaptado a esta variabilidad reducen, en esta forma, los extremos ambientales donde los animales viven. Las tasas de natalidad y mortalidad de las poblaciones presentan variaciones extremas entre años; incluso, cuando las circunstancias son muy desfavorables, puede que la tasa de natalidad sea igual a cero.

Tanto las plantas como los animales deben vivir en equilibrio con el medio, que por naturaleza, es de magnitud limitada. Como el medio es variable de año en año, y a través de las estaciones, los organismo han desarrollado mecanismos que les permiten crecer hasta que han ocupado completamente el territorio disponible para cada nicho. Estos mecanismos se hallan centrados en su capacidad de crecer hasta que los factores ambientales los limitan. La natalidad, mortalidad, y migración son los únicos mecanismos que regulan a las poblaciones animales y vegetales y desde un punto de vista dinámico, deben ser considerados en conjunto.

Una población es un grupo de organismos de la misma especie limitados en espacio y tiempo. Es la unidad básica de la biocenosis y a través de ésta, del ecosistema como un todo. Las poblaciones resultan de la integración de un número variable de individuos que viven juntos en un cierto ambiente y territorio; pero cuya resultante no es la adición del comportamiento individual de cada uno de ellos actuando independientemente, sino que una organización social, estructural y funcional diferente en muchos aspectos de los individuos que la forman.

Las poblaciones están sujetas a cambios direccionales en el tiempo, el cual siendo altamente variable de un año a otro, como asimismo a través del año, deben adaptarse en forma recurrente a esas variaciones. De un año a otro, pueden ocurrirle a la población algunos cambios no recurrentes, modificándose hasta constituir una nueva organización poblacional con características estructurales, funcionales y de comportamiento diferentes a las de la población original.

Algunos de los atributos de las poblaciones difieren de aquellos de los individuos. Los individuos nacen y mueren, en tanto que las poblaciones tienen tasa de natalidad y de mortalidad. La población también posee una estructura por edades y sexos; en cambio, el individuo sólo tiene un sexo y edad determinada, pero carece de los atributos estructurales propios de la población. Otros atributos de las poblaciones son su densidad, tasa de crecimiento, dispersión, distribución espacial y potencial biótico, todos los cuales no son atributos presentes en los individuos. Bajo ciertas circunstancias, los mecanismos reguladores pueden ajustar las poblaciones a las condiciones del medio, hasta que finalmente se logre un equilibrio o se haga desaparecer a la población.

Una población no puede existir sin un ambiente donde desarrollarse, el cual está constituido por el ecotopo más la biocenosis; siendo las poblaciones resultantes de su acción, reacción y coacción. Bajo condiciones naturales, una población natural puede ser modificada si el biotopo o su complemento biocenósico se modifican. Una población puede también sufrir modificaciones internas que conduzcan a su mejor ajuste al medio, o bien, que le hagan finalmente desaparecer. Bajo condiciones antropogénicas, tanto el medio como la población pueden ser modificados para aumentar o disminuir su desarrollo y mejorar su comportamiento.

El tamaño de una población puede ser muy variable, fluctuando entre rangos muy amplios, que van desde un tubo de ensayo donde se incluyen algunos microorganismos, hasta campos de cultivos que cubren extensas áreas y donde el número de organismos es abundante. En teoría, las diversas poblaciones están perfectamente delimitadas; pero en la práctica es a menudo difícil hacerlo con precisión. Un campo de cultivos de papa o de cebada pueden constituir una población, al igual que los árboles de una cierta especie en un bosque, o las langostas en una pradera. Cada una de estas poblaciones está regulada independientemente de las demás, pero la magnitud de sus atributos varía al modificar el medio que las rodea, ya que cada población es a su vez, parte del ambiente de las demás.

Los principales atributos poblacionales pueden agruparse en las siguientes categorías:

Estáticos	*Tiempo*	*Espacio*	*Dinámico*	*Dinámico-espacio*
Estructura por edades	Estabilidad	Territorialidad	Natalidad	Emigración
Estructura por sexos	Homostasis	Densidad	Mortalidad	Inmigración
Longevidad	Sucesiones	Sociabilidad	Crecimiento poblacional	
	Periodicidad			
	Evolución		Regulación	
	Mutuación			

Regulación antropogénica

El medio, en la forma definida por Udvardy (1959), incluye tanto a los elementos ecotópicos como a la biocenosis, además de otras circunstancias que rodean a la población. Las modificaciones que se ejerzan sobre la población modifican, a la vez, a su ambiente, el cual no puede ser considerado fijo e invariable al existir acciones, reacciones y coacciones que le modifican de acuerdo a las transformaciones, que ocurran en la población.

Las unidades poblacionales son los individuos o partes de ellos, pero su medio es tanto el ambiente general donde la población se desarrolla, como el medio individual de cada organismo dentro de la población. Este último es extremadamente variable para el individuo, pues se altera al cambiar la densidad poblacional.

Los mecanismos naturales de ajuste de los individuos a la población pueden tener dos orígenes diferentes. Uno de ellos es el ajuste reproductivo, cual es su variación intrínseca en la tasa de natalidad, mortalidad y migración que concluye en el ajuste de la densidad con las disponibilidades de recursos, mecanismo que predomina entre los organismos que en su etapa adulta son de tamaño fijo. El segundo mecanismo de ajuste ocurre en poblaciones cuya densidad se mantiene fija, pero el tamaño individual de los organismos que integran la población varía hasta ajustar la población al medio. Esta capacidad de modificar la morfología y tamaño del organismo, que tiene una estructura genética determinada, al cambiar el medio donde se desarrollan, es su plasticidad.

Cuando los organismos de una o varias especies están ubicados a una distancia tal que interfieren entre sí, el ambiente del individuo se modifica mutuamente, lo cual puede significar un empeoramiento o mejoramiento de su medio, el efecto total en el medio es la resultante de su acción positiva, negativa y neutra, conocida como interferencia, la cual no es sinónimo de competencia, pues esta última incluye sólo los efectos negativos. El efecto total de un organismo sobre los demás de una misma especie, puede presentarse como ejerciendo una interferencia intraespecífica positiva, negativa o neutra.

Cultivos sin reproducción vegetativo

Maíz.

Las modificaciones antropogénicas al medio pueden conducir al desarrollo de ecosistemas mejor adaptados para las comunidades animales o vegetales de interés para los seres humanos. Dejando temporalmente de lado el mejoramiento ecotópico y concentrando la atención en las poblaciones, es importante estudiar qué debe hacerse para manejarlas adecuadamente desde el punto de vista del interés humano, maximizando las interferencias positivas y minimizando las negativas.

Si se acepta la premisa de que las disponibilidades de recursos de una población son limitadas, se debe aceptar que las disponibilidades per cápita de recursos son inversamente proporcionales al número de individuos que comparte el territorio.

$$\text{Recursos disponibles per cápita} = \frac{\text{Recursos totales disponibles}}{\text{Número de individuos}}$$

Los diversos organismos que integran una población, al cambiar su densidad, pueden inducir modificaciones microambientales en parámetros tales como temperatura, viento, penetración radical u otros, que concluyan por incrementar el tamaño del nicho, hábitat o territorio correspondiente a la población. Pueden comenzar así a invadir territorios que se hallan desocupados, o bien, desplazando a otras poblaciones que originalmente utilizaban una mayor fracción del agua, nutrientes y luz. Algunas de las ecuaciones propuestas para cuantificar el comportamiento poblacional hace suponer que existen probabilidades de validez de esta hipótesis. La ecuación de Mitcherlich (1919) establece que:

$$P_a = P_{a\ máximo}\,(1 = e^{-cs}) \text{ donde:}$$

P_a es el rendimiento por unidad de superficie,
c es una constante de espacio para un factor de crecimiento y
s es el espacio ocupado.

El valor de c no debe variar al modificarse la densidad poblacional, pero sin embargo varía. Esto es indicativo de que los cambios en la densidad de la población, además de alterar a los individuos, tiene también implicancias en el ambiente de la población (Willey y Heath, 1969).

Las disponibilidades de espacio por individuo están en alguna forma reguladas por el hombre quien, a través de sus actividades silvoagropecuarias, regula la densidad de plantas del cultivo, la carga animal y el número de árboles por unidad de superficie que se establece en un huerto frutal o en un cultivo forestal. La densidad poblacional se fija basada en consideraciones pragmáticas, resultados experimentales o en estudios teóricos que hacen suponer que se optimice el comportamiento poblacional o individual de acuerdo al objetivo perseguido de maximizar la calidad, la cantidad o el producto de ambos.

La productividad por unidad de superficie o de volumen (P_a) es el producto de la productividad individual (P_p) por el número de individuos que ocupan el territorio o densidad (N):

$$P_a = P_p \cdot N$$

La productividad de la población que ocupa un determinado territorio puede, por lo tanto, alterarse al cambiar el número de individuos o bien alterando el tamaño de éstos. El tamaño individual, sin embargo, es altamente variable de acuerdo a la densidad poblacional y a las características de la especie.

Algunos de los resultados más sobresalientes se han logrado en maíz, cultivo que presenta la particularidad que de cada semilla sólo se logra una planta y un culmo. Ello significa que la densidad está íntegramente regulada en forma antropogénica, la cual luego de establecido el cultivo, no se modifica ni por la acción del hábitat, por los recursos o cualquier otro factor ambiental, como ocurre con el trigo, cebada u otro de los cultivos que macollan.

En el caso del maíz, el producto cosechable es el grano, que corresponde a la fracción reproductiva de la planta. En cultivos de maíz para ensilaje, la situación es diferente, pues el producto final es la totalidad de la parte aérea de la planta, donde se incluyen las hojas, tallos, inflorescencia y granos. La densidad óptima de un cultivo varía de acuerdo al producto final que se desee obtener. De acuerdo a la hipótesis de Holliday (1960) los cultivos cuyo objetivo final es la producción de frutos presentan una relación entre la densidad poblacional y la productividad por unidad de superficie que sigue una curva parabólica; lo cual significa que la productividad se maximiza cuando la densidad es intermedia. Los cultivos cuyo producto final son, en cambio, los órganos vegetativos, presentan una curva asintótica, en la cual la densidad puede continuar aumentando hasta límites muy altos, sin que la productividad poblacional disminuya, de ahí que no exista una densidad óptima. Por eso en cultivos de maíz de grano debe calcularse dicha densidad, que debe ser intermedia. En cultivos de maíz para ensilaje la densidad debe ser mayor, debiendo alcanzar o sobrepasar la densidad; en la cual la curva se hace asintótica.

El Cuadro V-1 presenta evidencia que la productividad del maíz está íntimamente relacionada con la densidad de plantas. Los resultados también indican que los componentes de la productividad sufren alteraciones de importancia, pues son los que, en último término, fijan el tamaño del individuo y el peso por mazorca, como asimismo el número de mazorcas por planta sufre alteraciones de importancia al limitar las disponibilidades individuales de espacio.

La tendencia general presentada por la literatura establece que el aumento de la densidad poblacional se traduce en una disminución de la productividad individual, mientras que la productividad poblacional continúa aumentando hasta un cierto límite, pasado el cual la productividad disminuye. De no ser así, el incremento potencial de la productividad población se ajustaría a una línea recta, de la manera indicada en la Figura V-1. La mayoría de los estudios que aparecen en la literatura sobre el maíz, sólo considera un segmento muy pequeño de la curva, por lo cual puede dar una visión parcial del problema, pues no se incluyen densidades excesivamente altas o bajas, en las cuales la tendencia sería en ambos casos hacia la declinación de la productividad (Griffith, 1963; Beeson, 1961; INIA, 1972). La reducción individual del rendimiento, al aumentar la densidad tiene su origen en el efecto combinado de disminución del peso medio de las mazorcas, simultáneamente con la reducción del porcentaje de mazorcas por planta, según un trabajo de Zuber, Grogan y Singkton (1960), Figura V-2. Moss y Stinson (1961), en un intento por explicar la disminución de los rendimientos de algunos híbridos sensibles a las altas densidades, estudiaron el efecto de la

Cuadro V-1. *Relación entre la densidad poblacional y el rendimiento del cultivo del maíz según resultados de Swearing y Griffith (1963), Beeson (1961), INIA (1972) e INIA-SAG (1971). La densidad se expresa en número de plantas por hectárea y la productividad en gramos por planta o en toneladas por hectárea.*

Maíz de grano									*Maíz de ensilaje en secano: Cotaxtla, México*					
Indiana-681			*Indiana-645*			*Chillán, 1970*			*Sin fertilizante*			*Con fertilizante (80 kg/ha)*		
Densidad	*Productividad*		*Densidad*	*Productividad*		*Densidad*	*Productividad*		*Densidad*	*Productividad*		*Densidad*	*Productividad*	
	por individuo	*por ha*		*por individuo*	*por ha*		*por individuo*	*por ha*		*por individuo*	*por ha*		*por individuo*	*por ha*
29.652	250	7,40	29.652	258	7,66	40.000	152	6,10	35.000	188	6,59	35.000	309	10,81
39.536	214	8,48	39.536	218	8,60	70.000	87	6,10	50.000	151	7,59	50.000	241	12,08
49.420	170	8,42	49.420	183	9,04	100.000	58	5,77	65.000	104	6,74	65.000	189	12,29
59.304	144	8,53	59.304	151	8,98									

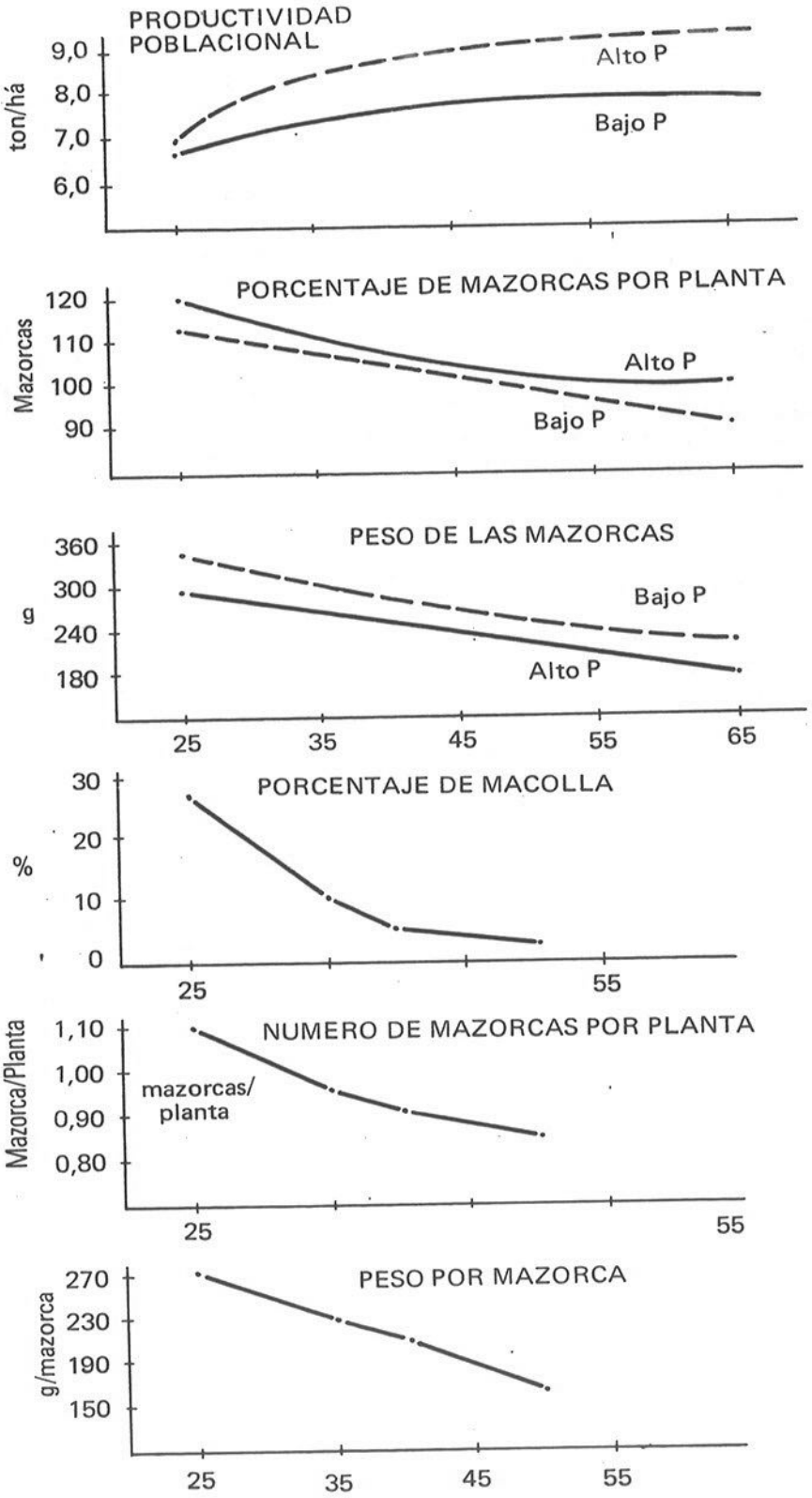


Figura V-2. *Efecto de la densidad de plantas en la productividad de la población, a; en el porcentaje de mazorcas, b; en el peso por mazorca, c; según dos experimentos conducidos por Hoff y Mederski (1960). en los cuales se sembró con alta y baja disponibilidad de fosfato. Por ciento plantas que macollan, d; número de mazorcas por planta, e; y peso de las mazorcas, f; según Bryan Ekhardt y Sprague (1940).*

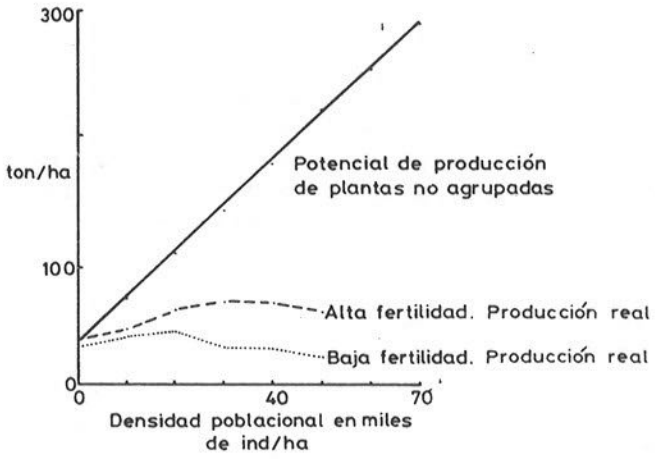


Figura V-1. *Potencial de producción de un híbrido del maíz en varias densidades y productividad real a dos niveles de fertilidad (Dungan, Lang y Pendleton, 1958).*

sombra. Concluyeron que entre este grupo de híbridos y los demás, no existían diferencias apreciables en su capacidad de fotosíntesis, de crecimiento o de ataque de enfermedades que explicaran las diferencias en respuesta. El único mecanismo que los diferencia, al ser cultivados en densidades elevadas o bajo la sombra, es la producción de pistilos que se afecta intensamente. Los híbridos tolerantes a densidades altas de siembra son, en general, más susceptibles a la sombra que los que sólo toleran densidades bajas (Stinson y Moss, 1960).

Fuera del efecto de la densidad misma, la distribución de los organismos en el territorio que les corresponde ocupar, ejerce también una influencia muy marcada en la productividad final de la población. La misma densidad poblacional, cuando los ejemplares están ordenados en forma equidistante, produce efectos diferentes que cuando la distancia de los dos ejes de distribución son diferentes. Los estudios de la literatura agronómica no dan resultados muy claros que permitan resolver el problema desde un punto de vista cuantitativo y general. Algunos resultados parciales deben ser considerados para aclarar este aspecto relacionado con la productividad.

La rectangularidad o desuniformidad de la distribución puede ser importante, ya que la relación entre la densidad y la productividad por unidad de superficie no es una línea recta. Por eso en distribuciones desuniformes algunos organismos pueden encontrarse en densidades excesivamente altas y otros en densidades bajas en exceso, lo cual se expresa en los resultados totales que integran a cada uno de los individuos que forman la población. El efecto de la desuniformidad de la distribución debe ser considerado en cualquier ecuación general que relacione la densidad con la productividad (Willey y Heath, 1969).

La ecuación de Berry (1967) considera, además de la densidad, el ordenamiento individual, aunque sólo se refiere a aquellas poblaciones regularmente distribuidas donde la distancia entre líneas (d_2) y sobre la línea (d_1) es constante. El autor estima que cualquier fórmula que relacione la densidad con rendimiento debe cumplir ciertos requisitos. El modelo debe satisfacer tanto la relación parabólica como la asintótica y debe, además, dar resultados razonables si una de las distancias, d_1 o d_2 se aproxima al infinito, tal como ocurre cuando una hilera o una planta crecen en forma aislada.

El modelo propuesto por el autor citado es el siguiente:

$$P_p^{-\theta} = a + b\left(\frac{1}{d_1} + \frac{1}{d_2}\right) + \left|\frac{c}{d_1 d_2}\right.$$

en la cual a, b y c son constantes positivas y $0 < \theta \leq 1$.

La fórmula produce los mayores valores de productividad individual P_p cuando $d_1 = d_2$ o arreglo en cuadrados cualquiera que sea la densidad. Cuando la distancia entre líneas, d_2, está determinada por el uso de la maquinaria, sistemas de riego u otro factor, el rendimiento máximo por unidad de longitud de la línea se logra cuando el espaciamiento intralínea satisface la siguiente ecuación derivada por Berry (1967):

$$d_1 = \frac{1-\theta}{\theta} \cdot \frac{b\,d_2 + c}{a\,d_2 + b}$$

Si la técnica de Bleasdale (1967) para calcular θ se aplica en el cálculo de estas ecuaciones, es posible determinar algunos parámetros tales como arreglos en cuadriláteros con densidades altas y bajas y líneas distanciadas a cualquier densidad dada (Figura V-3).

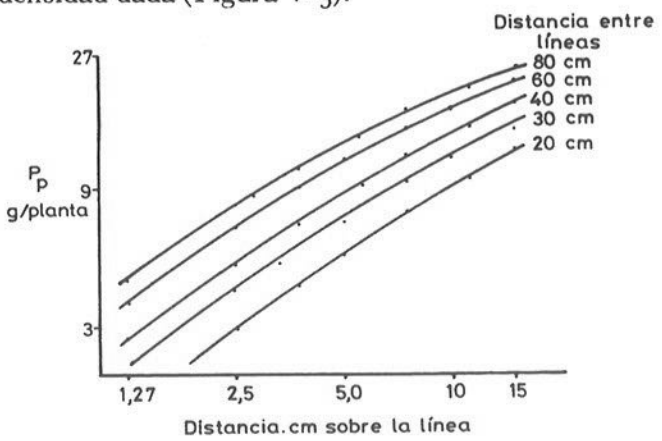


Figura V-3. *Logaritmo del rendimiento individual en relación al logaritmo del espaciamiento intralínea de acuerdo a varias distancias interlíneas; según Berry (1967), utilizando resultados de Wiggans (1939).*

Al considerar las características anátomo-morfológicas de la planta, se puede predecir o suponer que ciertos modelos de ordenamiento en densidades excesivamente bajas, dejen espacio desocupados, ya sea de la parte aérea o subterránea. Ello ocurre cuando la distancia entre líneas es muy grande. Una distribución muy desuniforme puede significar una excesiva interferencia negativa de los organismos ubicados sobre la línea, en tanto que la interferencia entre líneas puede ser demasiado baja. El resultado final es la sobreutilización del espacio entre líneas, lo cual conjuga, en ambos casos, en una disminución de los rendimientos.

El peligro de afectar la productividad poblacional por la subutilización derivada de la distribución desuniforme del cultivo es mayor en densidades bajas que en las altas, especialmente cuando la desproporción de las magnitudes de los ejes es demasiado grande.

La importancia de aumentar la densidad poblacional simultáneamente con mejorar la calidad del ambiente, a través del aumento en las disponibilidades de recursos, ha sido comprendido por los agricultores. Los resultados obtenidos en un concurso de maíz (INIA, 1972) demuestran una extraordinaria semejanza entre la información proveniente de los resultados experimentales y los de los agricultores. En la Figura V-4 se observa, sin embargo, una diferencia notoria, puesto que los resultados de los agricultores fueron superiores a los de las parcelas experimentales, aunque con igual tendencia.

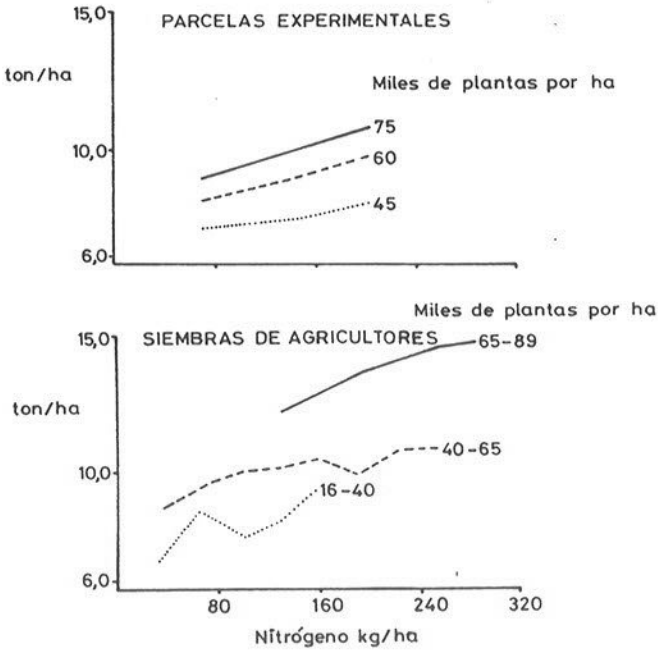


Figura V-4. *Rendimiento del maíz (ton/ha) y dosis de nitrógeno aplicada (kg/ha) en cultivos de maíz de agricultores y en parcelas experimentales (INIA, 1972).*

La relación que existe entre el rendimiento individual y poblacional del maíz cultivado en densidades variables puede ser mejor comprendido a través de los resultados de la Figura V-5. En la mayoría de los estudios de terreno sólo se determina la densidad, que en la práctica optimiza los rendimientos de cada especie o variedad, pero no se pretende clarificar el principio a través de la obtención de funciones generales.

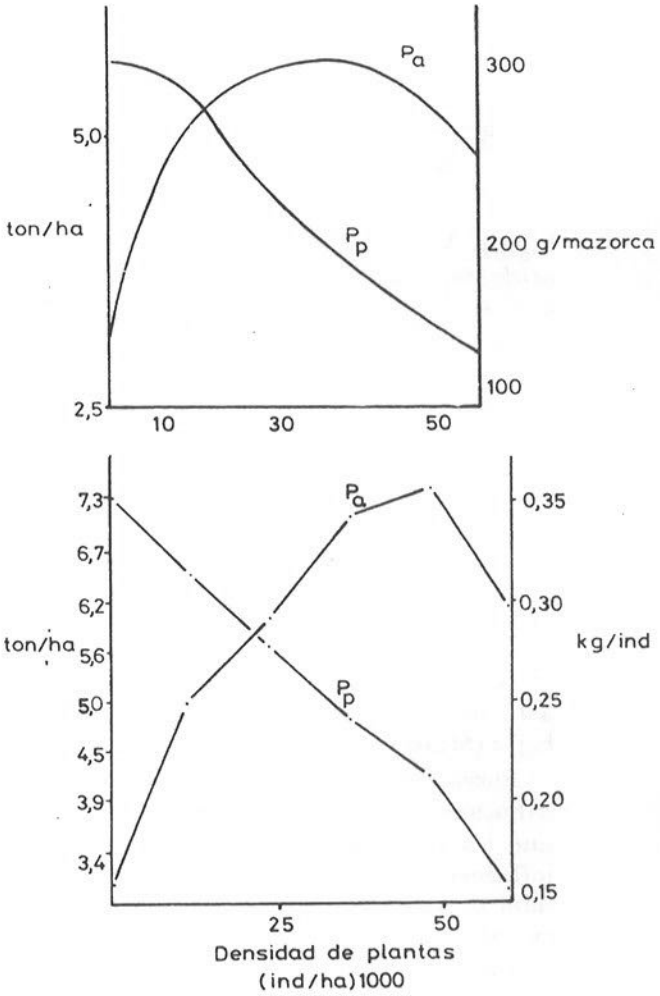


Figura V-5. *Relación parabólica de productividad poblacional (P_a) del maíz (ton/ha) calculado para nueve híbridos y tres niveles de nitrógeno. Se presenta además la productividad por mazorca según Lang, Pendleton y Dungan, 1956. La figura inferior presenta el mismo tipo de relación en suelos altamente productivos (Duncan, Lang y Pendleton, 1958).*

Pendleton y Seif (1961) encontraron que las curvas de producción de genotipos de maíz con el gene brachytic 2, que produce plantas enanas, con internudos más cortos, son similares a las curvas de densidad obtenidas con plantas normales. Un aumento exagerado de la densidad produce una disminución en el peso de la mazorca, en el por-

centaje de proteína y en el porcentaje de mazorcas. En general, los rendimientos del maíz enano no se elevaron considerablemente al elevar las densidades poblacionales muy por sobre la que se recomienda con plantas de estatura normal. El contenido de aceite también disminuye al aumentar la densidad de plantas (Lang, Pendleton y Dungan, 1956).

En la práctica es posible calcular la densidad de plantas que se obtendrán en un cultivo, conociendo la distancia inter e intralíneas; y el porcentaje de germinación de la semilla, empleando gráficos semejantes al presentado en la Figura V-6 (Boyle y Johnson, 1968).

Además del maíz, otros cultivos tales como cebolla, remolacha, rabanito, zanahoria, alfalfa y varios otros, no presentan mecanismos que les permitan aumentar vegetativamente su densidad poblacional. Su densidad, sin embargo, puede disminuir al aumentar la mortalidad, lo que ocurre, especialmente cuando la densidad inicial es excesiva. En otros aspectos estos cultivos no se asemejan al maíz, ya que el producto final o cosecha proviene del tejido vegetativo de la planta.

El cultivo de la maravilla o girasol *(Helianthus annus)* es, en muchos aspectos, análogo al del maíz. Los resultados del Cuadro V-2 indican que al aumentar la densidad de plantas disminuye el diámetro de los capítulos y el de los tallos; el peso de las semillas se hace también menor, pero aumenta el contenido de aceite. El rendimiento de granos, como asimismo, el del aceite, expresados en base a la superficie, también aumenta al elevar las densidades de siembra (Jul, Astorga y Barahona, 1950).

Cuadro V-2. *Densidad poblacional de maravilla o girasol* (Helianthus annus) *de la variedad Gray Striped sembrada en líneas distanciadas a 0,8 m. y su efecto en los rendimientos y en las características individuales (Jul, Astorga y Barahona,* 1950).

Densidad de plantas	*Distancia sobre la hilera*	*Diámetro capítulo*	*Diámetro tallos*	*Peso 1000 frutos*	*Contenido aceite*	*Rendimiento*	
						Semilla	*Aceite*
ind/ha	---------cm---------			g	%	qq/ha	kg/ha
83333	15	16,1	2,4	71,5	30,3	31,9	967
41666	30	18,9	2,7	80,9	26,1	28,3	710
20833	60	24,2	3,4	108,3	26,2	28,7	752
15625	80	26,8	3,9	115,3	25,7	26,0	668

Cultivos con reproducción vegetativa.

Cereales pequeños

Los cereales macolladores, tales como el trigo, cebada, avena y sorgo, reaccionan de manera diferente que el maíz y no existe una relación que sea aproximadamente rectilínea entre el número de semillas sembradas y el número de plantas. El cariopsis o semilla sembrada originalmente produce sólo una plántula, al igual que en el caso del maíz. Una proporción variable de las semillas muere o se destruye antes de germinar, en tanto que otras logran germinar y emerger; pero algunas de las cuales mueren posteriormente.

La magnitud de la tasa de mortalidad puede fluctuar dentro de márgenes muy amplios, pudiendo también existir interacciones positivas con la densidad. Cuando ello ocurre, la regresión entre la tasa de siembra y la densidad plantular no se presenta como rectilínea; pero presumiblemente este no es el caso que ocurre en la mayoría de los estudios.

La mayor diferencia que existe entre el maíz y los otros cereales ocurre al momento de la macolla, cuando se produce la reproducción vegetativa, en ese momento la tasa de natalidad vegetativa se hace dependiente con la densidad inicial de plántulas y con la capacidad sustentadora del medio. Ahora bien, si cada culmo es considerado como un individuo, se puede concluir que, dentro de ciertos límites, existe un mecanismo intrínseco regulador de la densidad (Figura V-7; Cuadro V-3).

El mecanismo autorregulador de la densidad que opera en trigo y en otros cereales es responsable del mejor ajuste de la población a la capacidad sustentadora del medio. Los estudios de dosis de siembra de este grupo de plantas presentan, en general, curvas con un alto margen de tolerancia (Letelier, 1950; INIA, 1972), lo cual significa que la dosis de siembra puede variar entre rangos muy amplios, sin que se altere considerablemente la densidad de plantas o culmos ni los rendimientos poblacionales. Resultados similares aparecen, también, en el trabajo de Stickler *et al.* (1961), quienes encontraron que en el rendimiento del cultivo no varía apreciable-

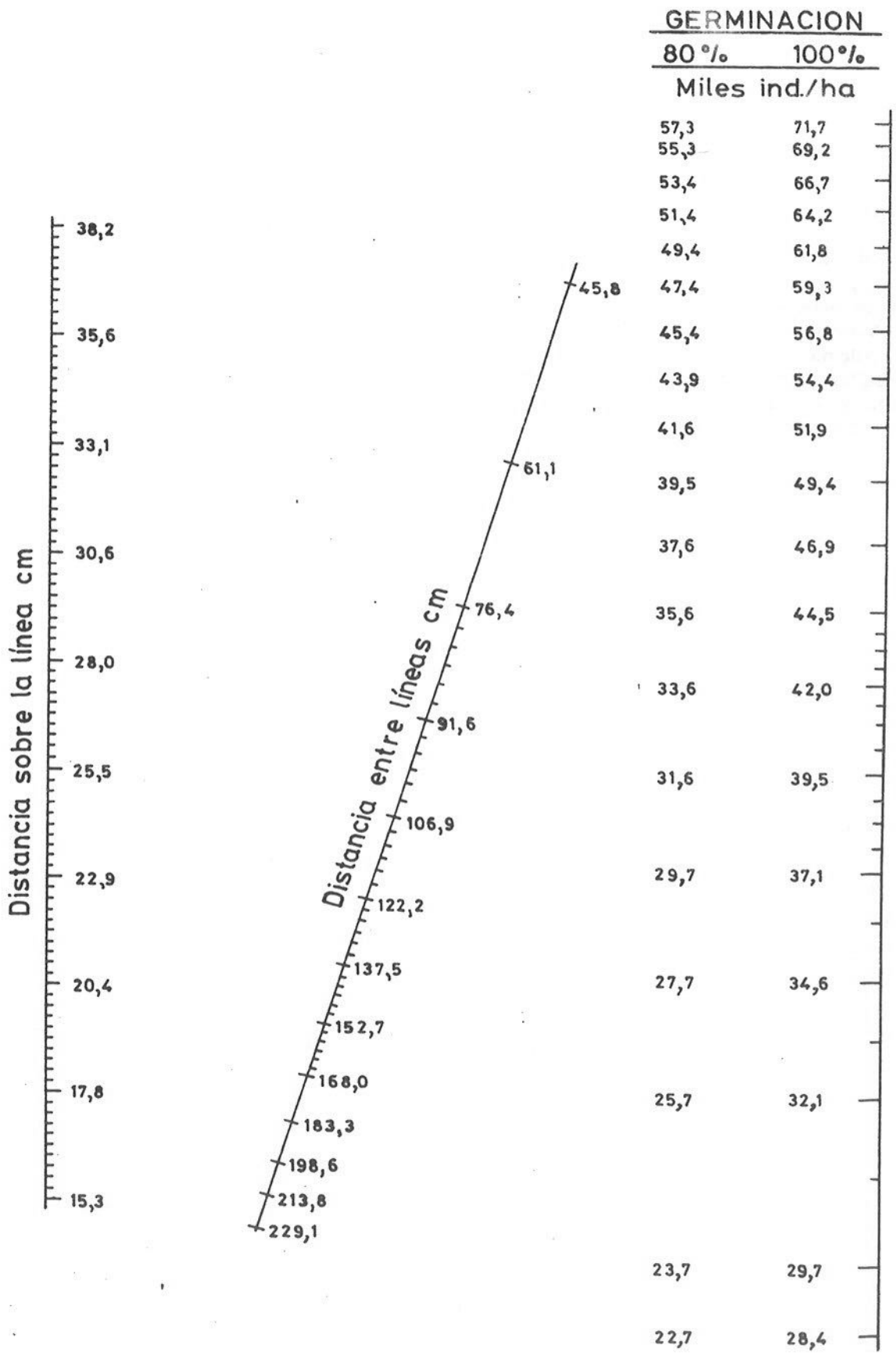


Figura V-6. *Gráfica de cálculo de densidad de siembra de maíz para ajustar la densidad de plantas, según el esquema de Boyle y Johnson (1968), modificado.*

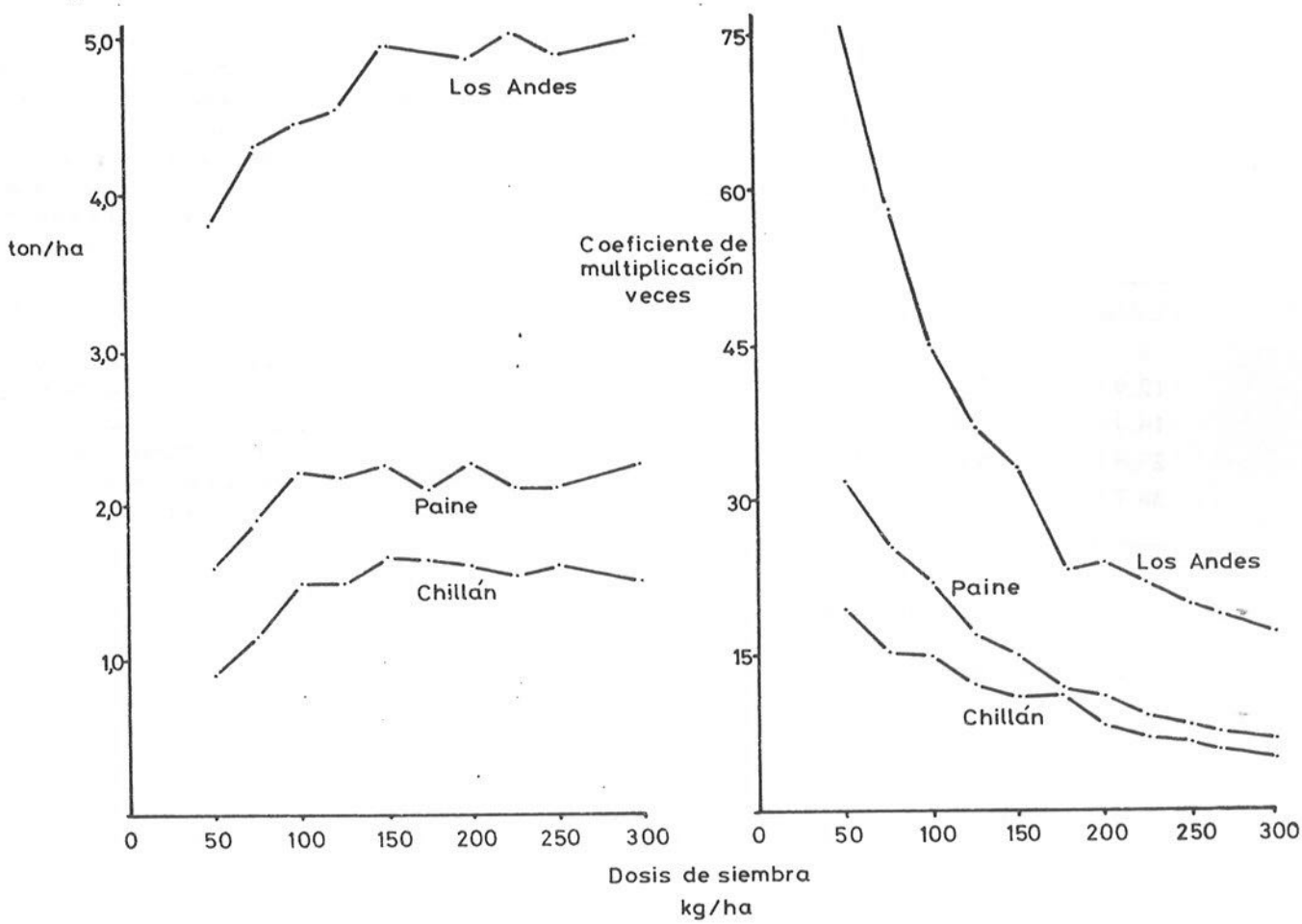


Figura V-7. *Dosis de siembra (kg/ha), rendimiento (ton/ha) y coeficiente de multiplicación del trigo en tres localidades de Chile central, según resultados de Letelier (1950).*

Cuadro V-3. *Rendimiento (ton/ha) de tres variedades de trigo de primavera en Chillán (INIA, 1972), de trigo de invierno y avena (Boyd, 1952) y de cebada (Jackson, y Page. 1957) al variar la densidad de siembra (kg / ha).*

Cultivar, trigo de primavera				*Trigo de invierno*		*Avena*		*Cebada*	
Dosis de	*Variedad. Rendimiento*			*Dosis de*	*Rendi-*	*Dosis de*	*Rendi-*	*Dosis de*	*Rendi-*
siembra	*Chifén*	*Toquifén*	*Lilifén*	*siembra*	*miento*	*siembra*	*miento*	*siembra*	*miento*
kg/h	---------ton/ha---------			kg/ha	ton/ha	kg/ha	ton/ha	kg/ha	ton/ha
40	2,37	3,82	4,20	90	2,19	78	2,13	112	3,51
80	2,87	4,16	4,80	123	2,29	123	2,30	168	3,51
120	3,04	4,51	4,35	157	2,29	190	2,47	224	3,56
160	2,76	4,54	4,98	190	2,23	247	2,41	280	3,60
200	2,90	4,68	5,13	224	2,13	291	2,35		

mente al modificar la dosis de siembra o la densidad de plantas, lo cual demuestra su capacidad de ajuste homostático modificando la tasa de macolla, simultáneamente con el número de semillas por espiga y el peso de las semillas (Cuadro V-4).

Cuadro V-4. *Densidad de plantas (ind/m²) y rendimiento (ton/ha) del cultivo del sorgo establecido en líneas a distancias variables (Stickler* et al., 1961*).*

Densidad	*Distancia entre líneas. m*			
	0,25	*0,50*	*0,76*	*1,01*
ind/m²	ton/ha			
9,7	5,1	5,3	5,3	5,0
12,9	5,4	5,5	5,7	5,4
14,4	5,8	5,5	5,9	5,5
25,8	5,6	6,0	5,7	5,5
38,7	5,5	5,4	5,7	5,3

Holliday (1960), resumiendo los resultados presentados en la literatura, especialmente los de Engledow (1926), Hudson (1941), Boyd (1952), y los de la Estación Experimental de Rothamsted (1946-1960), llegó también a la conclusión de que la curva típica de los cereales con reproducción vegetativa corresponde a los de la parábola con cima amplia y aplanada. Los resultados presentados por los autores citados y por muchos otros, en estudios con trigo, cebada, avena y sorgo concuerdan en demostrar que variaciones amplias en las dosis de siembra, sólo producen minúsculas variaciones en la productividad poblacional. Las pequeñas variaciones que se registran en los resultados al comparar dosis variables de siembra, a menudo, son sólo el producto de errores experimentales, ya que la densidad de culmos no varía o se modifica levemente. En todos estos estudios es preferible considerar como la unidad al culmo, con su inflorescencia y sistema radical propio.

La densidad de culmos no varía apreciablemente, con la dosis de siembra pues en último término está regulada por el ambiente, en especial por los recursos disponibles. La densidad final depende también del número de semilla sembradas, de la calidad de preparación de la cama de semillas, del tamaño de la semilla, de la fecha de siembra, de la especie y variedad, de las malezas y de otras pestes.

El coeficiente de multiplicación es la relación que existe entre el rendimiento de grano y la dosis de siembra.

$$\text{Coeficiente de multiplicación} = \frac{\text{Rendimiento de grano}}{\text{Dosis de siembra}}$$

Este coeficiente no es un buen indicador de la dosis óptima de siembra de este grupo de plantas pues el numerador sólo varía levemente, en tanto que el denominador varía dentro de rangos muy amplios. Los mayores valores del coeficiente de multiplicación corresponden a las dosis bajas de siembra, donde la densidad de culmos se satura, por lo cual, los rendimientos ya no aumentan.

La relación que existe entre el rendimiento y la dosis de siembra puede ser mal interpretada, debido a efectos indirectos de la densidad en los rendimientos. Uno de los casos específicos corresponde a la tendidura, que ocurre cuando se produce un aumento exagerado de la densidad de plantas, debido a una elevación de la capacidad sustentadora obtenida a través de la fertilización nitrogenada (Figura V-8). Estos resultados, sin embargo, no contradicen la conclusión general. Ella afirma que el aumento de la capacidad sustentadora del medio se compensa con requerimiento de una mayor densidad de organismos para alcanzar la máxima productividad. La tendidura es el resultado de una interacción negativa, que debe ser corregida por los genetistas, además de incluirse otras prácticas culturales, especialmente la alteración de la época de siembra.

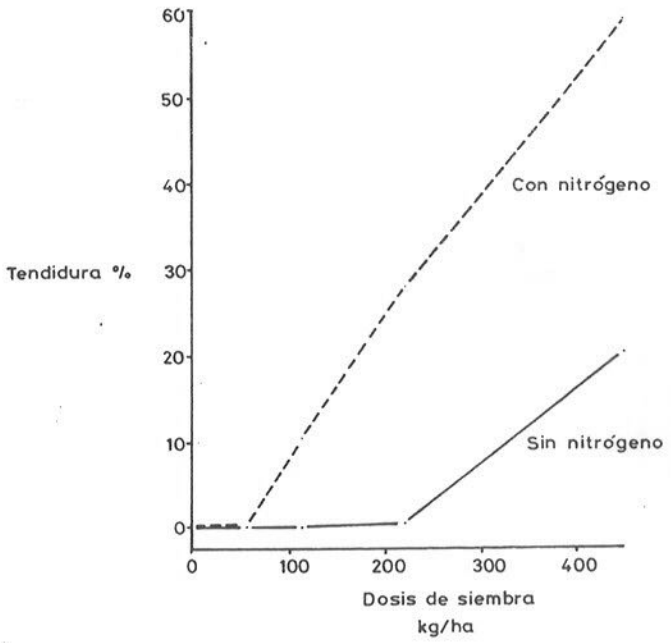


Figura V-8. *Dosis de siembra y tendidura de trigo de primavera no fertilizado, y en cultivo sometido a una aplicación de* 67 *kg/ha de nitrógeno, según resultados de la Universidad de Leeds, presentados por Holliday (*1960).

El máximo crecimiento vegetativo se produce en densidades mayores que al máximo rendimiento de los órganos reproductivos (Figura V-9), y sigue una curva diferente a la calculada para el coeficiente de multiplicación.

$$\text{Coeficiente vegetativo} = \frac{\text{Rendimiento vegetativo}}{\text{Dosis de siembra}}$$

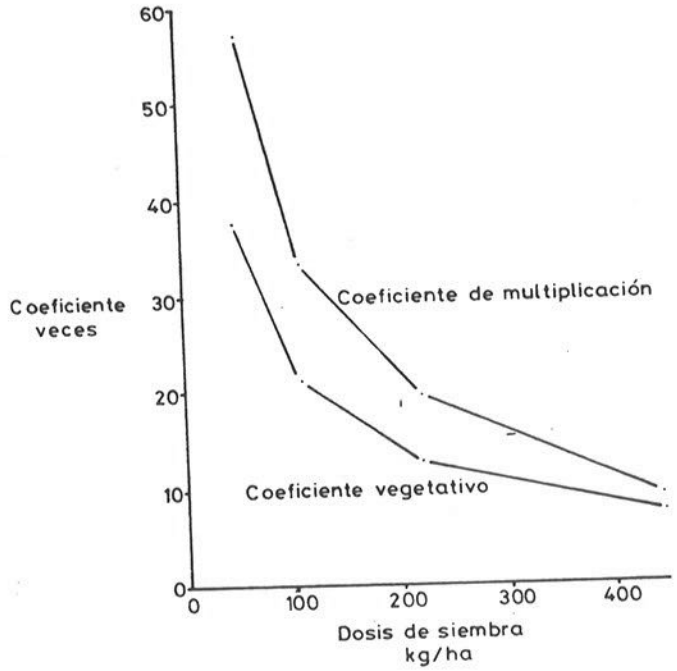


Figura V-9. *Coeficiente vegetativo y de multiplicación del trigo de invierno, según resultados de la Universidad de Leeds, presentados por Hollyday (1960).*

Ishii, Tsunoda y Machida (1972) estudiaron el efecto de la desuniformidad de plantación en el rendimiento de los cultivos de cereales. Llegaron a la conclusión que la tasa de compensación del crecimiento aumenta al incrementar la densidad y el grado de desuniformidad. La competencia de cultivos plantados en grupos, como el arroz, se produce entre grupos vecinos y entre individuos dentro de un mismo grupo. La competencia total es la suma de la competencia intra e intergrupos

$$\log \frac{I(1)}{P(n)/n} = \log \frac{I(1)}{I(n)/n} + \frac{\log I(n)}{P(n)}$$

donde I(n) es el peso del grupo aislado cuyo número de individuos es n, y P(n) es el peso seco del grupo en la población.

Los autores lograron calcular la competencia de acuerdo a esta ecuación en poblaciones de arroz establecidas en densidades variables. La competencia intragrupo aumenta al aumentar el número de individuos por golpe. La competencia intergrupos aumenta también al aumentar la densidad de plantas. En el estudio de estos autores, a la distancia, entre grupos de 24 cm, el índice de competencia intergrupos excede al índice intragrupos. Lo opuesto ocurre, en la distancia de 36 cm. donde la competencia intragrupo excede a la del intergrupo, de manera que el punto de conversión está entre 24 y 36 cm.

Legumbres y otras plantas afines

Los resultados de Hodgson y Blackman (1965), obtenidos con habas *(Vicia faba)*, son indicativos del amplio rango de reacción de la población y de los individuos o segmentos de ellos. Al aumentar o disminuir las disponibilidades de espacio de los individuos, ocasionados por cambios en la densidad poblacional, se genera una cadena de cambios en los organismos que pueden finalmente concluir en la adaptación y ajuste de cada organismo a su medio. Los mecanismos de ajuste de los organismos al medio pueden ser de naturaleza muy variada, incluyéndose su morfología, anatomía y fisiología.

La población de *Vicia faba* en referencia, presenta cierta capacidad autorregulatoria dentro de rangos de adaptabilidad fluctuantes al variar su densidad. La capacidad plástica de los organismos les permite ajustarse a ambientes individuales diferentes, que tienen su origen en la subdivisión del recurso total disponible para la población, en un número mayor de fracciones. Los resultados presentados en el Cuadro V-5 indican que a medida que los recursos disponibles per cápita se reducen, disminuye simultáneamente su tamaño individual y el de algunos de sus órganos, especialmente, el peso de la planta, el largo y el número de tallos, capis, semillas, flores y nudos.

El rendimiento de semilla por unidad de superficie aumenta sólo levemente al aumentar la densidad poblacional. Los componentes de las plantas que se reducen en tamaño a medida que la densidad aumenta sufren, sin embargo, un incremento considerable en el número de unidades, expresado en términos de superficie. El número de tallos, vainas, semillas, flores, vainas inmaduras, nudos florales, número de nudos portadores de vainas en maduración, aumenta con la densidad.

Uno de los atributos del organismo presenta, sin embargo, una plasticidad mínima o simplemente no cambia con la densidad, y éste es el peso de la semilla, que permaneció constante, a pesar de la sextuplicación de la densidad. A este respecto, la plasticidad seminal está regulada por otro mecanismo, el número de semillas por planta o por unidad de superficie. En general, el tamaño seminal es una de las características menos variables, ya que es la resultante de un largo proceso evolutivo de adaptación al medio. El tamaño seminal está relacionado con las características del sitio de germinación y con la germinación ecológica o proporción de las semillas que germinan en el ambiente natural donde la población se desarrolla. La reducción excesiva del tamaño significaría el fracaso de la reproducción de la población. Por eso, en la mayoría de las poblaciones, al reducir las disponibilidades de recursos per cápita, se reduce en proporción aproximadamente equivalente el número de semillas,

Cuadro V-5. *Relaciones entre densidad (ind/m²), morfología y producción de semilla en el cultivo de habas* (Vicia faba) *según resultados de Hogdson y Blackman (1965).*

Características	Por unidad individual					Por metro				
	Unidad	Densidad poblacional				Unidad	Densidad Poblacional			
		Muy baja 10,9	*Baja 22,4*	*Media 45,8*	*Alta 57,2*		*Muy baja 10,9*	*Baja 22,4*	*Media 45,8*	*Alta 57.2*
Rendimiento de semillas (g)	por planta	24,8	13,6	7,3	5,3	por m	291	305	331	355
Número de tallos	por planta	1,88	1,23	1,01	1,00	por m	20,5	27,6	46,2	67,2
Número de vainas	por tallo	7,48	6,47	4,34	3,23	por m	153,3	177,9	200,5	217,0
Número de semillas	por vaina	2,86	2,72	2,57	2,47	por m	438	483	515	536
Peso de la semilla (g)	por semilla	0,69	0,69	0,69	0,69	—	—	—	—	—
Número de flores	por planta	121,7	64,7	36,8	22,7	por m	1326	1449	1685	1525
Número de flores	por tallo	60,6	52,0	36,2	22,6	—	—	—	—	—
Número de vainas inmaduras	por tallo	23,3	23,0	15,2	10,4	por m	478	634	702	699
Flores formando vainas maduras	porcentaje	12,9	13,1	12,3	14,2	—	—	—	—	—
Número de nudos florales	por planta	10,72	9,79	7,86	6,14	por m	117	219	360	413
Número de flores	por nudo	5,64	5,30	4,59	3,67	—	—	—	—	—
Número de nudos con vainas inmaduras	por planta	8,85	8,35	6,90	5,15	por m	96	187	316	346
Número de nudos con vainas maduras	por planta	4,01	3,58	3,61	2,38	por m	44	80	165	160

y sólo se modifica muy levemente el tamaño de éstas. La constancia del tamaño seminal, según Harper (1961), no es otra cosa que una situación muy marcada de homostasis fisiológica. La constancia del tamaño está relacionada con la cantidad de semilla producida y con las características de los sitios de germinación disponibles en el ecosistema donde la plántula se establece.

Resultados similares, pero con menos detalle, del cultivo de fréjoles, arvejas y fréjoles soya aparecen en los trabajos de INIA (1972), Reynolds (1950), Rowlands (1955), y Fontes y Ohrlogge (1972). Foote y Jackobs (1966) trabajando con *Cassia fasciculata y Lespedeza stipulacea* encontraron también que al aumentar la densidad, la productividad poblacional aumenta, mientras la productividad individual disminuye (Figura V-10).

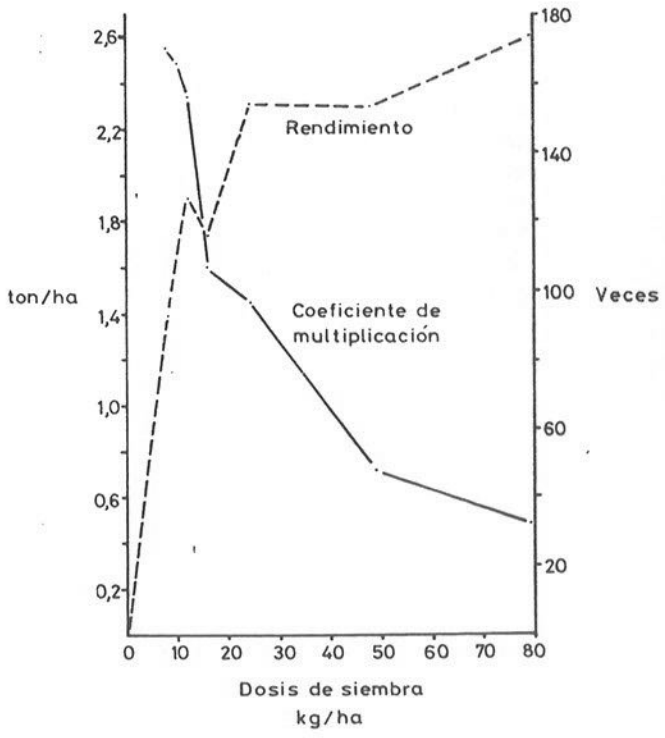


Figura V-10. *Rendimiento por hectárea y coeficiente de multiplicación de fréjoles, cultivar arroz, en Santiago (INIA, 1972).*

Cultivos de tubérculos. Papa

El cultivo de la papa se diferencia de otros analizados en que el producto que se cosecha corresponde a órganos vegetativos de la planta, aunque de hecho corresponde a elementos de reproducción y de almacenamiento.

En los párrafos anteriores se ha afirmado que el grado de plasticidad de los órganos vegetativos es mayor que el de la semilla propiamente tal.

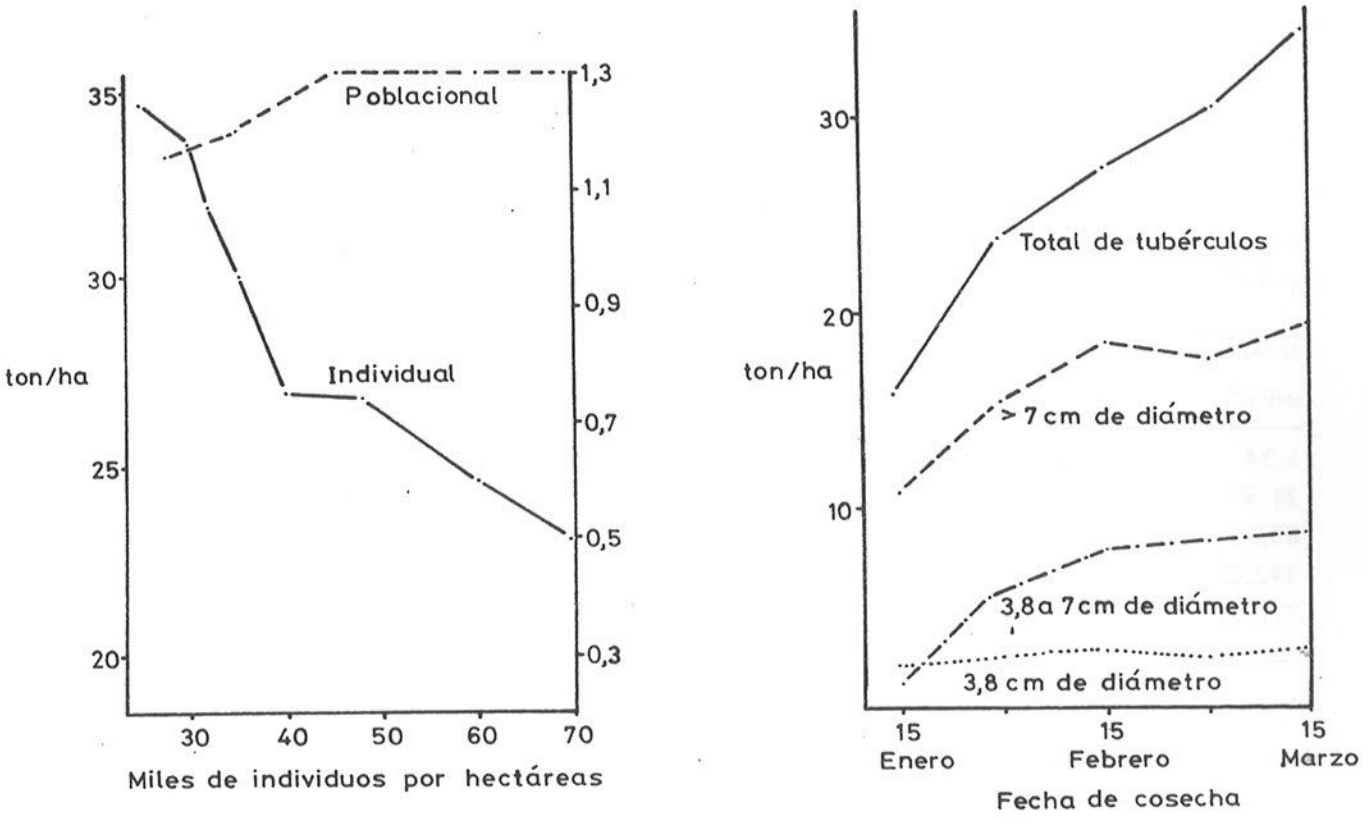


Figura V-11. *Rendimiento individual y poblacional de la papa en Santiago, al momento de la cosecha final (izquierda) y rendimiento por calibre (cm de diámetro) en relación a la fecha de cosecha en Puerto Octay, Llanquihue. (INIA, 1972).*

De ahí, que la calidad del producto evaluado, considerando la proporción de calibres del tubérculo, es a menudo más importante que el rendimiento total de la cosecha (Figura V-11). El tamaño y la proporción de calibres del tubérculo es no sólo la resultante de la interferencia intraespecífica de las plantas, sino que también es el producto de la interacción genotípica del cultivar empleado.

Los cultivos, cuyo producto final son los órganos vegetativos, deben ser cosechados en épocas y etapas de desarrollo diferentes de acuerdo a la calidad y cantidad de la cosecha que se desee obtener. Por eso el momento de cosecha no está tan bien definido como en aquellos productos cuyo producto final son frutos, los cuales se cosechan frecuentemente en su madurez.

El grado de interferencia intraespecífica en los cultivos cuyo producto final son los órganos vegetativos varía con su etapa de desarrollo y crecimiento acumulado, y por ello, la densidad óptima del cultivo debe incluir en sus cálculos la definición del momento de la cosecha. En general, puede afirmarse que cuando la cosecha se hace en las etapas inciales de desarrollo, la densidad necesaria para mantener el grado óptimo de interferencia debe ser mayor que cuando la cosecha se hace más tardíamente.

Pastizales

En gramíneas, peces y otros organismos de tamaño adulto indefinido la interferencia intraespecífica se analiza frecuentemente conforme a la dominancia en lugar de la densidad. La razón de ello es que resulta difícil de determinar en la práctica que es en verdad un individuo, ya que, a menudo, tienen tamaño y forma indeterminada. Tanto desde un punto de vista teórico como práctico parece preferible considerar como la unidad a cada tallo, brote o culmo, ya que de hecho crecen de una manera más bien independiente, con su propio sistema radical, foliar y vascular, pero manteniendo algunas conexiones entre los organismos o unidades que constituyen la colonia.

Singh (1952), Davis (1954), Toosey (1958), Hollyday (1960), y Salisbury (1942) han discutido el significado de la unidad o individuo. Cualquier decisión que se haga al respecto, debe ser en cierta medida arbitraria ya que no existe un límite absoluto natural entre el organismo y la población. Diferentes autores le dan significados muy diversos a la unidad poblacional.

Thomas y Stepler (1970) hicieron un estudio para analizar la interferencia intraespecífica de dos gramíneas *Phleum pratense* (timoteo) y *Dactylis glomerata* (pasto ovillo). Los resulta-

dos se evaluaron a través de la medición de dos parámetros, el peso seco y el número de culmos, considerados en relación al número de plantas y por unidad de superficie. Los resultados del Cuadro V-6 demuestran que existe una plasticidad individual para adaptarse al ambiente limitado que debe ser compartido por un número variable de individuos. En el estudio en referencia se ha considerado como unidad a la champa o conjunto de macollas, que está constituida de un número variable de culmos.

Cuadro V-6. *Peso seco (g) y número de culmos (c) por planta y por unidad de área de dos especies de gramíneas (Thomas y Steppler,* 1970).

Densidad de plantas	*Phleum pratense*				*Dactylis glomerata*			
	planta		unidad área		planta		unidad área	
ind/m²	g	c	g	c	g	c	g	c
5,34	31,2	182,2	166,86	685	51,9	138.5	277,56	732,02
21,39	14,8	67,5	315,53	1444	26,6	57,0	569,03	1219,34
85,56	3,2	22,0	269,54	1882	7,3	20,5	624,65	1754,14
342,25	0,8	7,3	280,77	2498	1,4	7,8	479,18	2663,30
770,11	0,3	3,8	250,82	2663	0,6	3,7	446,56	2850,48

Los resultados presentados en el cuadro señalado indican que el aumento en densidad desde 5,34 a 770,11 plantas por metro cuadrado significó un aumento en peso seco desde 166,86 a 250,82 g en el caso *de Phleum pratense* y de 277,56 a 446,56 g en *Dactylis glomerata*. Ello indica que, a pesar de haberse aumentado en 144 veces la densidad, el aumento en peso correspondió solamente a 1,6 veces para ambas especies, lo cual confirma la hipótesis de que la plasticidad individual es mayor que la plasticidad poblacional. Las poblaciones deben adaptarse a ambientes limitados y este ajuste a las condiciones fijas del medio se logra con los organismos individuales. Ello es válido tanto para plantas como para animales a pesar de que los animales tienen, en general, un tamaño y forma más fijo que las plantas.

El peso individual de las plantas de *Phleum* se redujo a la centésima parte y algo menos el de *Dactylis*. La reducción en el número de culmos fue menos pronunciada que la reducción en el peso por culmo. El peso seco total, por unidad de área, aumentó considerablemente al aumentar la población, pero en densidades bajas el aumento fue mayor que en las altas. Así se tiene que, por ejemplo, un aumento de 16,05 ejemplares de *Dactylis* por m² al pasar de 5,34 a 21,39 plantas, significó un aumento de 481,32 g por unidad de área; mientras que un incremento de 427,84 de plantas al pasar de 324,25 ejemplares a 770,11 ejemplares por m², produjo un aumento sólo de 187,18. En el primer caso, la proporción de aumento fue de 160,44 g/ind; y en el segundo, de sólo 2,35.

En otro trabajo, Takasaki (1972) estudió la productividad de tres variedades de alfalfa *(Medicago sativa)*, cultivada en tres densidades poblacionales diferentes variables dentro de rangos muy amplios que van desde 25 a 2.500 individuos por metro cuadrado. Durante el primer año se observa una tendencia a producir cantidades levemente inferiores en las densidades más bajas; pero en los años siguientes, esta tendencia desaparece y todas las densidades producen aproximadamente igual, a pesar que las densidades mayores correspondían a una proporción de plantas cien veces superiores a la más baja (Cuadro V-7).

Plantas leñosas

Los resultados de los estudios de Gastó y Caviedes (1976) en un arbusto en condiciones de secano, se ajustan al modelo ya discutido. El estudio particular, al cual se hace referencia, se realizó en un arbusto, Sereno *(Artripex repanda)* y presenta algunas particularidades que lo hacen diferente de otros estudios. Una de las diferencias principales estriba en que los rangos de densidad fluctúan desde valores muy altos, superiores a los que se recomendarían en cualquier práctica adecuada de manejo de recursos, hasta valores muy bajos, donde los organismos crecen en forma prácticamente aislada. Ello significa que los resultados del mencionado estudio permiten calcular la curva completa de respuestas individuales y poblacionales en función de la densidad poblacional.

En los estudios analizados, se presenta información destinada a defender una hipótesis: que la máxima productividad individual se logra en las densidades menores. Holliday (1960 b) considera que teóricamente, mientras menor es la

Cuadro V-7. *Productividad de tres variedades de alfalfa cultivada en varias densidades de plantas (Takasaki, 1972).*

Variedad	*Densidad*	*Edad del cultivo: años*			*Total*
		1	*2*	*3**	
	ind/m^2	---------- kg/a** ----------			
Moapa	2.500	116,6	128,0	51,1	295,7
	625	106,7	128,0	49,4	284,1
	25	95,6	124,6	38,9	259,1
Rhizoma	2.500	131,3	127,2	48,7	307,2
	625	117,8	132,2	52,3	302,3
	25	108,7	129,9	49,9	288,5
Williamsburg	2.500	148,5	140,4	53,0	341,9
	625	133,9	148,2	53,8	335,9
	25	103,1	131,3	49,1	283,5

* sólo un corte
** a = área, corresponde a 100 m^2

densidad, mayor es el tamaño individual, el cual se maximiza en los organismos aislados. Esto puede ser el caso de algunas plantas, tales como árboles o arbustos ornamentales, que se han mejorado para vivir en forma aislada. En cultivos, sin embargo, no ocurre así, ya que han sido mejorados para crecer en poblaciones, y bajo tales circunstancias, los efectos positivos de la interferencia intraespecífica sobrepasan ampliamente los efectos negativos, que aumentan al aumentar la competencia por agua, luz y nutrientes.

En poblaciones con bajas densidades, tal como ocurre en la mayoría de los cultivos y ganadería, los efectos negativos de la competencia intraespecífica sobrepasan los efectos positivos originados en el mejoramiento del microambiente, especialmente del microhábitat. Esta es la razón por la cual los organismos que crecen aisladamente tienen tasas menores de crecimiento que aquellos que se hallan en densidades bajas, pero no en aislación, pues el efecto del mejoramiento ambiental, debido a la acción de la población sobre el medio es, en ese caso, superior al efecto deprimente de la competencia. Podría interpretarse diciendo que el comportamiento individual es la resultante de dos efectos antagónicos, uno de los cuales es negativo o competencia y el otro es positivo o mejoramiento microambiental. La resultante es la curva del comportamiento individual.

Este mismo tipo de curva se presenta para otros grupos de organismos para los cuales la tasa inicial de aumento de la población en densidades muy bajas disminuye en relación a la que hay en densidades intermedias (Park, 1932; Allee *et al.* 1949; MacLagen, 1932). Ello evidencia el deterioro ambiental del medio al vivir en poblaciones demasiado bajas (Figura V-12).

Se ha afirmado que el tamaño individual de los organismos dentro de ciertos rangos de densidad, disminuye al aumentar su número. Sin embargo, si los componentes de la productividad se miden por superficie en lugar de por individuo, se detecta un aumento considerable de algunos de ellos en proporción a otros, lo cual es de importancia primaria en los ecosistemas antropogénicos donde sólo algunos tejidos son cosechados. La proporción de hojas, frutos y tallos se altera al aumentar el tamaño de la población, siguiendo curvas diferentes cuando se trata de distintas especies y densidades (Gastó y Caviedes, 1976). La relación entre el tamaño individual y poblacional aparece presentada en la Figura V-14. Los árboles frutales y forestales siguen curvas similares a las de *Atriplex repanda*, pero no existe una abundante información al respecto; el estudio de Elías y Ramírez (1973) realizados en naranjos, presenta resultados análogos a los ya discutidos y en especial a los calculados por Cubillos y Mott (1969) para ganado, presentados en las Figuras V-21 y por Riewe (1961) en la Figura V-16, los cuales se indican, en las Figuras V-13 y V-14.

Tamaño de la diséminula

El tamaño de la semilla influye indirectamente el grado de interferencia de la planta. Las semillas y

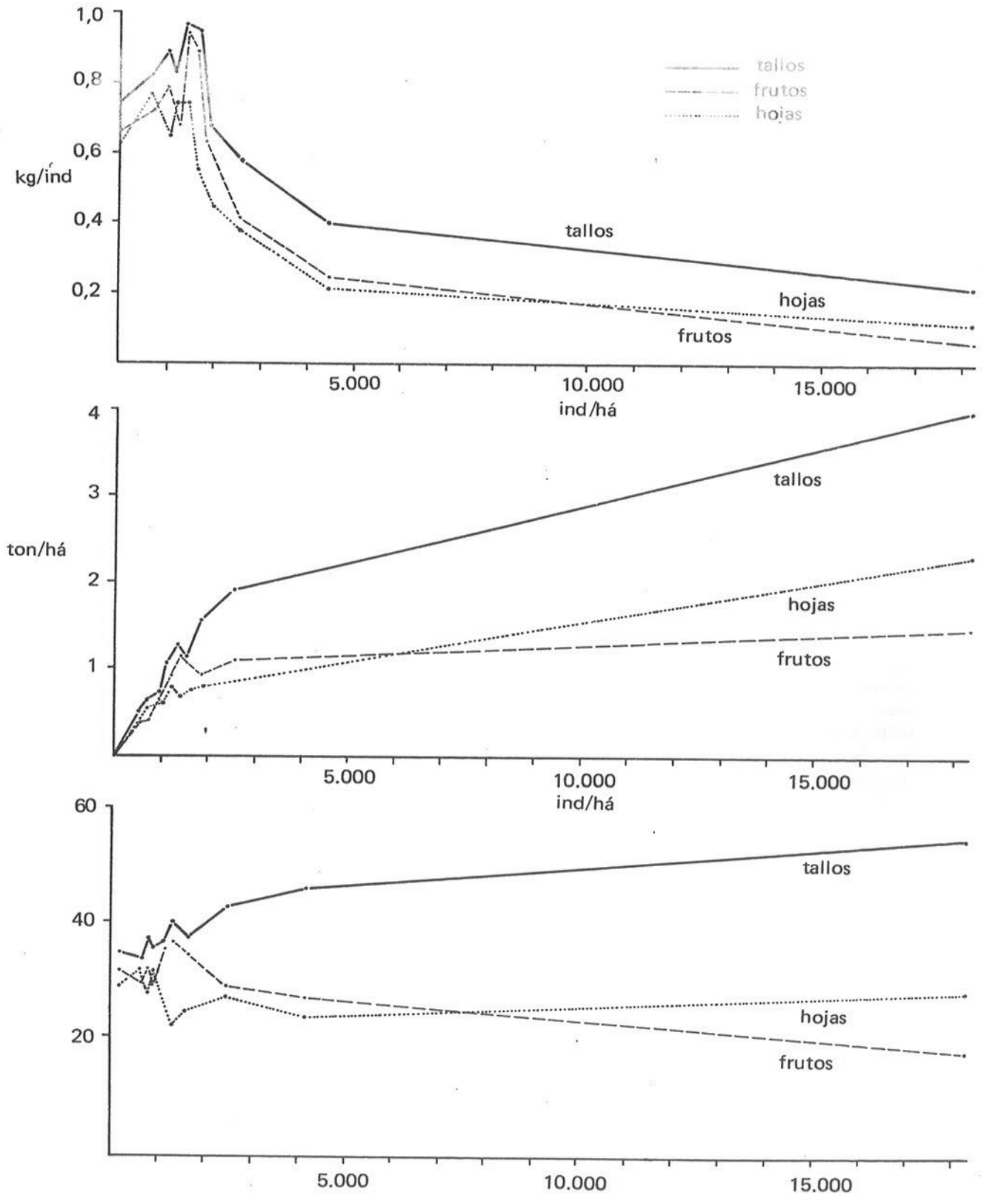
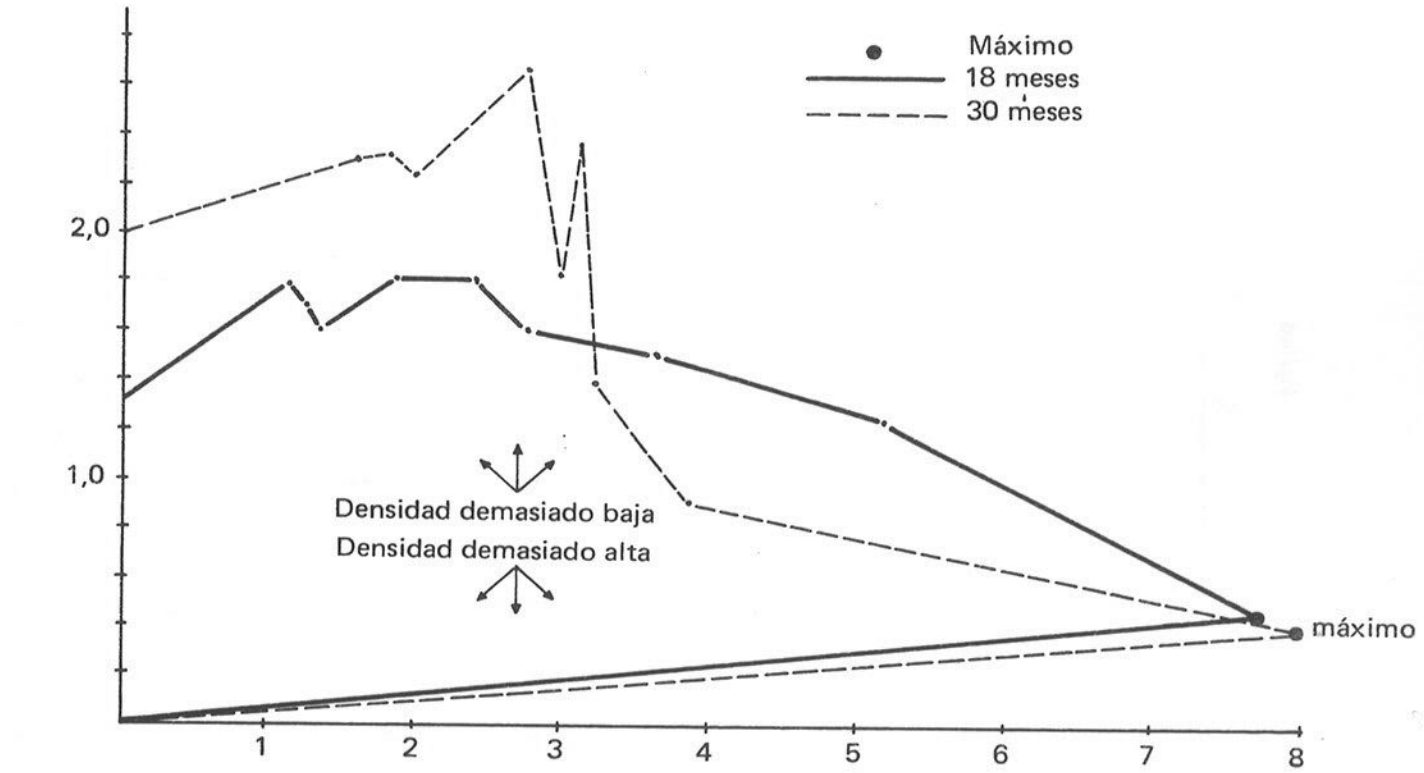


Fig. 5-12

Figura V-12. *Componentes de la productividad de una especie arbustiva* (Artiplex repanda) *sometida a diversas intensidades de interferencia intraespecífica: reacción individual, poblacional y porcentaje. Plantas de* 30 *meses de edad (Gastó y Caviedes.* 1976).



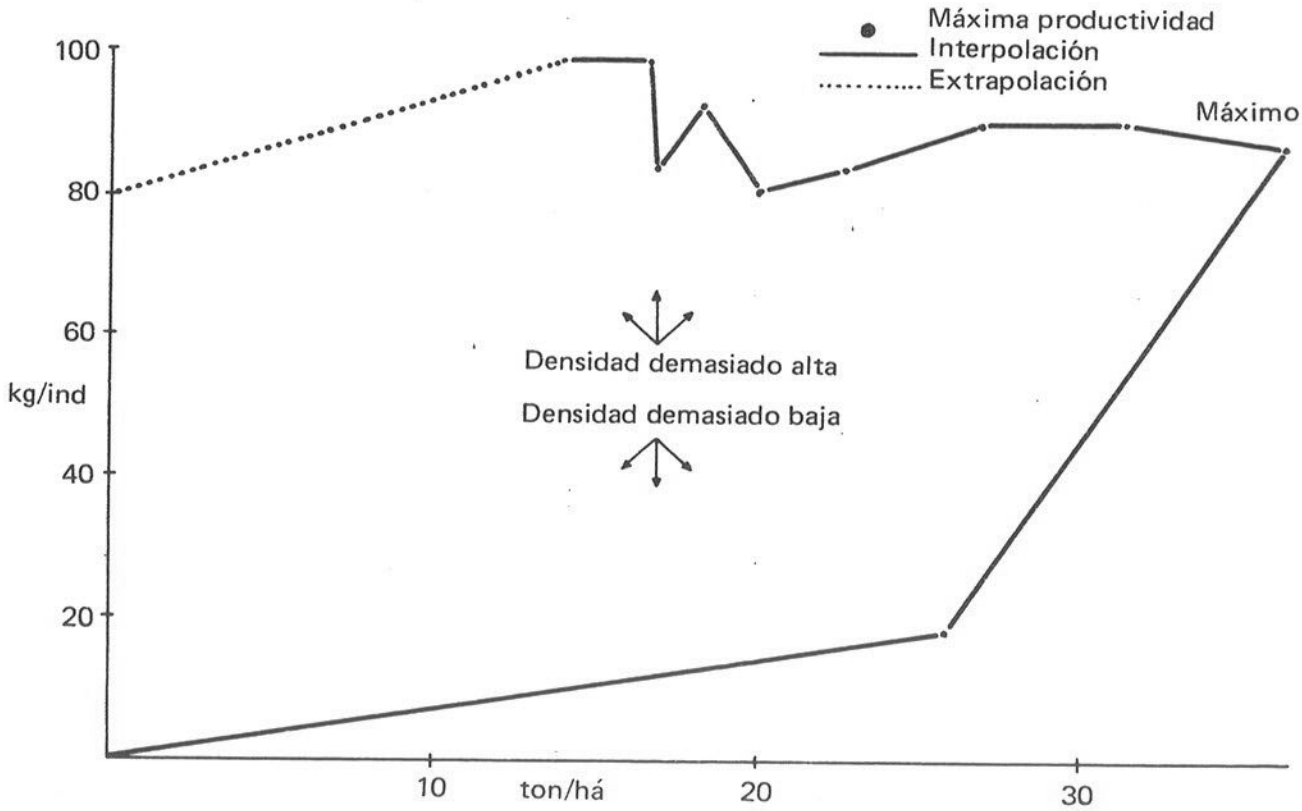


Figura V-13. *En el gráfico superior se presenta la relación entre el tamaño individual y poblacional de un arbusto forrajero de* 18 *y* 30 *meses de edad* (Atriplex repanda) *creciendo en varias densidades (Gastó y Caviedes,* 1976*). En el gráfico inferior se presenta la misma relación, pero en naranjos cultivar Valencia en Nuevo León, México (Elías y Ramírez,* 1973*).*

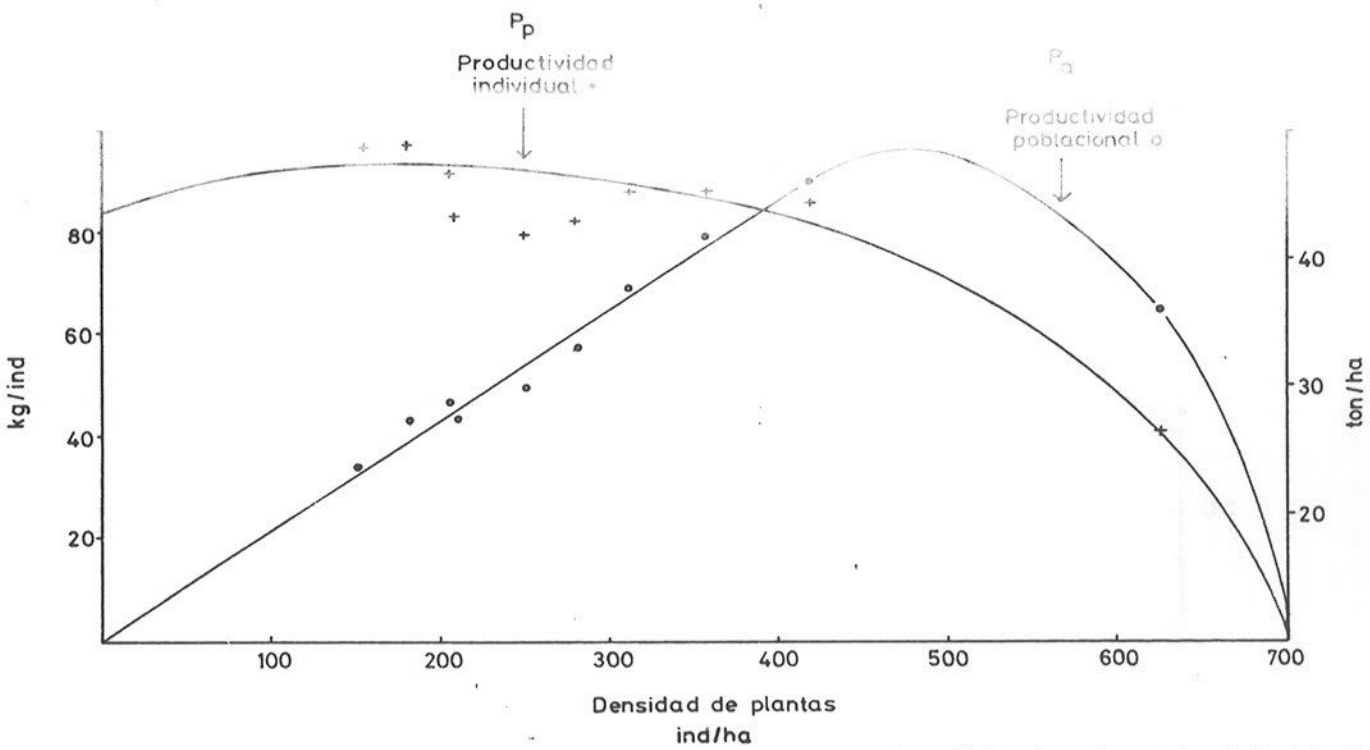


Figura V-14. *Relación entre la densidad poblacional de naranjos cultivar Valencia y la productividad individual y poblacional de naranjas en Nuevo León, México (Elías y Ramírez,* 1973).

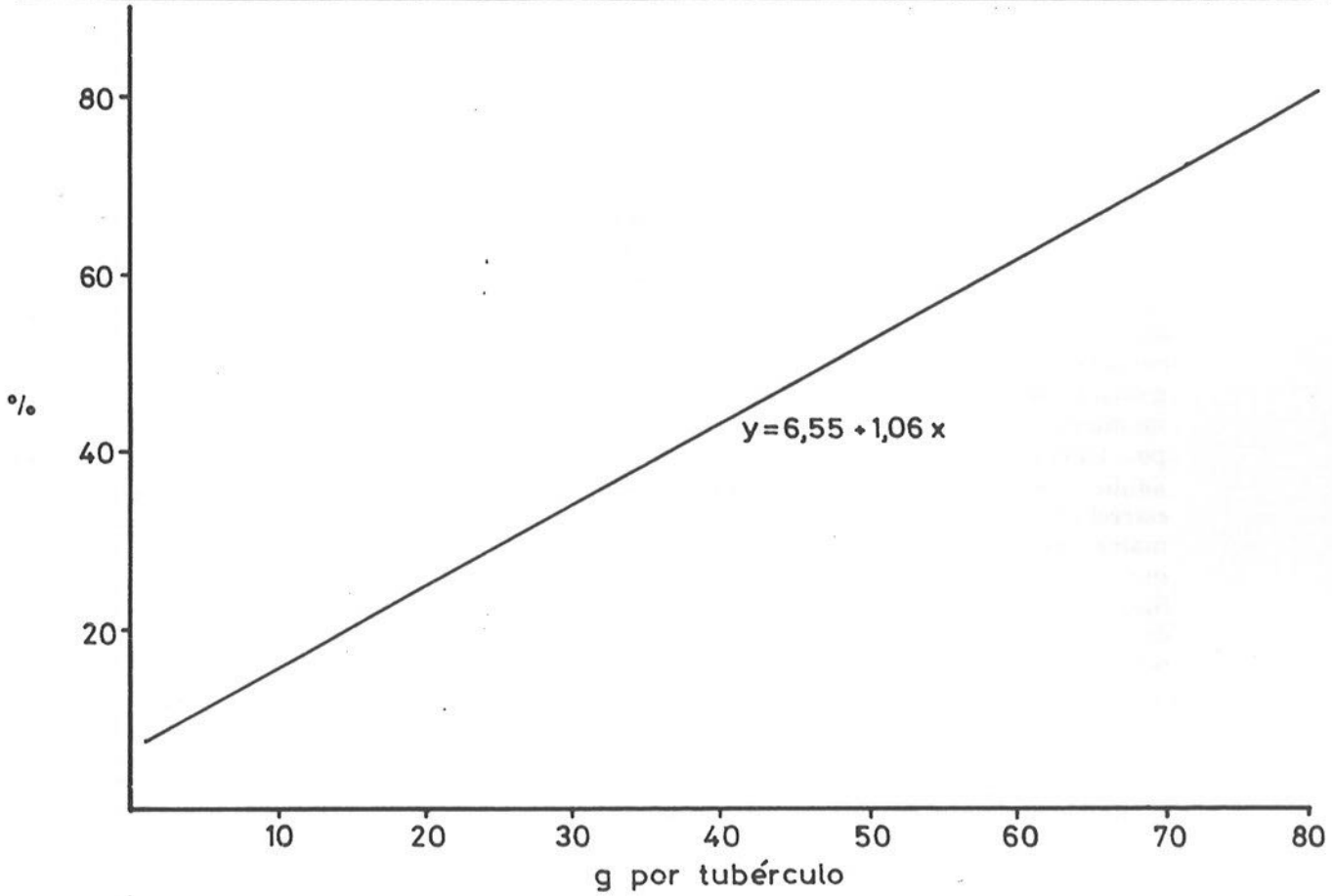
tubérculos de mayor calibre están relacionadas con la tasa de crecimiento de las plantas, especialmente en la etapa plantular. En general, las semillas de mayor tamaño producen plántulas de mayor tamaño, por lo cual su interferencia es también mayor (Figura V-15).

La interferencia intraespecífica puede ser modificada si el tamaño de las diséminulas no es uniforme (Fontes y Ohlrogge, 1972). Cuando ello ocurre, los organismos provenientes de las más grandes presentan ventajas competitivas sobre las más pequeñas, por lo cual, con el pasar del tiempo la diferencia entre los organismos se va haciendo cada vez mayor. Llevado esto a situaciones extremas, puede conducir a resultados donde los organismos originados de las diséminulas más pequeñas pueden quedar completamente suprimidos por aquellos provenientes de diséminulas más grandes.

Resultados específicos sobre esta materia aparecen en el trabajo de Black (1958), en relación a la interferencia del trébol subterráneo *(Trifolium subterraneum)* de diferentes tamaños iniciales de semilla. Dichos resultados indican que en la fitocenosis originadas en diferentes tamaños diseminulares, existe una disminución constante e intensa de las plantas originadas en semillas más pequeñas. La mayor tasa de mortalidad ocurre en las sinusias planturales provenientes de diséminulas de tamaño pequeño, en tanto que las provenientes de diséminulas de gran tamaño permanece inalterada.

En fitocenosis originadas en diséminulas de tamaño uniforme, el problema de registrar diversas tasas de mortalidad no existe, originándose así una situación completamente diferente. Bajo tales circunstancias, el aumento de la dosis de siembra es, en efecto, un aumento de la densidad de la población. La adaptación de los organismos es un problema de naturaleza anatómica y morfológica hasta que logran ajustarse por medio de su plasticidad al ambiente individual intrapoblacional. Las mayores tasas iniciales de crecimiento de los organismos disminuye a medida que la población progresa, ya que el factor limitante comienza a ser la competencia por luz, y agua, en lugar del tamaño original de la diséminula.

Cuando los tamaños seminales son diferentes, el mecanismo de ajuste de los organismos a la población es también diferente. Inicialmente, la interferencia entre plantas originadas en semillas de tamaños diferentes, hace que los organismos provenientes de las de mayor tamaño estén favorecidas, y con el transcurso del tiempo las diferencias aumentan hasta un punto en el cual la tasa de mortalidad de las más pequeñas se eleva considerablemente. En términos ecológicos, quiere decir que la densidad poblacional se reduce, por eso en agricultura se da tanta importancia a la uniformización del tamaño diseminular, lo



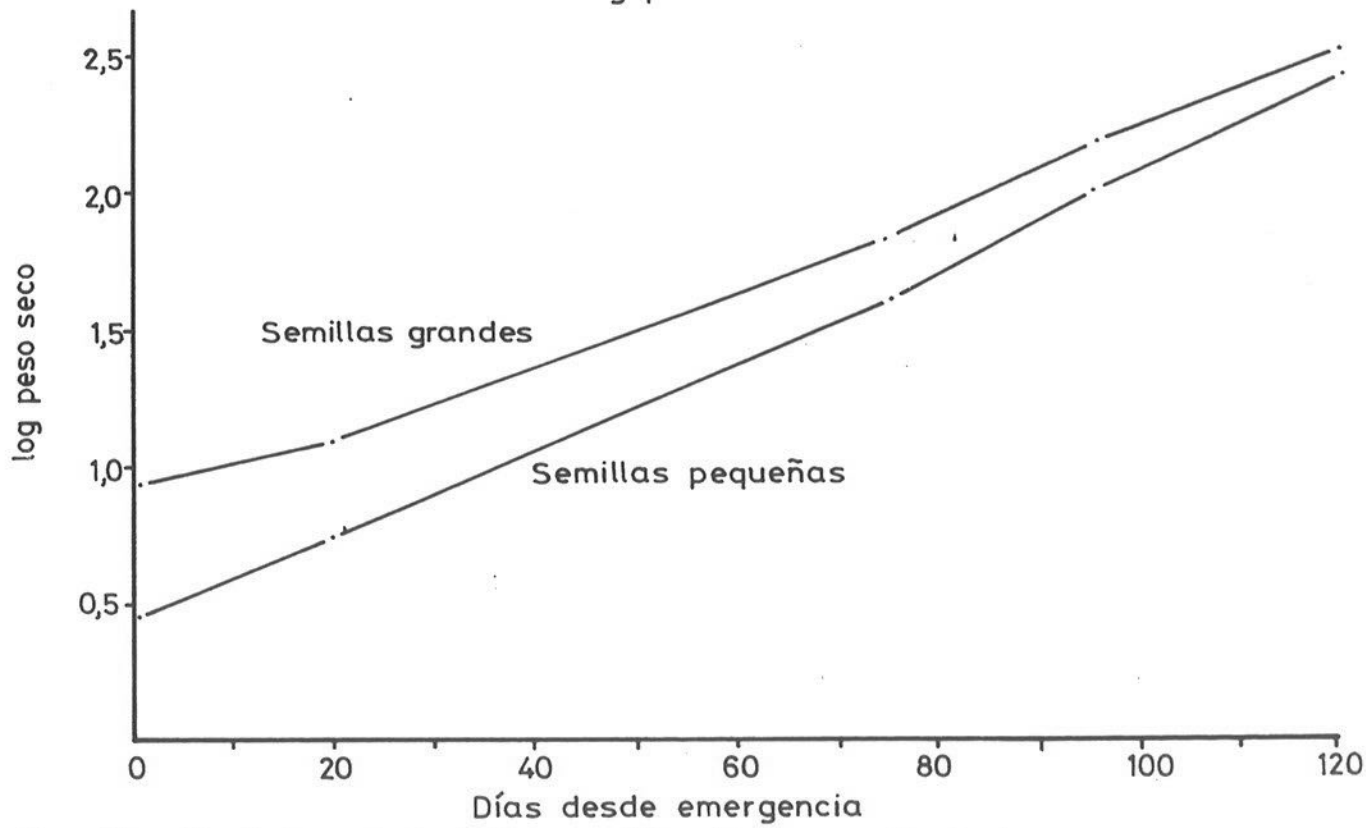


Figura V-15. *Rendimiento relativo de la papa, cultivar Ackersegen en Cautín, de acuerdo al tamaño del tubérculo, gráfico superior (INIA, 1972); y logaritmo del peso de la materia seca producida por* Trifolium subterraneum *en relación al tamaño de la semilla sembrada en iguales densidades (Lawson y Rossiter, 1958).*

cual puede constituir uno de los factores importantes en la regulación y obtención de productividades elevadas (Fontes y Ohlrogge, 1972).

Ganado

En algunos aspectos, los animales reaccionan de manera parecida a las plantas, pero otros se diferencian de éstas, aunque para su mejor comprensión es necesario distinguir entre dos grupos distintos de animales. En el primer grupo se encuentran aquellas especies constituidas por organismo de baja plasticidad individual tales como mamíferos, aves e insectos, que se caracterizan por tener un endo o exoesqueleto cuyo tamaño adulto es fijo o sólo varía dentro de márgenes muy estrechos. El segundo grupo de organismos animales, está representado por aquellas especies que no tienen un tamaño adulto determinado o fijo, por lo cual pueden continuar creciendo luego de alcanzar su madurez, tal como ocurre con los peces. En ambientes limitativos, su tamaño adulto puede detenerse en biomasas inferiores, mecanismo que les infiere un alto nivel de plasticidad.

La mayoría de los estudios con ganado han sido diseñados para analizar el efecto de la carga animal en el individuo, la población y en los otros componentes del ecosistema. En estudios ganaderos, en lugar de densidad, se emplea el término carga animal.

Al igual que en estudios de poblaciones vegetales, las cargas animales estudiadas no cubren el rango completo de posibilidades, que van desde el animal aislado en el sistema, hasta densidades excesivamente altas. Existe, sin embargo, diferencias que las densidades más elevadas alcanzan, frecuentemente, hasta los valores cercanos al máximo posible; pero las mínimas son aún demasiado elevadas. Además, dadas las dificultades de los estudios y sus costos, no se considera suficiente cantidad de puntos intermedios; por lo cual los segmentos inferiores y superiores de la curva no están corrientemente bien definidos.

En estudios con animales, carga animal puede referirse tanto a número de animales como a peso de éstos. En el primer caso, es una medida de densidad y en el segundo, de dominancia. La carga animal es una medida del número de animales, de unidades animales o de peso vivo del ganado que utiliza una pradera o pastura, pero no indica si la fitocenosis está siendo utilizada de acuerdo a su capacidad sustentadora o si se le está sobre o subutilizando. El término que indica la capacidad del pastizal de soportar una cierta carga animal, se denomina capacidad sustentadora.

$$\frac{\text{Unidades animales que utilizan una fitocenosis durante un período anual o mensual}}{\text{Productividad de alimentos de la fitocenosis}} = \text{carga animal}$$

$$\frac{\text{Productividad de alimentos de la fitocenosis}}{\text{Requerimientos de alimentos del animal}} = 1 = \text{capacidad sustentadora}$$

La carga animal asignada a una bioma pratense determinada, debe corresponder con la capacidad sustentadora de ésta, pues en caso contrario se está sobreutilizando o subutilizando, según se trate de cargas animales superiores o inferiores a la capacidad de pastizal. Al aumentar el número de animales o carga animal, disminuye el alimento disponible *per cápita*.

La productividad del pastizal también varía de acuerdo a la carga animal. Si la productividad del pastizal aumenta o disminuye y la carga animal permanece constante, la capacidad sustentadora del sistema y el alimento disponible *per cápita* también varía. El medio en el cual un animal o una población de animales vive es el ecosistema, siendo la zoocenosis una parte integrante de éste. En dicha forma, al igual que con las plantas, hay un ambiente poblacional y un ambiente individual. Los recursos y el hábitat es lo que en último término regula el número de animales.

Los animales obtienen su energía de las plantas obtienen su energía de las plantas puesto que no cuentan con un mecanismo fotosintetizador, siendo a su vez el animal mismo y su población el principal mecanismo regulador del ecosistema pratense. Debido a que el ecosistema reacciona holocenósicamente, cualquier cambio en el componente ganadero de la zoocenosis modifica, en último término, a toda la arquitectura y funcionamiento del ecosistema, incluyendo los recursos, el hábitat, el ecotopo, el resto de la zoocenosis y especialmente la fitocenosis.

La máxima eficiencia de utilización del ecosistema por una población de ganado se produce cuando la ingestión de recursos por el animal o vegetal ocurre sin la competencia de otras poblaciones. Los productos animales tales como carne, leche o lana calculados en términos de unidad de superficie, se incrementan al aumentar la densidad, pero el producto per cápita disminuye (Carter, 1966; Riewe *et al.*, 1963). Un estudio económico para determinar la carga animal óptima ha sido presentado por Hildreth y Riewe (1963).

Los resultados del Cuadro V-8 confirman las conclusiones relacionadas con rendimiento per cápita y por unidad de superficie.

Cuadro V-8. *Carga animal y productividad ovina en una pradera de Trébol subterráneo de (Trifolium subterraneum) y Ballica wimmera (Lolium rigidum) en Concón (INIA, 1972).*

Carga animal ovejas/ha	Pariciones %	kg de cordero		kg de lana	
		cada animal	ha	cada animal	ha
3	100	48	144	3,5	10,5
4	120	55	221	3,1	12,5
6	100	36	214	3,0	18,0

La influencia de la carga animal en el ecosistema puede ser evaluada en muchas formas. El efecto modificador va más allá del período o acción directa de utilización del pastizal, incluso después que éste ha cesado de ser empleado en pastoreo y comienza a ser utilizado con cultivos. El estudio presentado por INIA (1972) es indicativo del efecto residual de la carga animal en el rendimiento del trigo, luego que la pradera mixta de *Trifolium subterraneum* (Trébol subterráneo) y *Lolium rigidum* (Ballica Wimmera) cesó de ser utilizada por ovinos y fue parcialmente sembrada de trigo (Cuadro V-9).

Cuadro V-9. *Efecto residual de la fertilización fosfatada y de la carga animal en la productividad de materia seca, en Concepción (INIA, 1972).*

Carga animal ovejas/ha	Fertilización previa kg/ha de P_2O_5	Materia seca producida ton/ha	Rendimiento de trigo ton/ha
8	210	9,5	3,24
12	210	9,5	3,00
16	210	11,5	3,54
8	0	2,9	0,99
12	0	2,4	0,82
16	0	3,2	1,21

La relación que existe entre la densidad poblacional y la ganancia individual puede ser interpretada de acuerdo a la Figura V-16. En ella se presentan dos curvas que corresponden a las ganancias de peso por animal, al variar la carga animal, en praderas de *Lolium* y de *Festuca*. La tendencia de la curva expresa que con cargas animales muy bajas el producto por animal es mayor que en densidades altas. La reducción de la productividad individual es inicialmente gradual y de escasa significación, pero a medida

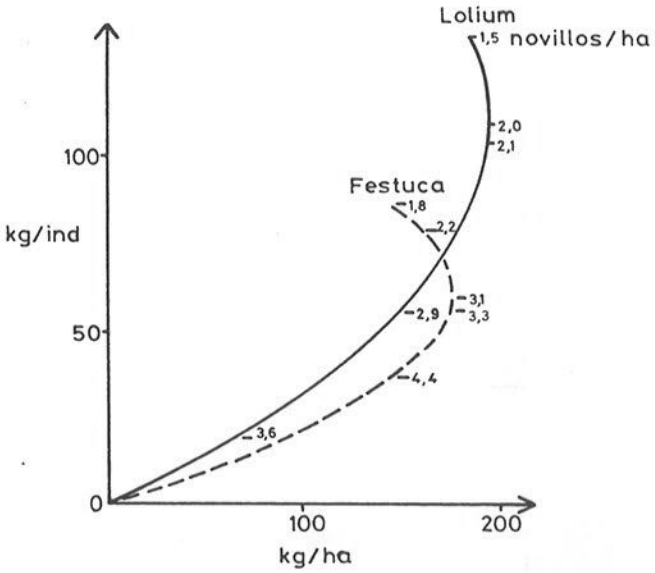


Figura V-16. *Efecto de la carga animal en las ganancias de peso vivo por individuo y por hectárea, según Riewe (1961).*

que la carga animal aumenta, la reducción se hace cada vez más pronunciada. En la primera parte de la curva, el aumento es aproximadamente rectilíneo y proporcional a la carga ya que los pesos individuales sólo disminuyen levemente. Luego, en cargas mayores la curva comienza a descender, pues las ganancias por individuo son mínimas, lo cual hace que sea cada vez menor el producto de éstos por la densidad.

La curva de variación del peso individual está relacionada con las disponibilidades individuales de recursos, en este caso, de materia seca digestible. El aumento de las cargas animales en sistemas con capacidad sustentadora limitada, significa menores disponibilidades per cápita.

Jones y Sandland (1974) presentan en su trabajo tres hipótesis que relacionan la carga animal con la ganancia de peso por animal, a saber: la cóncava de Peterson, Lucas y Mott (1965), la mixta cóncava-convexa de Conniffe, Browne y Walshe (1970) y la rectilínea (Figura V-17). En las dos primeras hipótesis se afirma que en densidades demasiado bajas, la ganancia por animal es máxima y constante, y que luego desciende hasta alcanzar el nivel de mantención. La tercera hipótesis es opuesta a las dos anteriores, pues sostiene que la reducción de la ganancia de peso por individuo es rectilínea, disminuyendo en igual proporción en todo su rango, al variar la carga animal.

Paladines et al., 1971, estudiaron en una pradera de falaris *(Phalaris tuberosa)* y trébol blanco *(Trifolium repens)* el comportamiento de cuatro cargas animales, correspondientes a 10, 15, 20 y 25 capones ovinos/ha donde se determinó la digestividad del forraje, el consumo y el mantenimiento del ganado.

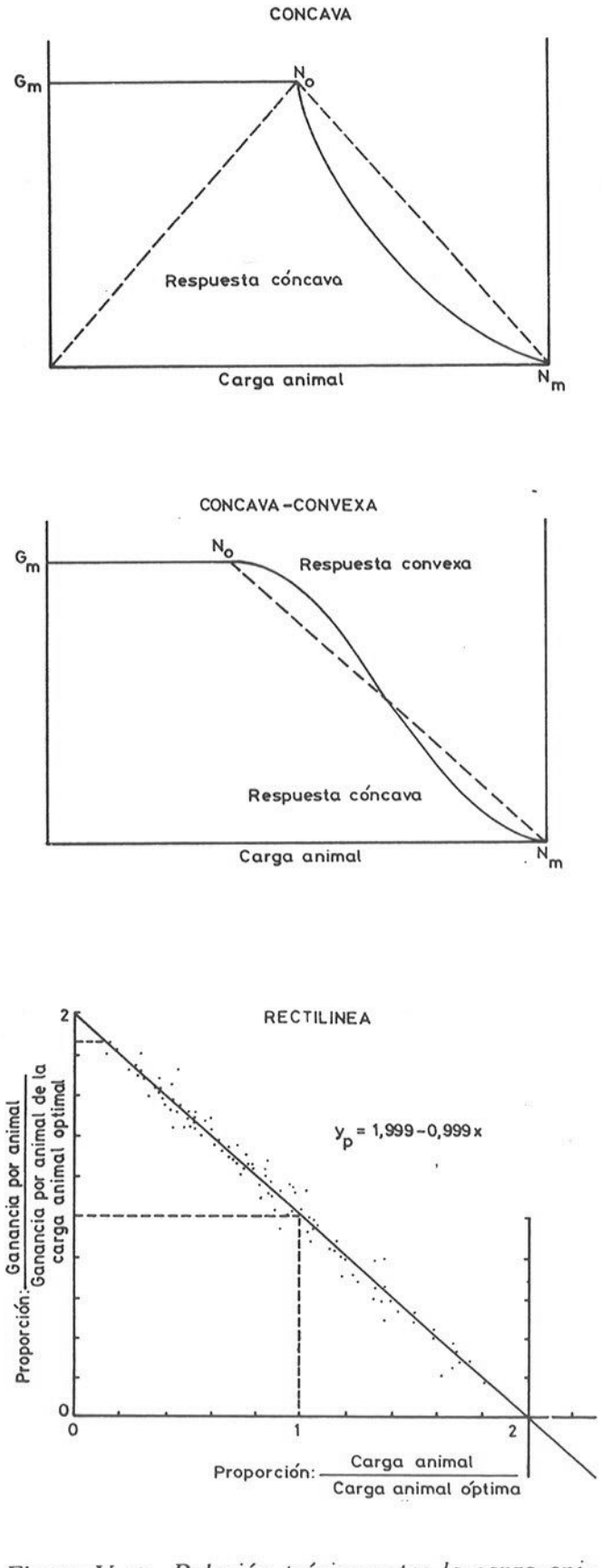


Figura V-17. *Relación teórica entre la carga animal y la ganancia por animal de acuerdo a tres hipótesis diferentes, según Jones Sandland (1974).*

La información obtenida del estudio permitió calcular la ecuación:

$Y = a\, W^{0,75}\, K^{G}$

donde

y = consumo

G = cambio diario de peso y

a y K = constantes.

El consumo de mantenimiento se calculó haciendo G igual a cero, y fue de 25, 29, 43 y 41g de materia orgánica digestible/$W^{0,75}$, respectivamente para las cargas estudiadas.

Los resultados del estudio de Hull, Meyer y Kromann (1961) con animales a pastoreo indican también que la máxima producción por animal no es una medida adecuada de la productividad, siendo más realista la producción por unidad de superficie. Las ganancias de peso animal, como asimismo la cantidad de forraje y la energía digestible consumida por animal, también disminuyeron. Sin embargo, expresado en términos de ganancia por unidad de superficie, los resultados son opuestos, y a medida que la carga animal aumentaba, la ganancia de peso vivo, la energía digestible consumida y el forraje consumido, también aumentaron; o sólo en cargas animales muy altas, la ganancia de peso vivo por unidad de superficie disminuyó (Figura V-18). Harlan (1968) y Launchbaugh (1957) también han realizado estudios con cargas animales, los cuales pueden ser consultados y comparados con los otros estudios expuestos, considerando que en términos generales se ajustan a curvas análogas.

Relaciones individuales y poblacionales

Las funciones generales que la literatura presenta para relacionar la densidad vegetal con la productividad individual corresponden a las curvas de la Figura V-19. En la figura se hace resaltar que existen dos tipos de mortalidad: fisiológica y ecológica. La mortalidad fisiológica ocurre bajo situaciones extremas donde al ambiente individual ya no es adecuado para el funcionamiento normal del organismo, lo cual sólo se presenta bajo condiciones extremas cuando el medio es demasiado adverso para los requerimientos del organismo, sobrepasando sus límites de tolerancia. La mortalidad ecológica, en cambio, ocurre cuando el medio no le proporciona a los organismos los requerimientos para su mantenimiento y desarrollo, lo cual corresponde a ambientes donde la tasa de cambio de la población en la biocenosis tiene valores negativos. Esto significa que el ambiente corresponde a los límites de tolerancia fisiológica del organismo; pero su tasa de natalidad, mortalidad y migración es desfavorable, por lo cual la resultante, o tasa de cambio de la población, es negativa, haciendo que finalmente la población desaparezca del territorio.

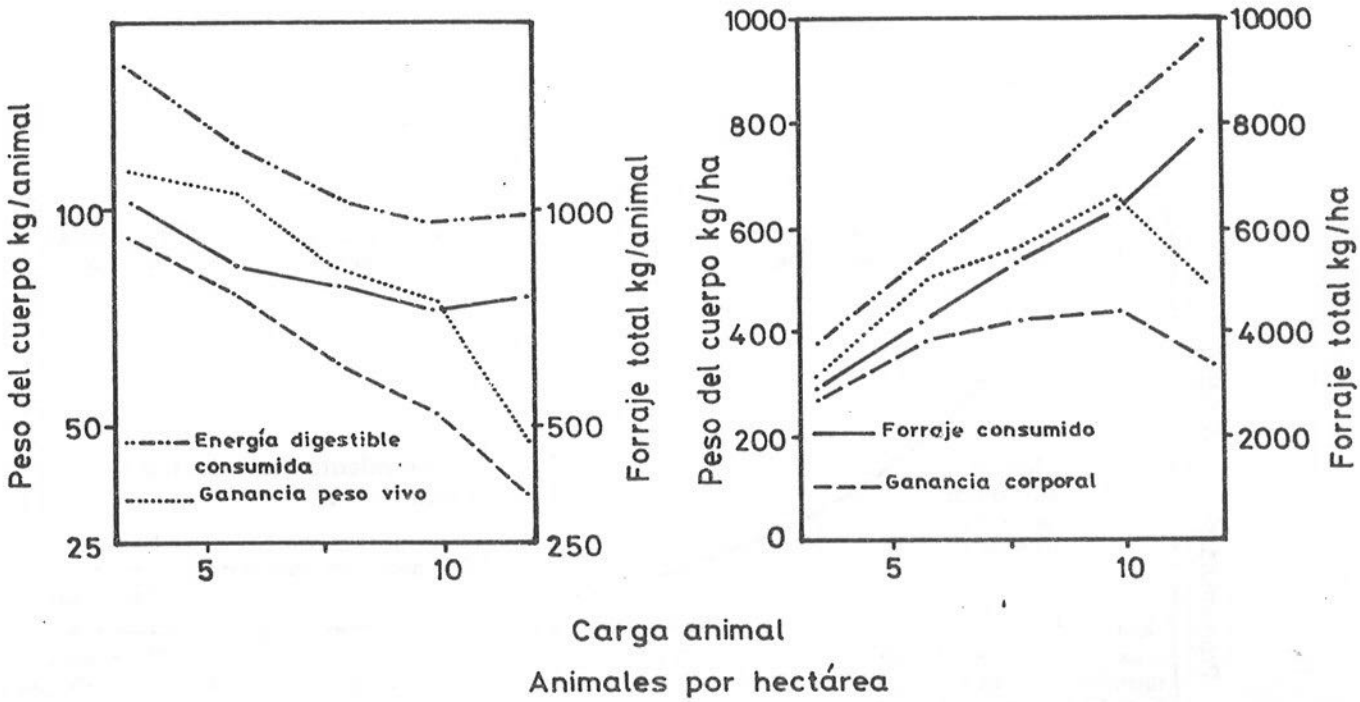


Figura V-18. *Influencia de la carga animal en el incremento de peso, energía digestible consumida y forraje consumido, en términos de valores individuales y por unidad de superficie (Hull, Meyer y Kromann, 1961).*

La capacidad ambiental o capacidad sustentadora de un ecosistema puede ser cambiada por medio de modificaciones antropogénicas; pero éstas mejoran al medio para algunas poblaciones y lo deterioran para otras. El manejo antropogénico implica hacer transformaciones que permitan alterar las tasas de mortalidad y natalidad de cada una de las poblaciones, en algunos casos mejorándoles sus posibilidades de sobrevivencia y en otros deteriorándolas, según se trate de organismos útiles o de pestes.

En la Figura V-19 se presenta gráficamente el efecto de la densidad en la plasticidad del organismo, haciéndose distinción entre tipos de plasticidad: una originada en el territorio del ambiente; otra, la plasticidad ecológica, cuando la tasa de cambio de la población se hace igual a cero y, en tercer lugar, la plasticidad fisiológica, que representa el rango de plasticidad del organismo desde su ambiente óptimo, cuando alcanza su máximo desarrollo, hasta el ambiente peor, cuando alcanza el mínimo tamaño, al ser la densidad poblacional excesivamente elevada y las disponibilidades de recursos per cápita insuficientes, todo lo cual afecta su comportamiento fisiológico normal y concluye por ocasionarle la muerte.

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

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

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

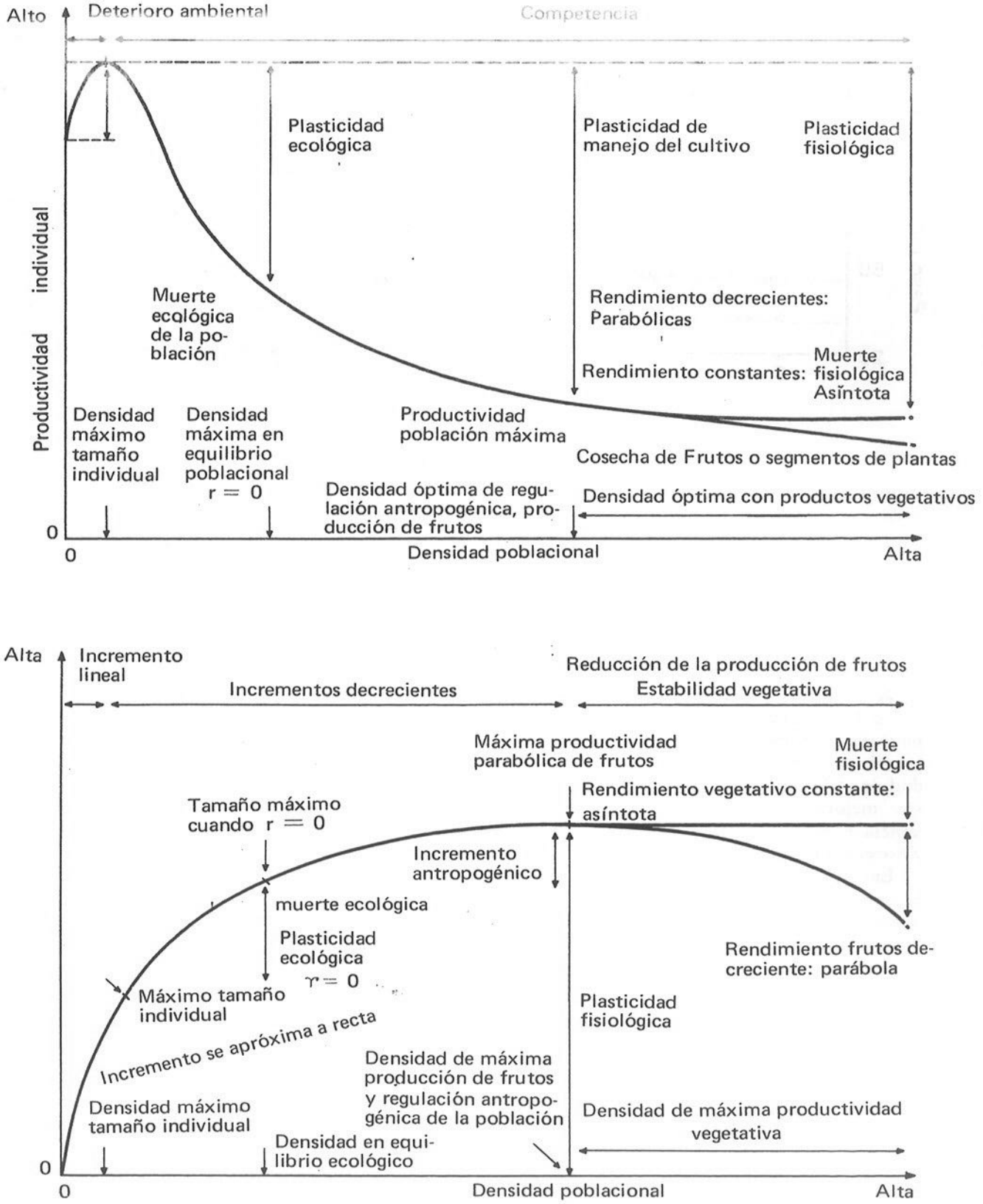


Figura V-19. *Relación general esquematizada entre la densidad de población y la productividad por individuo (gráfico superior); y relación o por unidad de superficie en vegetales (gráfico inferior).*

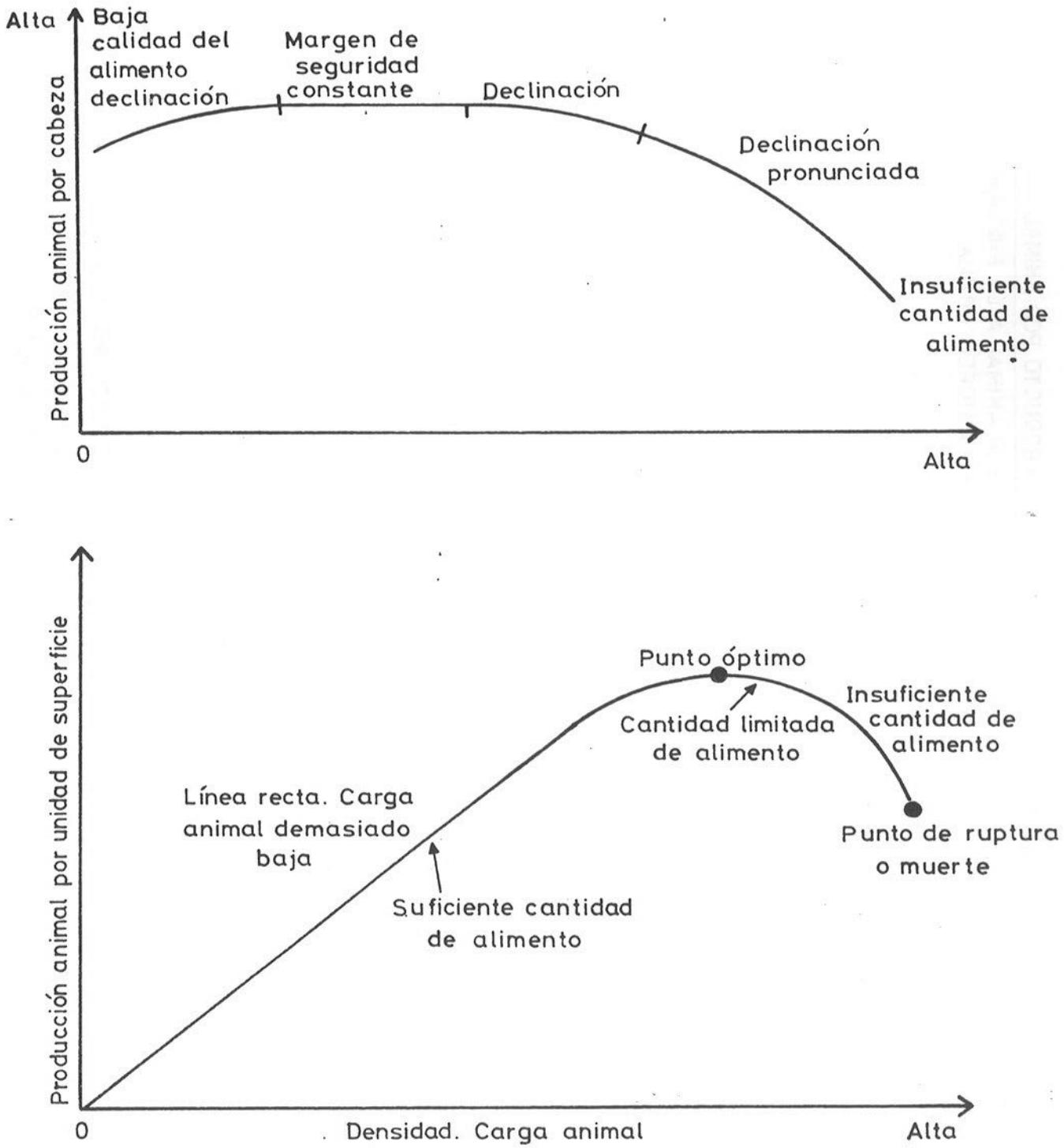


Figura V-20. *Relación esquematizada entre densidad y productividad animal expresada tanto en una base individual (gráfico superior) como poblacional (gráfico inferior), según Carter* (1966).

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

Los resultados de Mott (1960), Paladines *et al.* (1971), Cubillos (1969), y Cañas (1967) pueden ser generalizados empleando las relaciones presentadas en la Figura V-20. Al igual que en el caso anterior, con las plantas, se ha separado en productividad individual y poblacional, de acuerdo al esquema presentado por Carter, 1966.

La literatura de ciencia animal posee dos hipótesis generales para interpretar la relación individual y poblacional al variar la densidad o carga animal, permaneciendo constante la capacidad sustentadora del ecosistema. Una de ellas es la de Mott (1960), en la cual se presentan dos curvas análogas, a las ya citadas por Carter (Figura V-21).

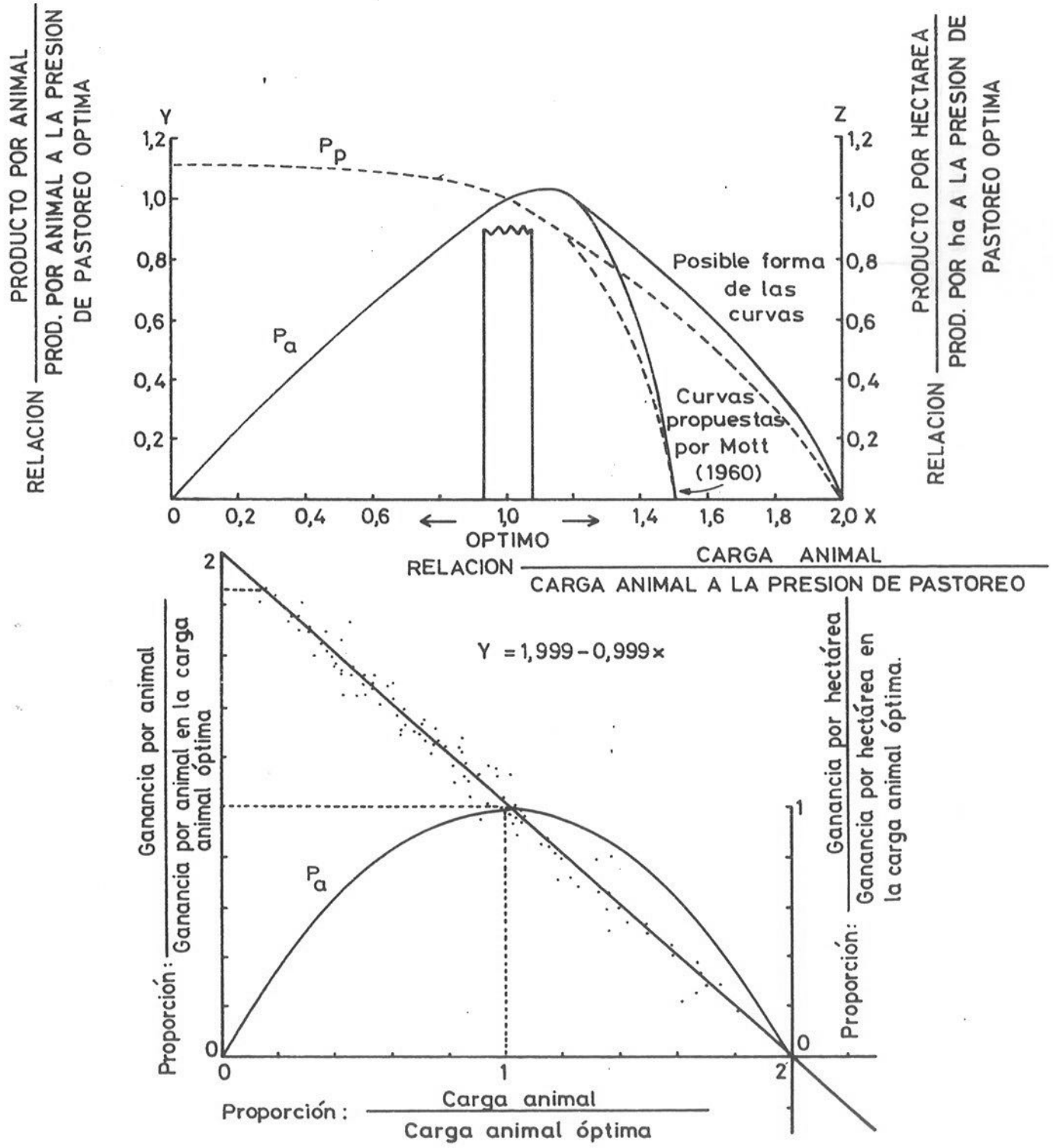


Figura V-21. *Relación entre la carga animal, la ganancia por animal (P_p) y la por unidad de superficie (P_a) según Cubillos y Mott (1969) y Jones y Sandland (1974).*

Otra interpretación de esta relación sería, sin embargo, la de Jones y Sandland (1974), donde la productividad por unidad de superficie sigue una relación parabólica simétrica, y la relación individual es rectilínea. Si esta hipótesis fuera válida, sería de mucho valor en la interpretación de estudios de carga animal, pues bastaría comparar dos cargas animales; hecho que es posible con estos dos puntos. Es posible calcular la ecuación de la recta que relaciona la carga con la ganancia individual de peso, que es del tipo:

$$P_p = a - bN$$

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

$$P_a = aN - bN^2$$

Esta ecuación es análoga a la propuesta por Harper (1961) para calcular el número de plantas producidas, citada en otro acápite.

La aplicación de esta ecuación, permitiría que en estudios como el de Laporte y Coccimano (1970), donde sólo se comparan dos cargas animales, calcular la curva completa de respuesta en términos de productividad por unidad de superficie.

Conceptualmente resulta difícil aceptar la última hipótesis, porque significaría aceptar que el tamaño individual continúa aumentando en una proporción constante al aumentar las disponibilidades de alimentos per cápita, cuando la carga animal es inferior a la capacidad sustentadora.

Los animales de tamaño determinado no pueden sobrepasar ciertos límites de crecimiento, aunque las disponibilidades sean ilimitadas.

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

$$\text{Indice de plasticidad individual} = \frac{\text{tamaño mínimo del atributo individual en el peor ambiente donde se desarrolla el organismo}}{\text{tamaño máximo del atributo del organismo en el mejor ambiente}}$$

El valor máximo, cuando el individuo o el atributo no tiene ninguna plasticidad es 1; al contrario, si la reducción en tamaño es muy elevada, el valor es muy bajo, lo cual indica alta plasticidad. Si el tamaño del atributo aumenta al aumentar la densidad, la plasticidad es positiva, y si disminuye, la plasticidad es negativa. La comparación de estos índices permite conocer las estrategias empleadas por cada especie para adaptar los organismos a ambientes limitados. Algunas especies tienden a modificar algunos órganos, en tanto que otros modifican en mayor proporción diversos tejidos. Resulta muy difícil, sin embargo, comparar el tamaño de los órganos en el ambiente óptimo con el tamaño en el peor ambiente, próximo a la densidad donde ocurre la mortalidad fisiológica. En forma práctica pueden hacerse comparaciones de las variaciones en plasticidad de cada órgano, comparando los valores calculados dentro de los rangos de densidad analizados para cada estudio. Ello permite hacer comparaciones generales de las estrategias plásticas de los diversos grupos de organismos (Cuadro V-10).

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

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

La productividad poblacional de un pez *(Lebistes recticulatus)* aumenta al incrementarse su dieta, lo cual es, en este caso, equivalente a un aumento del tamaño ambiental o capacidad sustentadora. Resultados similares han sido presentados para maíz *(Zea mayz)* por Lang, Pendleton y Dungan (1956). A pesar del hecho de ser organismos que pertenecen a reinos y ambientes tan diferentes, ambos demuestran un tipo aná-

Cuadro V-10. *Valores de índices de plasticidad calculados para diversos atributos de un arbusto* (Atriplex repanda) *según resultados de Gastó y Caviedes (1976) y de habas* (Vicia jaba) *según Hogdson y Blackman (1965).*

Atriplex repanda		*Vicia faba*	
Atributo	*Plasticidad*	*Atributo*	*Plasticidad*
Peso seco tallos	— 0,2268	Producción semillas	— 0,2137
Peso seco hojas	— 0,1558	Número de tallos	— 0,5319
Peso seco frutos	— 0,0842	Número de vainas por tallo	— 0,4318
Peso seco por planta	— 0,1622	Número de semillas por vaina	— 0,8531
Porcentaje materia seca	— 0,8958	Peso medio semilla	+ 1,0000
Peso medio frutos	— 0,5517	Número de flores por planta	— 0,1865
		Número de flores por tallo	— 0,3721
		Número de vainas inmaduras	— 0,4463
Plasticidad poblacional	+ 0,0003	Plasticidad poblacional	+ 0,8197

logo de curva parabólica (Figura V-22). La productividad poblacional aumenta al adicionar cantidades extras de nutrientes animales o vegetales. El valor máximo de cada curva, corresponde a densidades o dominancias mayores, cuando se incrementa la capacidad sustentadora o tamaño ambiental.

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

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

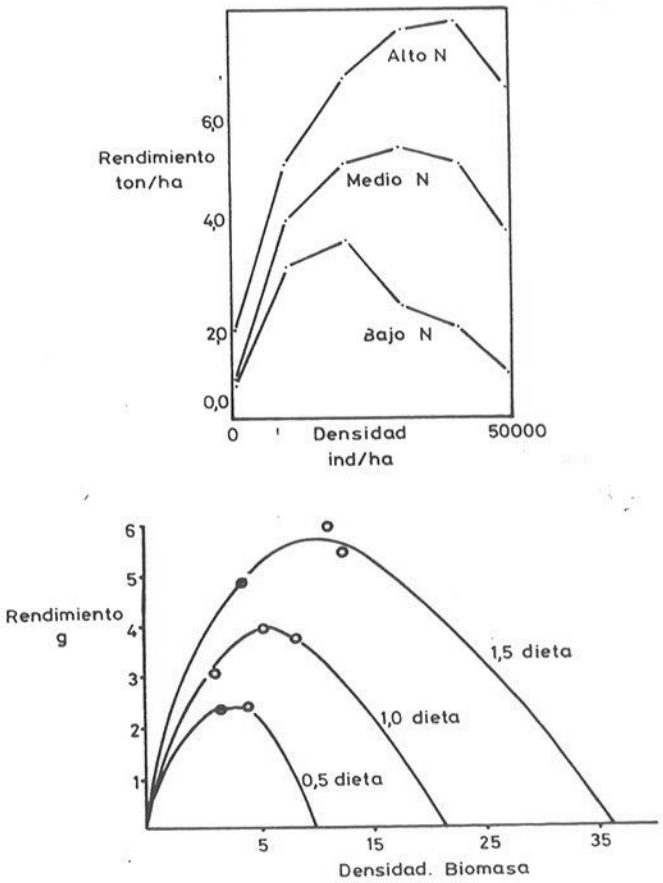


Figura V-22. *Dosis de nitrógeno y rendimiento poblacional del maíz según Lang Pendleton y Dungan,* 1956 *(gráfico superior); y biomasa en pie y productividad poblacional de un pez* (Lebistes reticulatus) *mantenido en condiciones de laboratorio a tres niveles de alimentación y varios niveles de explotación (Silliman,* 1969*), gráfico inferior.*

Cuantificación

Varias expresiones matemáticas han sido propuestas para determinar la densidad animal o vegetal ideal. Holliday (1960b) ha indicado que

previamente a la determinación de la densidad óptima debe conocerse el tipo de función al cual la población se ajusta. Según el autor referido, existen dos tipos fundamentales de curvas que relacionan la productividad con la densidad. Una de ellas es aproximadamente parabólica, por lo cual produce la productividad máxima a densidades intermedias, disminuyendo su eficiencia en densidades muy altas o muy bajas. Según este autor, los resultados experimentales indican que los rendimientos del trigo, cebada, avena, sorgo, fréjoles, arvejas, tomates y algodón, se ajustan a esta curva, pues su producto final son frutos, semillas o inflorescencias. El otro tipo de relación es asintótico, pues el rendimiento aumenta con la densidad; pero al alcanzar un cierto nivel la productividad no aumenta ni disminuye más allá de ese máximo. La productividad total de materia seca sigue esta curva y entre los cultivos que la caracterizan está la remolacha, col forrajera, topinambur, té y madera, pues el producto cosechado es vegetativo.

La productividad por unidad de superficie (P_a) es el producto de la densidad o número de individuos por unidad de área (N) por su productividad individual:

$$P_a = P_p \cdot N$$

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

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

$$P_a = a + bN + cN^2$$

Sharpe y Dent (1968) aplicaron otro tipo de ecuación polinomial, debido a las dificultades encontradas con la anterior de ajustársele a los resultados experimentales no simétricos.

$$P_a = a + bN + c\sqrt{N^2}$$

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

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

$$P_P = a\,10^{bn}$$
$$\log P_p = bN + \log a$$

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

$$P_a = aN\,10^{bN}$$

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

Si N_1 y N_2 representan dos densidades poblacionales y P_{p1} y P_{p2} los rendimientos por planta correspondientes a la densidad, los rendimientos máximos se obtienen en la siguiente densidad (N_{max}):

$$N_{max} = -\frac{N_1 - N_2}{2{,}303 \log \frac{P_{p_1}}{P_{p_2}}}$$

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

$$P_{a\ max} = -\frac{0{,}6\, P_{p_1}\,(N_1 - N_2)}{10^{\left[\frac{(N_1)}{(N_1 - N_2)} \log \frac{(P_{p_1})}{(P_{p_2})}\right] \log \frac{P_{P1}}{P_{P2}}}}$$

Una de las principales objeciones que se hace a este tipo de curvas es su cálculo basado en resultados empíricos y no en relaciones ecológicas naturales (Figura V-23).

Ecuación de Mitcherlich

Ya ha sido discutida en otros acápites y corresponde a lo siguiente:

$$P_a = P_{a\ max}\,(1 - e^{-cs})$$

Donde c es una constante de la pendiente de la curva y s es el nivel de suministro del favor, que en este caso corresponde al espacio ocupado por cada individuo. Esta ecuación describe curvas asintóticas, por lo cual no se adapta a situaciones donde el producto final sean los frutos. El valor de c de-

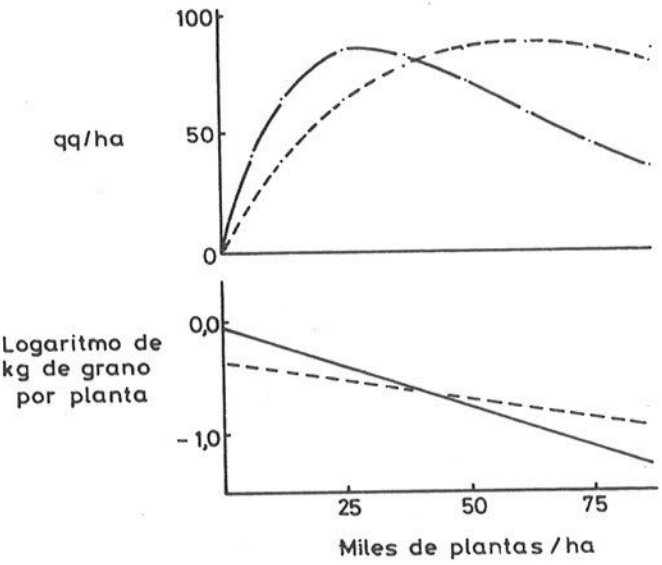


Figura V-23. *Ecuación exponencial de Duncan (1958) ajustada a una relación parabólica de densidad y productividad poblacional, de dos ejemplos hipotéticos.*

be ser constante al variar la densidad, pero sin embargo, según el análisis de Kira *et al.* (1954) no lo es, por lo cual se presume que la ecuación no se ajusta a lo que ocurre en la realidad (Willey y Heath, 1969).

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

Ecuaciones geométricas: Este tipo de ecuaciones suponen una relación rectilínea entre el logaritmo de la productividad poblacional y el logaritmo de la densidad. Según Willey y Heat (1969) la ecuación propuesta por Warne (1951) y Kira, Ogawa y Shinozaki (1953) corresponde a la siguiente relación:

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

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

donde a y d son constantes y S es el espacio disponible por individuo. Esta ecuación sólo es válida en el segmento de la curva donde la productividad continúa aumentando al aumentar la densidad.

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

$$C = P_p\,N^{3/2}$$

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

$$P_p = \frac{C}{N^{3/2}}$$

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

El éxito que presenta la literatura de los últimos años en relación al aumento de la productividad de la mayoría de los cultivos, al aumentar la densidad, se debe a que originalmente las densidades empleadas eran inferiores a la capacidad sustentadora del medio. Bajo tales circunstancias, el aumento de la densidad significa, a la vez, un aumento de la productividad de la población. Una vez que se logra ese aumento de la densidad más allá del máximo inicial, no significa aumentar la productividad poblacional (P_a), sino que sólo disminuir el valor de P_p o productividad individual de los organismos que componen la población. La disminución del peso individual es, en ese caso, proporcional al aumento de la densidad, de acuerdo a las ecuaciones propuestas por los diversos autores citados.

Ecuaciones recíprocas: Las ecuaciones recíprocas propuestas por Shinozaki y Kira (1956) y Holliday (1960b) indican que el valor recíproco del peso total del organismo es igual a:

$$\frac{1}{P_p} = a + b\,N$$

donde a y b son constantes y N es la densidad.

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

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

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

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

La ecuación queda, entonces:

$$\frac{1}{P_p^{\theta}} = a + b\,N^{\Phi}$$

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

$$\frac{1}{P_p^{\theta}} = a + b\,N$$

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

$$\frac{1}{P_p} = a - b\,N \qquad \text{donde,}$$

$$a = \frac{e^{-T}}{P_{p\,o}} \quad ; \text{y}$$

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

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

$$\frac{1}{P_p}\,\frac{\delta P_p}{\delta t} = \lambda(t)\left(1 - \frac{P_p}{P_p}\right)$$

donde P_p es la asíntota o peso máximo que puede alcanzar un individuo, y λ es el coeficiente de crecimiento, el cual es independiente de la densidad.

La otra ecuación es la ley de la productividad final constante, donde $P_A = P_P \cdot N$

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

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

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

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

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

Cuando α es igual a 1, la ley de la cosecha final constante corresponde a:

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

La ecuación final propuesta por estos autores es igual a:

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

$$\text{donde: } a = \frac{e^{-T}}{P_{P0}} \quad ; \text{y}$$

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

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

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

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

Regulación natural

El mecanismo mediato de regulación poblacional es la capacidad sustentadora del medio. De ahí que la máxima densidad poblacional deba estar relacionada con las disponibilidades de recursos, nichos y territorios. Bajo condiciones antropogénicas de cultivos y ganadería, la densidad poblacional se regula extrínsecamente por el hombre, pero la máxima productividad está limitada por la capacidad sustentadora del sistema.

En poblaciones naturales, la situación es diferente; pues, aunque la productividad máxima está limitada por la capacidad del medio, la densidad poblacional, en cambio, está intrínsecamente regulada por la población misma, pero circunscrita dentro de los márgenes de la capacidad ambiental susceptible de ser utilizada por la población.

La regulación de la densidad poblacional no está directamente relacionada con la capacidad ambiental y opera a través de un mecanismo diferente centrado en la natalidad, mortalidad y migración. La resultante de la acción simultánea de estos tres componentes es la densidad poblacional o número de individuos de la misma es-

pecie que se encuentran por unidad de superficie o de volumen.

La densidad de una población natural puede ser tan alta como la capacidad ambiental lo permita; pero, generalmente, es inferior a ella, debido a que una porción importante de la capacidad sustentadora total es ocupada por otras poblaciones. En poblaciones silvoagropecuarias el hombre trata de establecer densidades poblacionales que le permitan ocupar íntegramente el nicho y territorio disponibles para la especie. Pero la natalidad, mortalidad y migración las regula independientemente.

En el proceso de domesticación de especies, la mayoría de ellas ha perdido la capacidad de mantener su población en densidades altas. Gran parte de los cultivos y animales domésticos, al ser dejados en la naturaleza sin la intervención del hombre, demostrarían tasas de mortalidad tan altas y de natalidad tan bajas que la especie desaparecería en un corto tiempo; pues, además, su tasa de migración sería mínima. Maíz, trigo, fréjoles, papas, pollos, vacunos y la mayoría de otras especies y cultivares de cultivos y de ganado no serían capaces de subsistir en el medio natural sin la intervención antropogénica, debido principalmente a la competencia de otras poblaciones naturales, aunque la capacidad sustentadora del medio permanezca inalterada. La razón de ello sería su incapacidad de mantener tasas de natalidad y de mortalidad de magnitud similar en el nivel de la capacidad sustentadora o, incluso, en densidades mucho más bajas.

La mayoría de las poblaciones son incapaces de copar la capacidad ambiental, dejando una fracción del nicho y territorio desocupada. Esto ocurre porque los mecanismos intrínsecos reguladores de la densidad no les permite sobrepasar ciertos límites, es decir, no les permite que la densidad en equilibrio de la población coincida con la ocupación integral del medio; siendo las fracciones del medio no utilizadas por las poblaciones dominantes, y ocupadas por otras poblaciones subdominantes. Es en este concepto donde se origina la diversificación, dominancia y especiación de la biocenosis, conceptos que son discutidos en mayor detalle en el capítulo correspondiente a la biocenosis.

Se trata de construir los ecosistemas antropogénicos, tales como cultivos, forestales, frutales o ganadería, en arquitecturas monoespecíficas, lo cual es difícil y a menudo imposible de alcanzar, pues las poblaciones naturales convergen en la ocupación de los nichos y territorios desocupados y compiten con las poblaciones de especies domesticadas. El costo de la mantención de la arquitectura del cultivo o ganadera es a menudo elevado, pues se debe constantemente luchar para evitar que las poblaciones de malezas invadan espontáneamente el sistema y construya su propia arquitectura, en desmedro del cultivo. Además, los insectos y otras plagas herbívoras construyen su propia arquitectura para ocupar los nichos desocupados del consumidor primario del ecosistema, que en este caso es el hombre. Otros organismos también se establecen y desarrollan, compitiendo o cooperando con las poblaciones antropogénicas, entre los cuales se encuentran microorganismos del suelo, gusanos, aves, mamíferos pequeños y otros que pueden mantener su densidad a diferentes niveles. Todos ellos han evolucionado en torno a los sistemas silvoagropecuarios desarrollados por el hombre, sin cuya intervención desaparecerían, de acuerdo a lo establecido en la ley de la domesticación.

Uno de los objetivos que se persigue en la regulación antropogénica del sistema es eliminar o controlar en densidades muy bajas a las poblaciones nocivas y aumentar el tamaño de aquellas poblaciones que desde un punto de vista antrópico beneficien directa o indirectamente al ecosistema. El hombre intenta modificar el ecosistema agregando pesticidas, labores de cultivo, envenenando e introduciendo predatores para controlar biológicamente a algunas plagas, o utilizando otras estrategias que le permitan limitar el tamaño poblacional de los organismos nocivos. Simultáneamente, el hombre modifica el ecosistema por medio del riego, labores de fertilización, mejoramiento genético y otros, que le permiten finalmente aumentar la capacidad sustentadora del sistema y, consecuentemente, el tamaño de las poblaciones útiles.

Los mecanismos extrínsecos o antropogénicos de modelación de arquitecturas ecosistémicas operan en conjunto con los mecanismos intrínsecos o naturales de las poblaciones naturales que tratan de construir su propia arquitectura ocupando los nichos y territorios desocupados. En el manejo del agro, el costo de la mantención de la arquitectura diseñada, en desmedro de la transformación intrínseca por la invasión de las poblaciones naturales puede representar costos de mantención arquitectural muy elevados. Algunos diseños arquitectónicos, aunque sean teóricamente muy ventajosos y eficientes, pueden significar costos de mantención arquitectónica tan elevados que los hagan inconvenientes, al menos desde un punto de vista práctico.

Teóricamente es posible construir una gama muy amplia de arquitecturas, mucho más amplia que lo que en la práctica es posible mantener estabilizadas. La única limitante a algunas de ellas es el costo de mantención. Ciertas poblaciones que se introducen en el diseño del modelo arquitectónico tienen otros objetivos ajenos a la producción directa de elementos de interés antropogénico, tal como ocurre con aquellas cuyo

fin es la introducción de estabilidad, a través de la creación de mayor complejidad. Otras poblaciones, a pesar de no producir directamente productos de interés antropogénico, pueden constituir implementos que realicen funciones específicas tales como la de sintetizar nitrógeno del aire, descomponer la materia orgánica, producir materia orgánica en sus raíces, mejorar la estructura del suelo, evitar la erosión y otras funciones que hagan que el balance general del modelo sea superior al que existe en su ausencia.

La mayoría de los ecosistemas presentes en la actualidad en la biósfera, están sometidos de alguna manera a la influencia antropogénica. El objetivo antropogénico de manejo de cada uno de ellos puede ser muy variado, pero está generalmente circunscrito dentro del concepto de uso múltiple. De acuerdo al objetivo, las poblaciones que se introducen, controlan o estimulan, comportándose en cada caso de forma diferente. En el presente capítulo sólo se pretende dar algunas nociones fundamentales de ecología de poblaciones y de su regulación.

Proceso

La capacidad ambiental varía entre las estaciones del año como, asimismo, de un año a otro. El tamaño de la población al igual que el de los individuos está limitado por la capacidad sustentadora del sistema, pero esta capacidad no es constante, pues varía estacional y anualmente. Los organismos, que constituyen la forma de copar la capacidad ambiental, se modifican constantemente para ajustarse al medio disponible per cápita.

Bajo condiciones variables de resistencia ambiental, la natalidad, mortalidad y migraciones varía consecuentemente hasta alcanzar un nuevo equilibrio (Harper y Gajic, 1961). Una de las características del medio es su constante variabilidad. Aunque está circunscrita dentro de rangos definidos, la variabilidad y ajuste de la población debe operar paralelamente a las alteraciones del medio para lograr una mejor adaptación de cada una de las poblaciones al medio.

Natalidad es la capacidad inherente de una población de aumentar el número de individuos; incluye, por lo tanto, cualquier forma de multiplicación que puede ser: huevos, vivípara, germinación, macolla, simple división, o cualquier otra. La capacidad de reproducción de una población se denomina natalidad absoluta. Este nivel de natalidad sólo se logra bajo condiciones experimentales o de laboratorio, donde la única limitante a la reproducción de la población es su propia fisiología. Por eso, bajo condiciones naturales, la natalidad real puede ser igual o menor que la absoluta, siendo frecuentemente muy inferior a ésta. La natalidad de la población en su medio natural se denomina natalidad ecológica, siendo la diferencia entre la absoluta y ésta la resistencia del medio.

En ecología silvoagropecuaria, es de especial interés conocer ambas y determinar la relación que existe entre ellas, y las ecuaciones que permitan predecir el incremento poblacional, tanto de los cultivos o de otras poblaciones útiles, como de las malezas y plagas.

La resistencia ambiental puede variarse alterando la capacidad sustentadora del medio o al cambiar la densidad poblacional. Uno de los principales mecanismos modificadores del ecosistema es la regulación poblacional, a través de lo cual se logra alterar la biocenosis en su totalidad y por medio de ésta, el ecotopo. La resistencia del medio a una población incluye algunas de las limitaciones impuestas por el tamaño de éste en relación al de la población total, como al de cada uno de sus componentes individuales. Como la reacción fisiológica de los individuos en relación a la natalidad es dependiente de las disponibilidades per cápita, resulta entonces que al aumentar la densidad poblacional disminuye las disponibilidades individuales con lo cual el proceso fisiológico de la reproducción se afecta intensamente. Por eso se afirma que la natalidad es dependiente de la densidad.

La natalidad puede expresarse en diversas formas, que se ajustan a lo siguiente:

$$\text{Natalidad} = \frac{\text{Número de nuevos individuos}}{\text{tiempo}} = \frac{\Delta N}{\Delta t}$$

Se calcula haciendo un muestreo o censando la población en dos momentos, al tiempo inicial t_o y al final t_1 y calculando la diferencia que corresponde al número de nuevos organismos.

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{N_{T1} - N_{T0}}{t_1 - t_o}$$

La mortalidad de la población original entre el período t_o y t_1, no se sustrae, pues, de lo contrario, su cálculo no sería el de la natalidad.

Esta expresión, sin embargo, no incluye el tamaño de la población o la proporción entre tamaño y natalidad. Se calcula dividiendo la fracción original por el tamaño de la población o número de organismos N. En esta forma se tiene que la tasa de natalidad (n) es igual a:

$$n = \frac{\Delta N}{N \Delta t} \qquad \text{o bien}$$

$$n = \frac{N_{T1} - N_{T0}}{N_{T0}(t_1 - t_o)}$$

En lugar de emplearse el símbolo Δ que representa el cambio medio, puede emplearse el

símbolo δ, cuando el transcurso de tiempo Δt es cercano a cero, situación que corresponde a la tasa instantánea de natalidad.

La tasa de natalidad puede sólo ser positiva o cero ya que es una expresión del número de nuevos individuos en la población. Según el tipo de estudio, se puede calcular algunas tasas específicas de natalidad que describa el parámetro para algún grupo determinado de la población, en el cual se considera la estructura sexual, por edades, o cualquier otra estrata o clase.

Los componentes de la natalidad son el número de organismos por camada, el número de camadas por año, la edad mínima y máxima de reproducción y la reproducción de sexos y edades. Con el objeto de aumentar o de disminuir la tasa de natalidad a través del manejo del ecosistema, el medio donde la población se desarrolla debe mejorarse o empeorarse según se trate de una población beneficiosa o nociva a la arquitectura de la biocenosis.

En el caso de la natalidad de las plantas que se reproducen por semilla, el nacimiento se estima el momento mismo en que ésta se forma. De manera análoga, el nacimiento puede considerarse como el momento de la formación de un tubérculo, de un huevo o de la separación de un fragmento desde el organismo generador. Algunos de los logros más sobresalientes en ciencias silvoagropecuarias es la capacidad de regular la natalidad, tales como la modificación del número de mazorcas por planta de maíz, de granos o espigas por hectárea de trigo, de huevos por gallina o de corderos por oveja. A menudo, la natalidad es la cosecha del ecosistema que se canaliza posteriormente hacia el hombre.

El número de veces que la natalidad se produce al año o número de camadas, también puede ser aumentado; tal es el caso de aves de postura que han evolucionado desde una postura estacional a anual. El desarrollo de variedades más precoces de cultivos que permite emplear el suelo con mayor número de cultivos al año, es otra de las formas de aumentar la natalidad.

La edad mínima de madurez sexual varía con la nutrición del organismo, su hábitat y su estructura genética. El manejo y cuidado de la población, tanto desde un punto de vista sanitario como de su hábitat y recursos, puede retrasar la edad de senilidad reproductiva lo cual, en último término, contribuye al mejoramiento general de la natalidad de la población entera.

La modificación de la proporción entre sexos ha sido uno de los mecanismos principales y más eficientes de aumentar la tasa de natalidad de la población. En ganado vacuno y ovino la inseminación artificial ha permitido disminuir la proporción de machos y hembras a un mínimo, con lo cual la capacidad sustentadora del ecosistema se copa casi exclusivamente con el sexo productor de la natalidad. Al nacer la proporción original de sexos es de cincuenta por ciento de machos y cincuenta por ciento de hembras, pero si esa proporción se mantuviera, la mitad de la capacidad sustentadora estaría copada por los machos, con lo cual, la natalidad general de la población disminuiría automáticamente en un valor cercano al cincuenta por ciento. En otras especies animales también se ha usado como estrategia de aumento de la natalidad, la alteración de la proporción de machos y hembras, tal como ocurre con cerdos, caprinos, gallinas, patos y muchas otras especies donde la proporción de machos es mínima.

En plantas la situación no es tan dramática, pues la mayoría de las especies son monoicas, es decir, tienen los dos sexos en un mismo organismo. Algunas de las especies, sin embargo, deben ser seleccionadas por su sexo, tal como ocurre con el papayo *(Carica canda -marcensis)* donde la proporción de ejemplares masculinos se trata de mantener el mínimo. En manzanos y otros frutales aun cuando tienen los dos sexos en la misma flor, algunos ejemplares se comportan mejor como masculinos o productores de polen y otros como femeninos o productores de frutos, aunque los dos tipos son hermafroditas y producen tanto polen como frutos. Se trata, en este caso, de maximizar la proporción de ejemplares que se comportan como hembras, en desmedro de aquellos que producen polen.

La mortalidad puede expresarse en diversas formas:

$$\text{Mortalidad} = \frac{\text{Número de muertos}}{\text{tiempo}} = \frac{\Delta N}{\Delta t}$$

Debido al hecho que la mortalidad ocurre en circunstancias muy difíciles de evaluar, su cálculo se hace generalmente sustrayendo de la población original al número de sobrevivientes

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{N_{T0} - N_{T1}}{t_o - t_1}$$

Esta expresión no incluye la proporción entre el tamaño de la población y la mortalidad, lo cual se calcula dividiendo la expresión original por N, siendo esta la tasa de mortalidad (d).

$$d = \frac{\Delta N}{N_t \, \Delta t} \qquad \text{o bien}$$

$$d = \frac{N_{T1} - N_{T0}}{N_{T0}(t_1 - t_o)}$$

La tasa de mortalidad puede sólo ser negativa o cero, y expresarse en forma más específica en relación a la estructura por edades, sexos o a cualquier otra estrata o clase.

En estudios de poblaciones, a menudo es preferible y de mayor interés la tasa de sobrevivientes (s) que la tasa de mortalidad, lo cual se calcula de la siguiente forma:

$$s = 100 - d$$

El término mortalidad ha sido definido como la habilidad inherente de la población de disminuir su tamaño. Es, por tanto, la antítesis de natalidad y como tal, es de signo opuesto de ella. Es posible calcular dos clases diferentes de mortalidad: la absoluta y la ecológica. Mortalidad absoluta es la mínima que puede ocurrir cuando las condiciones ambientales son óptimas para la población, y la muerte de los organismos está regulada solamente de manera interna a través del proceso de longevidad fisiológica de los organismos. La mortalidad ecológica, en cambio, es la expresión de la disminución del tamaño poblacional de organismos que se encuentran en un medio natural. Tanto la mortalidad ecológica como la absoluta, son de interés en el manejo de sistemas silvoagropecuarios; la primera da el valor real, en tanto que la segunda representa el valor mínimo correspondiente para la especie y población.

A través del manejo del ecosistema es posible y conveniente aumentar o disminuir la mortalidad ecológica de acuerdo al nicho que le corresponda ocupar a la especie en el ecosistema antropogénico. Si se trata de la población de una maleza se persigue aumentar su tasa de mortalidad con el objeto de reducir su incidencia en la biocenosis. Ello se puede lograr estableciendo nuevas barreras para la población tales como insecticidas, herbicidas, venenos, aumento de la competencia de otras poblaciones, o bien, por el aumento de la densidad poblacional de la especie dominante elevando así la mortalidad natural de la maleza o plaga. También se puede mantener al sistema en etapas sucesionales donde las especies nocivas no se adaptan. El conocimiento de la tasa absoluta de mortalidad es de interés ecológico y de manejo, pues proporciona los patrones de comparación con la mortalidad ecológica, al mismo tiempo que permite desarrollar fórmulas para cuantificar el proceso.

Las tasas de inmigración y de emigración son equivalentes a las tasas de natalidad y mortalidad respectivamente. La primera adiciona nuevos organismos a la población, mientras que la otra representa pérdida de ellos.

En las poblaciones animales el proceso de migración es más obvio que en vegetales, pero no por ello es más importante. La movilidad de los animales les permite invadir territorios desocupados, mientras las plantas adultas permanecen arraigadas a su territorio original. Las plantas, sin embargo, han desarrollado estrategias migratorias que les permite moverse tanto o más que los animales, en búsqueda de nuevos territorios y nichos desocupados. Su movilidad es en la etapa infantil o diseminular, donde las semillas, esporas o fragmentos de plantas pueden movilizarse a través de grandes distancias, transportadas por el viento, agua, gravedad o animales hasta llegar a encontrar ambientes que correspondan a los de sus límites de tolerancia.

Algunos grupos de plantas han desarrollado las estrategias más variadas de migración para colonizar nuevas áreas. La mayoría de las malezas, que son especies pioneras, cifran su éxito en su capacidad migratoria y de colonización de nuevas áreas.

La capacidad migratoria está, en general, más desarrollada en las poblaciones naturales que en las especies domesticadas. El proceso de domesticación generalmente ha conducido al desarrollo de los organismos con reducida capacidad natural de migración. La mayoría de las poblaciones domesticadas pueden migrar, y probablemente lo hacen en mayor grado que las naturales, pero en este proceso el agente de transporte es antropogénico. El movimiento de ganado desde un potrero a otro y el de semillas u otras diséminulas por camiones o aeroplanos, es un proceso de migración. La agricultura y ganadería no podrían existir sin las migraciones antropogénicas, pues la siembra de cultivos es un proceso de establecimiento de nuevas poblaciones en territorios donde previamente no se le encontraba. El problema de las malezas y del control de plagas no sería importante y difícil si no existieran las migraciones naturales de éstas.

Un ejemplo que ilustra la capacidad de selección del hábitat a través de la migración de semillas es el presentado por Laing (1958) en *Ammophilia breviligulata*. Esta especie produce grandes cantidades de semillas, las cuales tienen una alta capacidad de movilidad en su hábitat natural de duna hasta encontrar el ambiente adecuado dentro de sus límites de tolerancia. El proceso exploratorio de búsqueda del hábitat adecuado puede llevarse a cabo con reducido gasto de energía y recursos de la planta madre, ya que la reproducción por semillas es eficiente y extremadamente móvil. La tasa de mortalidad plantular es elevada, especialmente durante las primeras semanas; pero una vez que se establecen en el hábitat adecuado, su persistencia es elevada (Figura V-24). La ocupación de un territorio ya colonizado por la planta se logra a través de la reproducción vegetativa que es, en este caso, más eficiente que la reproducción sexual.

El proceso de migración tiene además otra dimensión, que puede denominarse migración en el tiempo. Las diversas especies-maleza o plaga tienen una capacidad migratoria muy variada. Por tratarse de organismos con bajas probabilidades de encontrar ambientes adecuados para

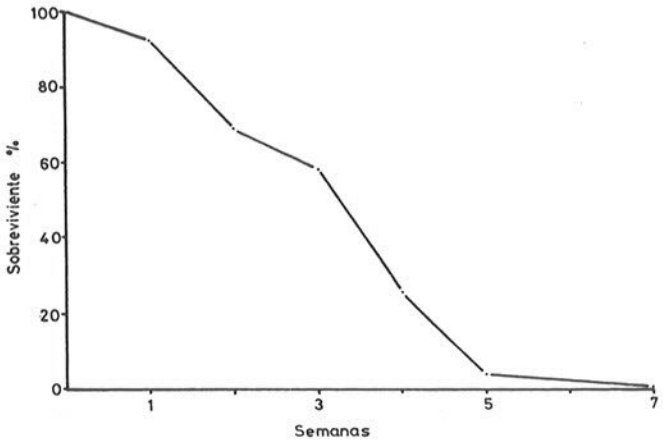


Figura V-24. *Sobrevivencia plantular, expresada en porcentaje de plántulas de* Amophila brevilugulata *durante los meses de verano, según determinaciones semanales de Laing (1958).*

su germinación y desarrollo, las diséminulas tienen, en general, una alta capacidad de permanecer latentes hasta encontrar las condiciones ambientales favorables. Como el proceso migratorio suele ser continuo, las diséminulas siguen acumulándose en un ambiente variable, tanto estacional como anualmente, hasta que se ajuste dentro de los límites de adaptación de la especie. En este momento se rompe su latencia y el organismo comienza a crecer.

La densidad poblacional de las diséminulas depende de varios factores, los cuales pueden clasificarse en cuatro categorías: a) la acumulación de diséminulas derivadas de poblaciones que originalmente ocupaban el territorio; b) inmigración de diséminulas transportadas por agentes naturales, desde otras áreas donde estas se generan; c) transporte o migración antropogénica de diséminulas desde otras áreas, y d) descomposición y muerte de diséminulas (Harper, 1961). Se sabe muy poco acerca de las migraciones naturales y de la descomposición y muerte de diséminulas.

La presencia y establecimiento natural de densidades poblacionales altas, luego que el ecotopo ha sido modificado es, frecuentemente, el resultado de migraciones en el tiempo. Las altas densidades de diséminulas acumuladas en el tiempo sólo necesitan de las condiciones necesarias para estimular la germinación, lo cual puede ocurrir en cualquier instante y desencadenar el proceso. Los resultados presentados por Roberts (1958) dan una estimación de la magnitud del proceso acumulativo, el cual es más importante para las plantas que animales, pues pueden permanecer latentes en estado diseminular por períodos más largos. La magnitud de esta acumulación debe ser considerada en el análisis de las sucesiones vegetales en etapas serales más avanzadas, al igual que en las pioneras (Cuadro V-11).

Cuadro V-11. *Acumulación de semillas de malezas en el tiempo, en un sistema de cultivos ocupado previamente por cereales, cultivos de raíces y praderas, según muestreo de Roberts,* 1958.

Especie	*Densidad*
	Número de semillas/m^2
Poa annua	31.735
Polygonum aviculare	6.065
Capsela bursa-pastoris	5.162
Arabidospsis thaliana	3.254
Matricaria chamomilla	2.817
Anagallis arvensis	2.520
Verónica pérsica	2.501
Spergula arvensis	2.271
Aphanes arvensis	1.999
Verónica arvensis	1.860
Papaver dubium	1.757
Stellaria media	1.475
Atriplex patula	1.329
Plantago major	1.095
Fumaria officinalis	739
Matricaria maritima ssp. inodora	640
Verónica hederifolia	531
Chenopodium album	492
Senecio vulgaris	462
Trifolium pratense	422
Sonchus asper	370
Vicia hirsuta	358
Papaver rhoeas	324
Raphanus raphanistrum	317
Cerastium glomeratum	230
Rumex crispus	215
Polygonum convolvulus	168
Thlaspi arvense	166
Viola arvensis	99
Medicago lupulina	15
Especies menores	366
Todas las especies	71.647

El número de semillas viables que germine y se establezca en un determinado suelo y momento, es función de la permanencia de sitios de germinación donde se cumplen los requerimientos para que ello ocurra (Harper, 1961). El porcentaje de germinación, sin embargo, se relaciona también con los mecanismos endógenos que regulan su latencia.

Sistemas silvoagropecuarios

El éxito de una población en un sistema silvoagropecuario, depende de su capacidad de permanecer en la biocenosis. Una población, para que sea exitosa, necesita presentar una buena capacidad de ajuste de la natalidad, mortalidad y, migración en el ambiente donde sus límites de tolerancia fisiológica le dejen vivir y desarrollarse. Estos tres mecanismos son en cierta medida dependientes de la densidad, lo cual significa que al variar la densidad, la tasa de natalidad, mortalidad y migración se altera siguiendo curvas características para cada población.

Los resultados presentados por Pamblad (1968) son indicativos del ajuste dependiente de la densidad que ocurre en la natalidad y mortalidad de varias especies de malezas (Figura V-25). Las malezas han desarrollado una alta capacidad de adaptación por plasticidad, que les permite contrarrestar la extrema variabilidad ambiental o amplitud ecológica inducida en el medio donde la maleza vive. El coeficiente de multiplicación de una maleza, *Conyza canadensis*, en términos de semillas por individuo creciendo en forma aislada fue de 55.596, lo cual significa que si sólo una de esas semillas tiene éxito migratorio y de ecesis en un medio favorable, al cabo de una o dos estaciones de crecimiento, la totalidad del área puede estar colonizada por esta especie. El aumento de la densidad poblacional, en el estudio aludido, desde una a doscientas plantas por maceta, hace que el coeficiente de multiplicación se reduzca a sólo 603 semillas por individuo, lo cual es todavía un valor suficientemente elevado.

Los resultados presentados en la figura indican también que al variar la densidad poblacional, la natalidad seminal es muy variable en términos de semillas por individuo, pero esta fluctuación es de menor rango en términos de semillas por unidad de área. La misma especie demostró una reducción desde 55.596 semillas por maceta cuando la densidad fue de 1 planta por unidad de superficie, valor que sólo bajó a 38.376 cuando la densidad se aumentó a 200 ejemplares por unidad de área. Las especies de malezas y otras plagas tienen una alta homostasis poblacional y se adaptan, en general, a una amplia gama de ambientes y de densidades poblacionales (Cuadro V-12).

Los resultados presentados por Palmblad (1968) son indicativos del por qué las prácticas usuales de control de plagas tales como ratas, langostas de tierra, moscas y malezas en general, corrientemente no tienen éxito. El logro de una pequeña reducción de la densidad original de la población, alcanzada luego de la aplicación de esfuerzos materiales considerables, a menudo no significa mucho desde el punto de vista de la dinámica de la población, puesto que el aumento de la mortalidad se compensa ampliamente con el aumento de la natalidad. Algunos componentes de la natalidad tales como el porcentaje de individuos productores de frutos y el porcentaje de germinación, se presentan en la Figura V-26. En ambos casos, la tendencia general es disminuir al aumentar la densidad, pero lo opuesto ocurre con la mortalidad, pues es mayor en las densidades más elevadas.

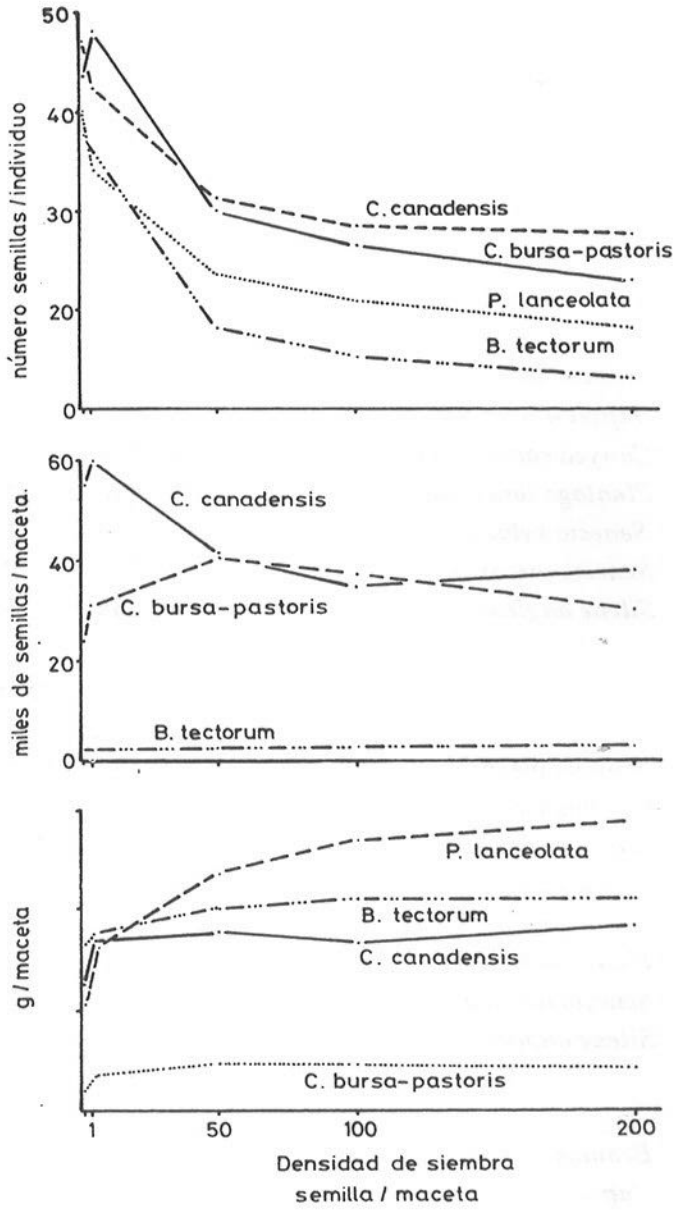


Figura V-25. *Relación entre la densidad poblacional y el logaritmo del número de semillas por individuo, por maceta y peso seco por maceta, según Palmblad (1968).*

El crecimiento y desarrollo de una población está en último término regulado por el medio mismo. El ambiente de una población es equivalente a la capacidad total sustentadora, menos

Cuadro V-12. *Número de semillas de especies de malezas producidas por individuo y peso seco de la parte aérea según su densidad de siembra en macetas (semillas/maceta), según Palmblad (1968), y cálculo de la plasticidad.*

Especie	*Densidad de siembra*					*Plasticidad*
	1	*5*	*50*	*100*	*200*	
	Semillas producidas por individuo					
	número/ind					
Bromus tectorum	2.370	—	65	34	20	– 0,0084
Capsella bursa-pastoris	23.741	6.102	990	451	*210*	– 0,0088
Conyza canadensis	55.596	16.825	1.296	679	603	– 0,0108
Plantago lanceolata	11.980	2.733	228	126	65	– 0,0054
Senecio sylvaticus	3.758	1.319	147	76	62	0,0165
Senecio viscosus	4.275	2.276	194	115	53	– 0,0124
Silene anglica	10.285	3.159	1.329	1.016	352	– 0,0342
	Peso producido por la parte aérea					
	g/unidad de área					
Bromus inermis	5,54	10,17	12,14	13,92	14,84	+ 0,3761
Bromus tectorum	16,62	17,70	19,70	21,00	20,99	+ 0,7918
Capsella bursa-pastoris	2,01	3,44	4,83	4,51	4,16	+ 0,4832
Conyza canadensis	12,70	17,24	17,75	16,66	18,32	+ 0,6932
Plantago lanceolata	10,45	16,69	23,50	26,91	28,69	+ 0,3642
Plantago major	8,05	11,09	13,06	13,74	12,57	+ 0,6404
Senecio viscosus	9,59	13,22	15,94	14,67	15,78	+ 0,6077
Silene anglica	6,56	9,13	10,41	11,66	9,40	+ 0,6979
	Número de semillas producidas por unidad de área					
	número/maceta					
Bromus tectorum	2.370	—	2.850	2.646	2.921	+ 0,8113
Capsella bursa-pastoris	23.741	30.509	40.311	37.196	30.074	+ 0,7894
Conyza canadensis	55.596	59.625	40.845	35.246	38.376	– 0,6903
Senecio sylvaticus	3.758	3.647	4.294	3.746	5.158	+ 0,7286

la fracción del nicho total ocupada por otras poblaciones de la biocenosis. Por eso, al aumentar la capacidad sustentadora del medio, a través de las variaciones climáticas o por modificaciones antropogénicas, si el número de individuos permanece constante, la densidad poblacional disminuye, ya que las disponibilidades per cápita se hacen mayores. Densidad es la relación que existe entre el tamaño ambiental y el tamaño de la población, por lo cual el aumento de la capacidad sustentadora reduce la densidad y afecta consecuentemente su natalidad y mortalidad.

La fracción de la capacidad sustentadora utilizada por cada una de las poblaciones que forman la biocenosis, puede ser alterada por diversos mecanismos. Lo cual, a su vez, modifica la natalidad y mortalidad de cada una de ellas ya que aumenta o disminuye la capacidad sustentadora *per cápita* de cada especia, pues varía de acuerdo a su grado de competencia intra e interespecífica.

Palmblad (1968) llegó a la conclusión que existen cuatro modelos de producción de semilla en las especies estudiadas: 1) producción constante de semilla en un amplio rango de densidades, tal como ocurre con *Bromus tectorum;* 2) reducción en la producción de semilla al aumentar la densidad, tal como ocurre con *Conyza*

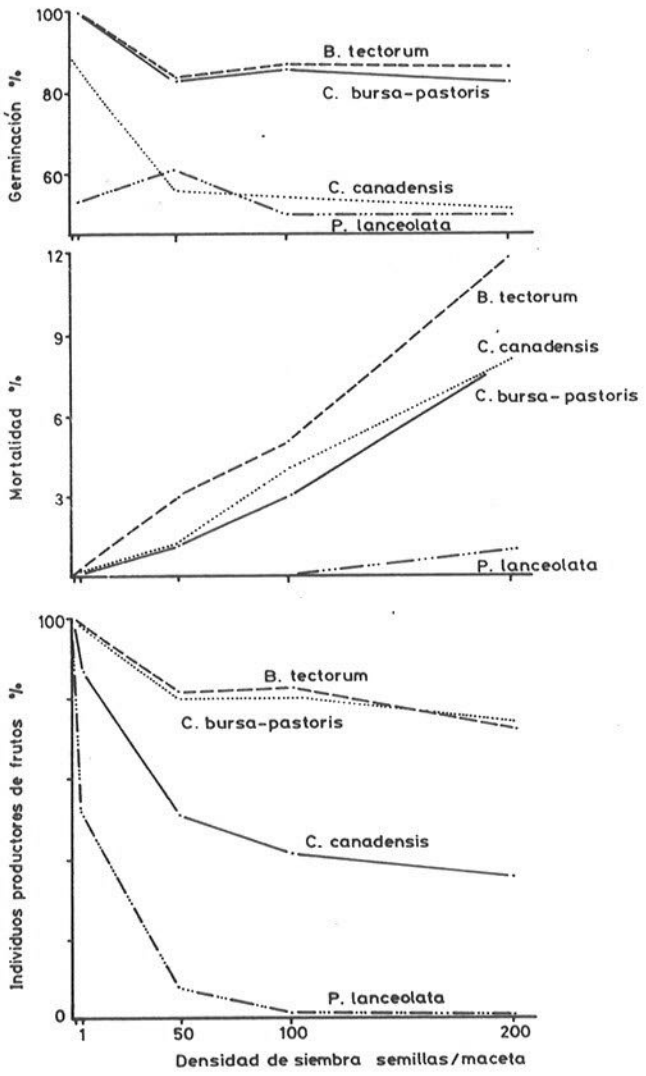


Figura V-26. *Relación entre la densidad poblacional y germinación individuos productores de frutos, y mortalidad (Palmblad,* 1968).

canadensis; 3) aumento en la producción de semillas seguido de su estabilización, tal como ocurre con *Capsella bursa-pastoris,* y 4) respuesta no consistente, tal como ocurre con *Senecio sylvaticus*. Los resultados, en referencia, analizados a la luz de los antecedentes más recientes (Willey y Heath, 1969), hacen pensar que siguen la curva parabólica propuesta por Holliday (1960 a).

El número de plantas maduras producidas se reduce gradualmente al aumentar la densidad poblacional. En un estudio presentado por Harper (1961), donde se sembraron cuatro especies de *Papaver* (amapolas) en dosis de siembra fluctuantes en un rango de ocho veces, se encontró que la densidad de plantas aumentó sólo dos veces. La relación encontrada se ajusta a la fórmula:

$$N = an - bn^2, \qquad \text{donde}$$

N es el número de plantas producidas y n es el número efectivo de semillas, mientras a y b son constantes; los factores que influyen la posibilidad de una semilla de producir una planta madura se mide por a, mientras b mide la relación que existe entre el aumento de la densidad y las probabilidades de sobrevivencia hasta la madurez. Los resultados presentados por el autor citado, indican la existencia de una relación parabólica.

Los resultados presentados por el mismo autor para otra maleza, *Agrostemma githago* son indicativos del empleo de otras estrategias del organismo para adaptarse a un medio cambiante. La adición del cultivo de trigo a la biocenosis, donde originalmente sólo se desarrollaba la maleza, es de por sí una reducción en la fracción de la capacidad sustentadora disponible para *Agrostemma*, por lo cual la reacción de la población es variable de acuerdo a la capacidad ambiental disponible para ella.

Los resultados del estudio indican que *Agrostemma* sigue dos tipos de reacciones: una en base individual y otra poblacional. En base poblacional, los valores aumentan al aumentar la densidad, tal como ocurre en el caso de la densidad de plantas, número de cápsulas por metro cuadrado y número de semillas por metro cuadrado. En todas ellas, la fitocenosis monoespecífica de *Agrostemma* rindió más para la especie maleza que la misma especie en biocenosis biespecíficas, asociadas al cultivo del trigo.

La forma de la curva no está clara ya que las densidades mayores no son suficientemente altas como para indicar si se trata de curvas parabólicas o asintóticas. En base individual, en cambio, el tamaño del atributo disminuye al aumentar la densidad. En densidades muy bajas, incluso pequeños aumentos de número producen una reducción considerable del tamaño individual del atributo, tal como ocurre con el número de cápsulas por planta y el número de semillas por cápsula.

Los resultados de Utida (1955) con un coleóptero, *Callosobruchus chinensis*, siguen la misma tendencia general, ya que al aumentar la densidad aumenta también la natalidad total de la población, pero disminuye la natalidad media por individuo. Sin embargo, el número total de huevos depositados por unidad de área aumenta, incluso en las densidades mayores estudiadas. El diseño experimental no permite, sin embargo, conocer si la forma general de la curva corresponde a la de una parábola o a la de una asíntota. Los resultados del Cuadro V-13 demuestran, sin embargo, un aumento inicial de la cantidad de huevos viables pero, sin embargo, disminuyen al aumentar la densidad a límites muy elevados. Resultados similares se presentan en relación a la mortalidad del coleóptero (Figura V-27).

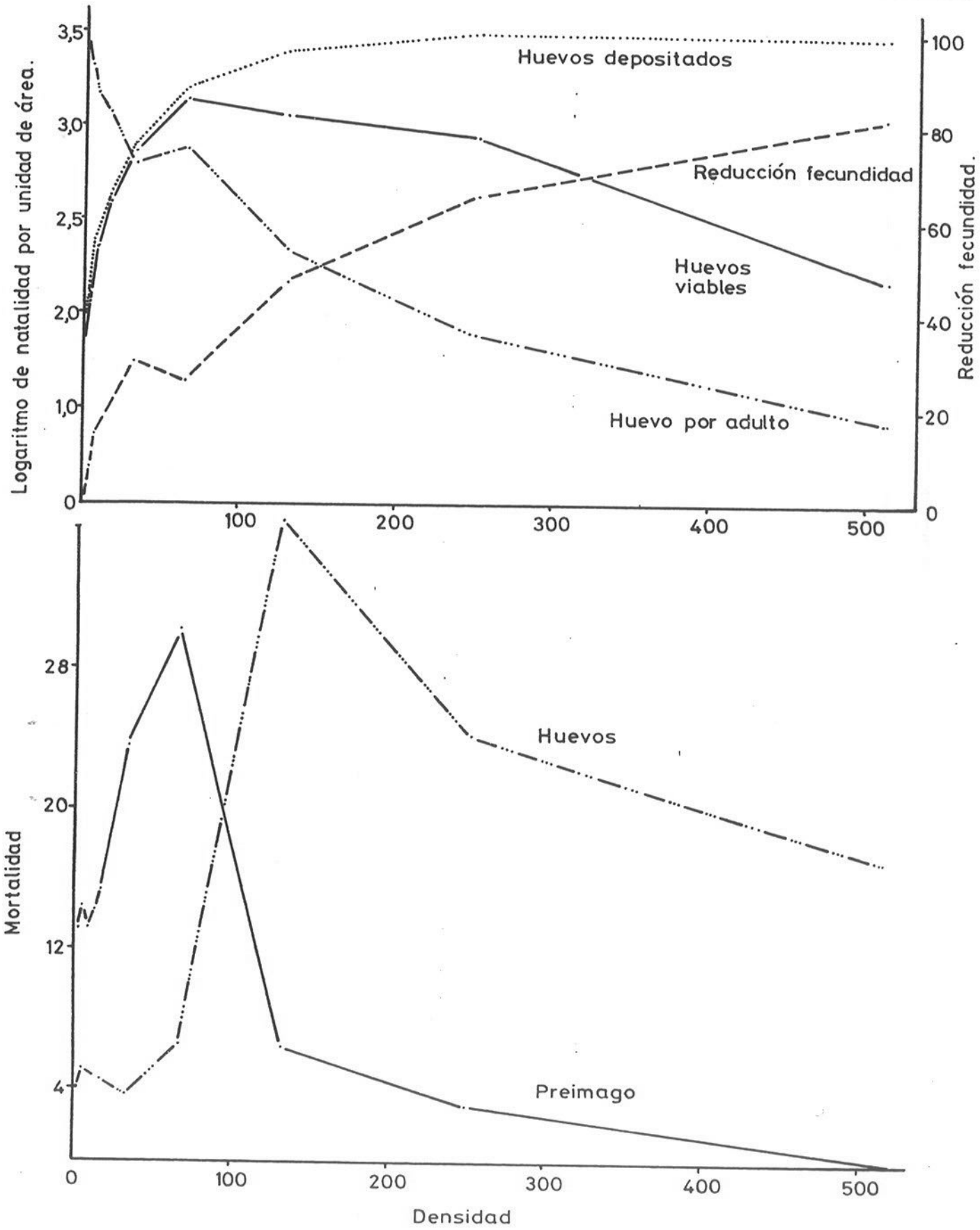


Figura V-27. *Natalidad y mortalidad de un bruco,* Callosobruchus chinensis *en relación a la densidad del adulto (Utida,* 1959*).*

Cuadro V-13. *Influencias de la densidad poblacional en la progenie de un bruco del fréjol* Callosobruchus chinensis, *según Utida (1959)*

Densidad de adultos	*Número*				*Porcentaje*		
	Huevos	*Huevos/ adulto*	*Huevos viables*	*Brucos muertos*	*Reducción fertilidad*	*Mortalidad huevos*	*Mortalidad preimago*
2	68	34	65	8,6	0,0	4,0	12,7
4	125	31	118	19,6	8,4	5,1	14,4
8	230	29	218	34,8	15,6	4,4	12,7
16	443	28	419	85,3	18,6	4,4	15,6
32	767	24	728	255,3	29,7	3,5	23,4
64	1.612	25	1.474	650,0	26,0	6,4	29,8
128	2.310	18	1.169	443,0	47,0	36,2	6,4
256	3.014	12	900	274,0	65,4	24,3	3,1
512	3.096	6	156	0,0	82,3	16,8	0,0

Dos de los componentes de la tasa de mortalidad: la mortalidad de huevos y la mortalidad preimago, aumentan al elevarse la densidad del bruco adulto. Este incremento, sin embargo, ocurre sólo en densidades intermedias, pero luego disminuye. El porcentaje de mortalidad puede aumentar debido al incremento de las probabilidades de adquirir enfermedades infecciosas, tal como se ha reportado en plántulas de pino, donde el ataque de dumping-off aumenta con la densidad (Gibson, 1956).

Otros estudios demuestran (Kiritani y Kimura, 1965) que la densidad ninfal y adulta afecta posteriormente la fecundidad y otros aspectos del comportamiento reproductivo de los adultos. La correlación negativa hallada entre la densidad poblacional en la etapa ninfal con el peso medio de las hembras, longevidad, y fecundidad, confirman estas afirmaciones (Figura V-28).

Los resultados del estudio referido presentan la siguiente relación entre la densidad de las ninfas y el peso corporal (mg):

$$P_p = 190{,}2 - 8{,}27\ N$$

Entre la densidad y longevidad, la relación calculada es de:

$$\text{Longevidad} = 194{,}5 - 9{,}64\ N$$

Entre la densidad y la fecundidad de huevos por hembra, la relación es de:

$$\text{Fecundidad} = 572{,}7 - 34{,}87\ N$$

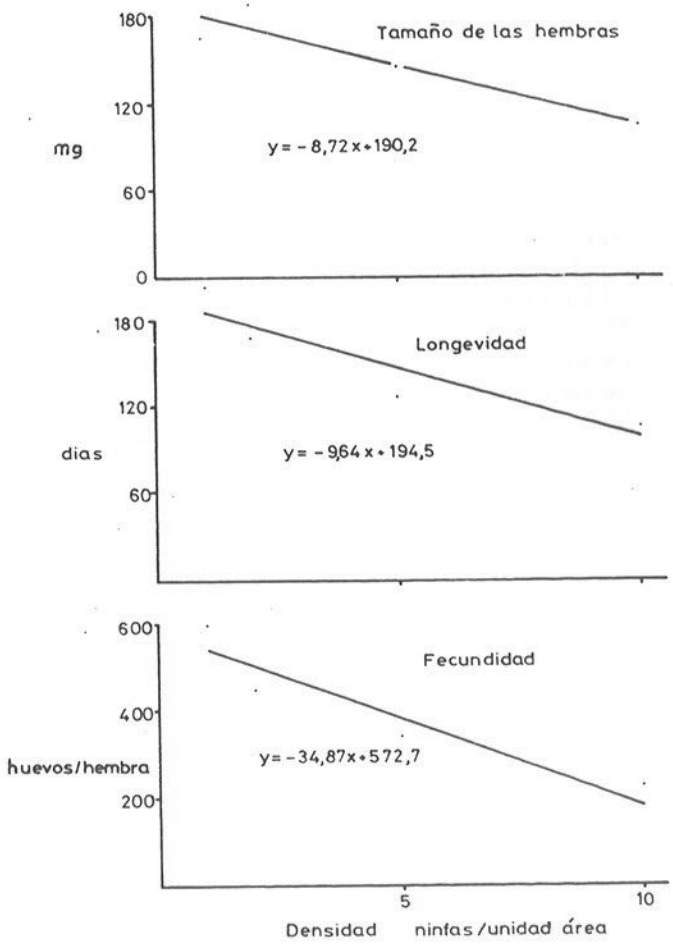


Figura V-28. *Relación entre la densidad de ninfas y peso medio de las hembras, longevidad y fecundidad (Kiritani y Kimura, 1956).*

La densidad ninfal afecta no sólo al peso de los adultos, sino que también las condiciones fisiológicas de las hembras, pues más de la mitad de las provenientes de los grupos mantenidos en densidades altas, fueron estériles. La longevidad de un grupo redujo a la mitad el efecto de la densidad poblacional, que fue mayor en el caso de los adultos que en el de las ninfas.

La impermeabilidad de la cubierta seminal es un mecanismo eficiente para evitar altas mortalidades plantulares, debido a una migración a destiempo. Williams y Elliot (1960) indicaron que *Tifolium hirtum* (trébol rosa) tiene un alto porcentaje de semillas impermeables, lo cual está relacionado con su alta persistencia. Además, según estos autores, el mecanismo que regula la permeabilidad seminal son las altas temperaturas estivales, lo cual coloca en posición ventajosa a este grupo de semillas que germinan a entradas de invierno, pues pueden hacerlo tan pronto como se registra la primera lluvia otoñal y competir favorablemente con las anuales residentes.

Un alto suministro de semillas impermeables, que se hacen permeables en el transcurso del tiempo, minimiza el riesgo de registrar una alta mortalidad cuando la germinación ocurre en condiciones favorables para las diséminulas, pero desfavorables para las plántulas. Por el contrario, un mecanismo invernal de ruptura de la latencia sería también negativo en climas mediterráneos, pues el rápido crecimiento de las plantas anuales residentes se adelantaría a las especies mejoradas, con lo cual las probabilidades de sobrevivencia del *Trifolium* se reducirían considerablemente.

La energía disponible para reproducción (D) es igual a la productividad bruta reproducción (P_a) o energía fotosintetizada, en el caso de las plantas, menos la suma de la energía empleada en la mantención del organismo (M) más la energía invertida en la elaboración del tejido de sostén y otros (S), más la utilizada en la elaboración del tejido fotosintetizador (F):

$$D = PB - (M + S + F)$$

No toda la energía disponible para la elaboración de las unidades reproductivas se emplea en la elaboración de estas unidades, sino que una parte de ella se pierde en el esfuerzo de concentración, costo entrópico de concentración de la energía (E) y la energía contenida en las unidades reproductivas (R):

$$D = R + E$$

La energía contenida en las unidades reproductivas (R) se distribuye en un número variable de unidades de diséminulas (U) de un tamaño o cantidad energética variable (T):

$$R = U \cdot T$$

La natalidad de plántulas es igual al producto de el número de unidades (U) por las probabilidades de éxito de cada unidad (B):

$$\text{natalidad} = U \cdot B$$

Las diversas especies de organismos, a través de su proceso evolutivo han debido optimizar su natalidad de acuerdo a las características de la población y del ambiente donde ella se desarrolla. En general los organismos cuyas diséminulas tienen mayor cantidad de reservas energéticas almacenadas, soportan condiciones adversas con mayores probabilidades de éxito.

El tamaño y forma, sin embargo, debe concordar también con las características de los sitios de germinación, tanto respecto a la densidad de éstos como a las probabilidades de la diséminula de encontrarlos, lo cual significa que su tamaño no debe ser ni excesivamente grande ni pequeño, pues sus probabilidades de éxito disminuyen. Deben, además, tener un mecanismo migratorio compatible con las necesidades del sitio de germinación adecuado.

La natalidad, si las probabilidades de éxito permanecen constantes, es mayor mientras mayor sea el número de diséminulas producidas. Un mayor número de diséminulas permite a la población explorar con mayor éxito por territorios desocupados, cuyo rango ambiental esté circunscrito dentro de sus límites de tolerancia, en estado plantular o infantil.

La cantidad de energía susceptible de ser utilizada en el proceso reproductivo de la población es limitada, pues, como se ha afirmado anteriormente, sólo es el remanente de la energía no utilizada en otros procesos. De ahí que las poblaciones no se encuentren en condiciones de elaborar un número ilimitado de diséminulas del tamaño óptimo. Deben limitar el número, el tamaño o ambos, de manera que la energía total empleada en el proceso no sobrepase lo que la población puede destinar con este propósito. Las poblaciones exitosas son aquellas que logren tener una tasa de natalidad agregada la de inmigración correspondiente, superior a la tasa de mortalidad añadida la de inmigración. Esto es el resultado de un proceso evolutivo integrador de naturaleza muy compleja que debe ser analizado haciéndose un balance energético, y que concluye por conducir a la población a un éxito o fracaso, o bien, en otras palabras, a su presencia en la biocenosis o a su desaparición.

La eficiencia reproductiva (F) de una población puede calcularse de acuerdo a la proporción entre la cantidad de energía empleada en es-

te proceso y el número de organismos exitosos o natalidad (U_e).

$$F = \frac{R + E}{U_e}$$

La eficiencia ecológica reproductiva (F_e) es la relación entre el total de energía bruta producida (P_B) y el número de unidades diseminulares exitosas.

$$F_e = \frac{P_B}{U_e}$$

El tamaño seminal es una de las características menos variables de las plantas (Palmblad, 1968; Hogdson y Blackman, 1956; Gastó y Caviedes, 1976). Aun en los animales, el tamaño al nacer no varía para una especie o raza en particular, dentro de rangos muy ampliados.

El tamaño de la semilla es el resultado de un largo proceso evolutivo en el cual tres mecanismos reguladores diferentes han participado en una u otra forma. Uno de ellos es la cantidad total de energía y recursos que cada organismo o especie puede gastar en la producción de la semilla. Mientras mayor es la cantidad de la productividad neta invertida en la reproducción, menor es la cantidad que el organismo puede gastar en el crecimiento vegetativo de hojas y de tallos. Si el organismo sustrae una alta cantidad de energía en el proceso de reproducción, su habilidad competitiva y la actividad fotosintetizadora puede sufrir debido a la reducción en tamaño del organismo y a su capacidad de utilizar una mayor fracción de la capacidad sustentadora.

La reducción del tamaño diseminular puede compensarse con una mayor producción de semillas, que en términos de biomasa puede significar el mismo costo para la planta madre. Sin embargo, el aumento de la natalidad debido a una mayor cantidad de semillas más pequeñas, las que a su vez producen plántulas de menor tamaño, puede significar un incremento considerable de la mortalidad, ya que los ejemplares más pequeños deben competir con otros de mayor tamaño, originados en semillas más grandes (Black, 1958; Lawson y Rossiter, 1958).

La presión competitiva no se ejerce en igual forma por todos los miembros de la población, aunque estén uniformemente espaciados. Una población sometida a presiones de ambientes limitados desarrolla una jerarquía, donde los organismos de mayor tamaño los cuales a menudo son los nacidos más tempranamente o en sitios de germinación más favorables, tienen ventajas sobre los menos desarrollados, ventajas que se hacen acumulativas (Harper, 1970).

El tamaño de la semilla o diséminula no puede ser independiente del sitio de germinación. Para que éste sea un sitio seguro de acuerdo a la terminología de Harper (1961) debe ajustarse a los requerimientos del tamaño de la semilla y los de la especie. Si cambia el tamaño de la semilla, la tasa de natalidad por unidad de energía y de recursos utilizados en la reproducción mejora o se deteriora, de acuerdo a si se trata de un aumento o disminución de tamaño y de su efecto en la germinación y emergencia.

La proporción de sitios seguros que pueden ser ocupados por las semillas de una especie, cambia al modificarse el tamaño de la semilla. Pero al mismo tiempo la competencia para ocupar otros sitios de germinación, que antes la población no ocupaba, aumenta, pudiéndose así reemplazar a las especies originales.

El tamaño seminal es la resultante de un largo proceso evolutivo que condujo al desarrollo del mejor comportamiento adaptativo de cada especie y población, las cuales, a pesar de desarrollarse en ambientes altamente variables, deben mantener un tamaño constante. Bajo la presión de la densidad poblacional, que puede ser muy variable, el tamaño individual de los organismos y el número de semillas producidas por plantas suele variar entre extremos muy marcados.

Los organismos no nacen en micrositios ubicados al azar sobre la superficie ecotópica. El número y la distribución de sitios seguros de germinación o nacimiento es una característica del ecosistema, donde la plántula u organismo joven encuentra ambientes que cumplen con los requerimientos adecuados para su germinación, nacimiento, emergencia y crecimiento inicial o establecimiento. Los resultados presentados en la Figura V-29 son indicativos que las plántulas nacen sólo en un pequeño porcentaje de la superficie, donde encuentran sus sitios seguros. Uno de los objetivos del manejo de ecosistemas es modificar el número de sitios seguros. Por eso el equilibrio final de la población puede relacionarse más bien con las probabilidades de que las semillas encuentren esos sitios, que de establecer una relación directa de tasas de natalidad o de mortalidad.

Hay finalmente una tercera dimensión del tamaño seminal, en la tasa de natalidad de la población y ésta es la tasa de crecimiento de las plántulas o de los organismos jóvenes. Algunas especies producen diséminulas de tamaño pequeño, pero su desventaja incial se compensa con una mayor tasa inicial de crecimiento. Las probabilidades de sobrevivencia son menores en aquellos organismos que presentan una tasa juvenil o plantular demasiado prolongada, por eso el tamaño al nacer puede ser compensado con su tasa de crecimiento. Las ratas, cerdos y conejos son de pequeño tamaño al nacer, pero tienen tasas juveniles de crecimiento muy elevadas, por lo cual deben venir acompañadas del suministro de abundantes cantidades de alimentos o nutrientes de buena calidad.

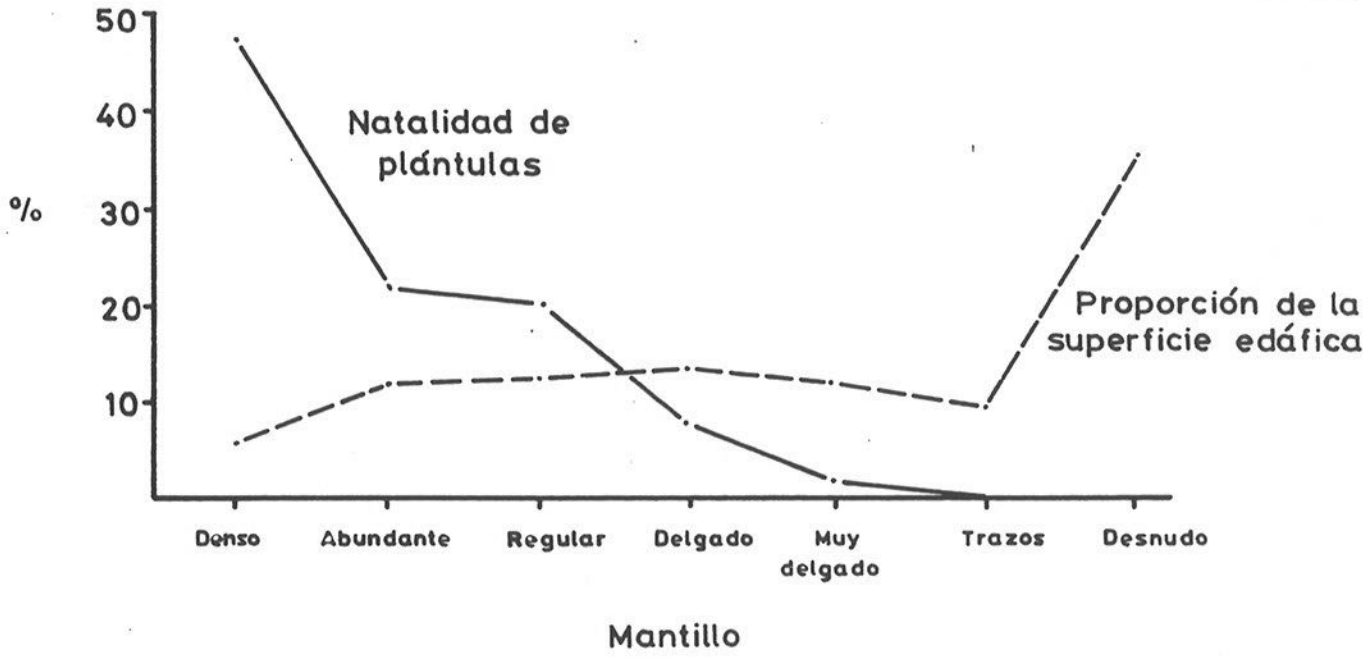


Figura V-29. *Porcentaje de cubierta del suelo por clases de mantillo en un stand de* **Eurotia lanata** *y localización de las plántulas en el stand de acuerdo a la densidad del mantillo o sitio de germinación (Gastó,* 1969).

Las ventajas acumulativas de los organismos de mayor tamaño o más vigorosos sobre los más pequeños o débiles, hace que la población normal original se vaya gradualmente sesgando. En ella una pequeña proporción de los organismos de mayor tamaño domina sobre una mayoría de los más pequeños (Harper, 1970). La simple diferenciación del tamaño de los organismos, que involucran el tamaño de los cotiledones, hipocotil, pecíolo y tallo, puede determinar la forma de alcanzar la dominancia de los organismos más desarrollado sobre los de menor tamaño (Harper, 1964).

La tasa inicial de crecimiento de los organismos está relacionada con su tamaño al nacer, como con los sitios seguros de germinación o nacimiento. El microambiente inmediato que rodea al organismo recién nacido o muy joven, es el principal mecanismo regulador de su tamaño. El concepto de sitio seguro de Harper, incluye también las condiciones para el crecimiento inicial de las plantas y animales.

El microambiente generado por un grupo de varias diséminulas y plántulas puede crear mejores condiciones iniciales para la germinación y crecimiento, simultáneamente con el mejoramiento de la tasa de sobrevivencia infantil de la población. Los resultados de Ferguson y Basile (1967) indican que las posibilidades de sobrevivencia mejoran al crecer en grupos que aquellos que lo hacen aisladamente (Figura V-30).

La regresión calculada por los autores, entre el número de semillas por golpe y su % de éxito, es igual a:

$$\hat{y} = 18{,}49 + 3{,}87x$$

donde el coeficiente de correlación es de 0,99, y es el porcentaje de éxito de las semillas por golpe y x es el número de plántulas emergentes.

El efecto de grupo en la germinación y sobrevivencia de las plántulas, puede ser evaluado calculando la proporción entre el porcentaje de plántulas establecidas y el número de semillas sembradas. Los resultados de Leighton (1972) indican que la tasa de establecimiento fue mayor al emplear dosis de siembra más altas. Aun pequeñas diferencias en el microambiente que rodea la semilla, puede originar grandes cambios en el porcentaje de germinación ecológica, tal como ha sido demostrado por Cristi y Gastó (1971).

Crecimiento y equilibrio

En la literatura ecológica, existe suficiente información para defender la hipótesis de que las tasas de natalidad y de mortalidad son dependientes de la densidad. También se ha demostrado que la capacidad sustentadora del ecosistema varía constantemente en ciclos diarios, estacionales y anuales, al cambiar el clima o al modificarse el ecotopo.

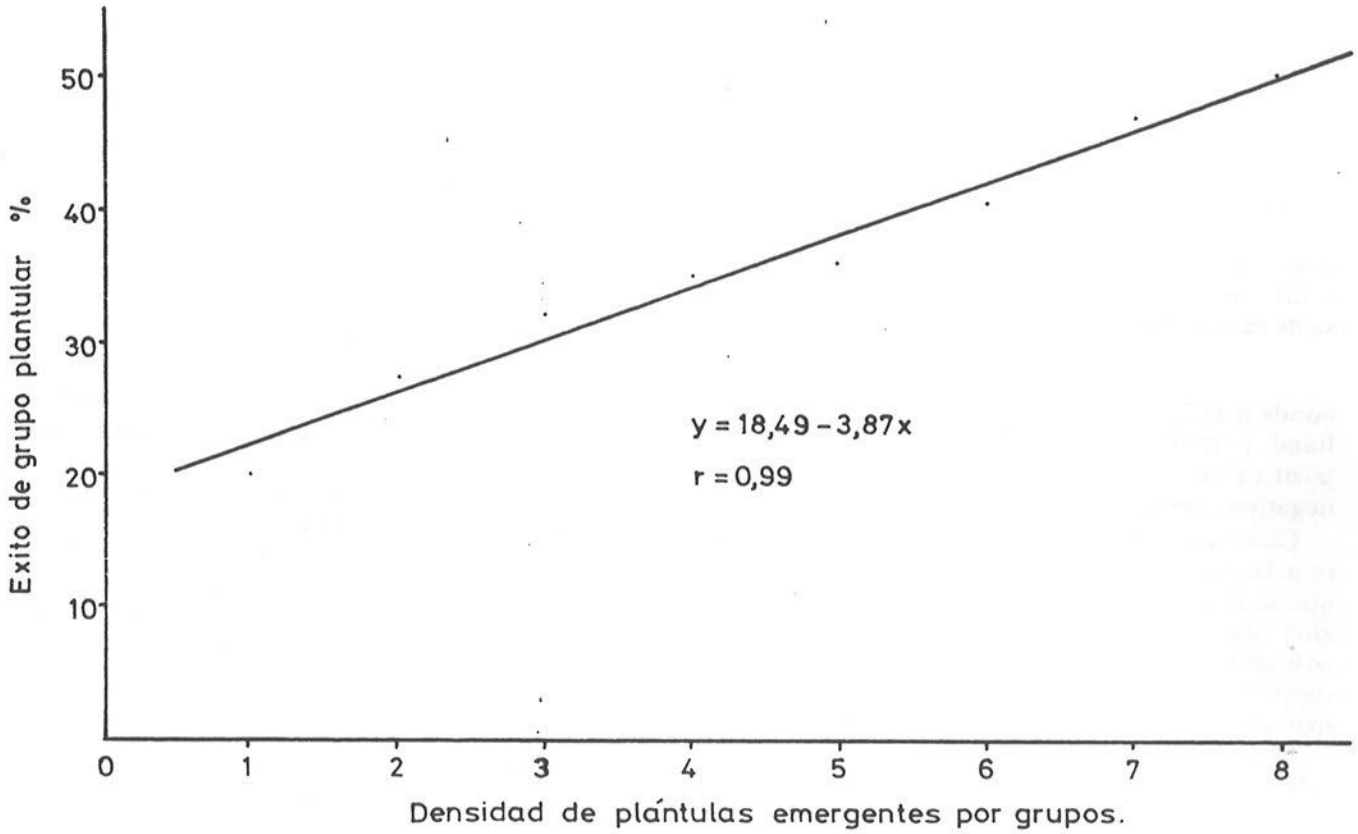


Figura V-30. *Porcentaje de éxito de siembras por golpe de un arbusto* (Purshia tridentata) *en relación al número de plántulas emergentes en cada golpe (Ferguson y Bashle, 1967).*

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

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

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

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

Las relaciones de causa a efecto en la naturaleza no son instantáneas; el tiempo que transcurre entre la acción y reacción es muy variable, pudiendo ser de algunos minutos, días, años e incluso siglos. Siempre que se analice el comportamiento de una población en un sistema cualquiera, debe considerarse en su evaluación a este retardo, histéresis o tiempo de relajamiento.

Las modificaciones antropogénicas sobre el medio natural suelen perseguir objetivos específicos, tales como el mejoramiento del ambiente para una especie particular, que puede ser un cultivo, ganadó, pastizal o bosque. En otros casos, se trata de un efecto indirecto, consecuencia del uso de la tierra con otros fines y su posterior abandono. Es lo que sucede en algunas explotaciones forestales, en la aradura o en el cultivo de al-

gún cereal, que dejan posteriormente el suelo abandonado, creando el ambiente adecuado para muchas especies de plantas y animales que concluyen por ocupar los nichos y territorios.

Mecanismo de ajuste poblacional

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

$$r = n - d \pm m$$

donde n es la tasa de natalidad, d la tasa de mortalidad y m la tasa de migración que puede ser positiva en el caso que se trate de inmigración y negativa cuando se trata de emigración.

Cualquier modificación ambiental que afecte a la capacidad sustentadora del sistema, ya sea que se trate de cambios alógenos o autógenos, origina alteraciones en el valor de la tasa de cambio poblacional; si el resultado final es positivo, significa que la población aumenta, y si es negativo, significa que la población disminuye.

Las poblaciones que se encuentran en equilibrio tienen un valor de r igual a cero. En tal caso:

$$n + m_i = d + m_e$$

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

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

Algunos ejemplos pueden servir para ilustrar la diferencia que existe entre los dos grupos de organismos a que se ha hecho referencia. Entre los organismos en que sólo se cosecha una fracción de ellos, mientras el resto sigue vivo y produciendo, se tiene la leche de vacunos y caprinos, la lana de oveja, el pelo de caprinos y auquénidos, las manzanas, duraznos, frutillas y muchos otros frutos. Se tiene, además, a los coquitos de la palma chilena *(Jubea chilensis)*, los piñones de araucaria *(Araucaria araucana)*, la resina del *Pinus maritima*, la savia del arce azucarado *(Acer saccharum)*, el corcho del alcornoque *(Quercus suber)*, el forraje de la alfalfa *(Medicago sativa)* o del pasto ovillo *(Dactylis glomerata)*, la caña de azúcar, los huevos de gallinas, el guano de cerdos y aves y muchos otros más.

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

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

El segundo grupo de organismos es aquel cuyo producto o cosecha son los organismos mismos, los cuales se retiran del sistema y se destruyen para ser destinados a los fines antropogénicos que se les asigne. En este grupo de poblaciones se tiene a los bovinos y ovinos de carne, maíz de ensilaje, pollos broiler, madera y leña de troncos de árboles, savia azucarada o miel de palma *(Jubea chilensis)*, que se obtiene luego de cortada la planta, producción de carne a través de la caza de venados o aves silvestres, producción de trigo, remolacha y otros cultivos cuyo producto final es la parte vegetativa de la planta, o bien, que ésta muere al dar el fruto.

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

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

$$n = d$$

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

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

$$n \neq d_n + d_a$$

Ahora bien, si la natalidad es mayor que la suma to-

tal de las diversas mortalidades existe un aumento de la densidad.

$$n > d^n + d_A$$

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

$$N < d_N + d_A$$

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

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

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

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

$N_{(t)} = N_0 e^{\gamma t}$ correspondiendo al tiempo t,

Ello significa que el cambio de número (dN) por cambio de tiempo (dt), es igual a la capacidad innata de aumento por el número de organismos; siendo $N_{(t)}$ la densidad o número de organismos al tiempo t, N_o la densidad al tiempo inicial cero, e la base del logaritmo natural y γ el valor de r en la ecuación. Las causas que provocan las diferencias entre la capacidad innata de aumento de la población y la tasa natural de aumento (r) corresponde ser estudiadas por el ecólogo o quien maneje el sistema silvoagropecuario con el objeto de determinar los factores reguladores de la diferencia entre ambos. En las poblaciones naturales, bajo condiciones ilimitadas del ambiente, r reemplaza la capacidad innata en las ecuaciones. En ambientes ilimitados, el valor de γ se calcula de la siguiente manera:

para

$$t = 1$$

$$N = N_o e^{\gamma t} \text{ ; si } t = 1$$

$$N_1 = N_o e^{\gamma}$$

$$\frac{N_t - N_{t-1}}{N_{t-1}} = r$$

si t = 1

$$\frac{N_1 - N_o}{N_o} = r$$

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

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

$$\gamma \, Lne = Ln(r + 1)$$

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

En ambiente limitado el valor de γ se calcula de la siguiente manera:

$$\frac{N_1 - N_o}{N_o} = r$$

$$\frac{\dfrac{K}{1 + C_0 e^{-\gamma}} \quad \dfrac{K}{1 + C_o}}{\dfrac{K}{1 + C_o}} = r$$

$$\frac{K(1 + C_0)(1 + C_0 e^{-\gamma}) \quad (1 + C_o)}{(1 + C_o e^{-\gamma})(1 + C_o) K} = r$$

$$\frac{C_o - C_o e^{-\gamma}}{1 + C_0 e^{-\gamma}} = \frac{C_o (1 - e^{-\gamma})}{1 + C_0 e^{-\gamma}} = r$$

$$(1 + C_o e^{-\gamma})r = C_o(1 - e^{-\gamma})$$

$$r + rC_o e^{-\gamma} = C_o - C_o e^{-\gamma}$$

$$r - C_o = (-rC_o - C_o)e^{-\gamma}$$

$$C_o - r = (rC_o + C_o)e^{-\gamma}$$

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

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

$$\gamma = Ln \left[\frac{C_o (r + 1)}{C_o - r} \right]$$

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

$$N_t = N_o \left[1 + \frac{r}{i} \right]^{it}$$

donde: N_t es el número al momento t
N_o N_o es el número al momento cero
i es el número de veces por temporada
r r es la tasa de cambio de la temporada
t es tiempo.

En ambientes limitados, sin embargo, la población no puede continuar creciendo ilimitadamente; pues al aumentar su densidad, la presión de la población sobre el medio y de éste sobre la población, también aumenta, lográndose finalmente un equilibrio entre ambos. La ecuación logística de Ver Hulst propuesta en 1848 es un modelo teórico que se ajusta a la curva de crecimiento de las poblaciones en ambientes limitados, donde la tasa de incremento disminuye al aumentar el tamaño de la población. La ecuación es la siguiente:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right), \quad \text{correspondiendo al tiempo t}$$

$$N_t = \frac{K}{1 + C_o e^{-\gamma t}}$$

donde K es la densidad poblacional cuando la población alcanza su equilibrio, N es la densidad en un momento determinado, que puede ser al momento inicial N_o y al momento N_t (Figura V-31).

γ, al igual que en el caso anterior es igual a:

$$\gamma = \text{Ln}\,(r + 1) \qquad \text{y}$$

$$N_t = \frac{K}{1 + C_o e^{-\gamma t}} \qquad \text{y}$$

$$C_o = \frac{K - N_o}{N_o} \qquad \text{y}$$

$$e^{\gamma t} = \frac{N_t (K - N_o)}{N_o (K - N_t)}$$

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

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

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

$$N_t = N_o e^{\gamma t}$$

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

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

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

lo cual significa que se ha alcanzado el equilibrio poblacional. El tamaño de la población al momento del equilibrio o densidad K es variable para cada población, de acuerdo a la capacidad sustentadora ambiental donde ésta se desarrolla (Cuadro V-14).

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

El valor de r de las poblaciones que se desarrollan en ambientes ilimitados es constante, cualquiera que sea la densidad poblacional. En ambientes limitados el valor de r, en cambio, disminuye proporcionalmente al valor de (K − N)/K (Figura V-32).

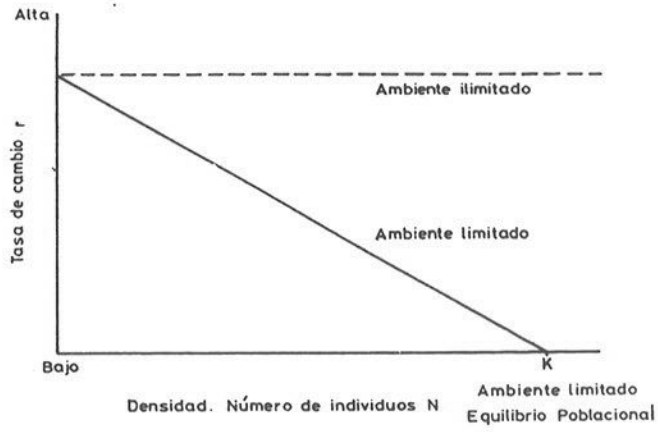


Figura V-32. *Valor de la tasa de cambio de la población (r) de acuerdo a la densidad poblacional, en ambientes limitados e ilimitados.*

Sistemas silvoagropecuarios

La ecología de la invasión de malezas y otras plagas del agro como asimismo de la ocupación de nichos y territorios por cultivos y ganadería, si-

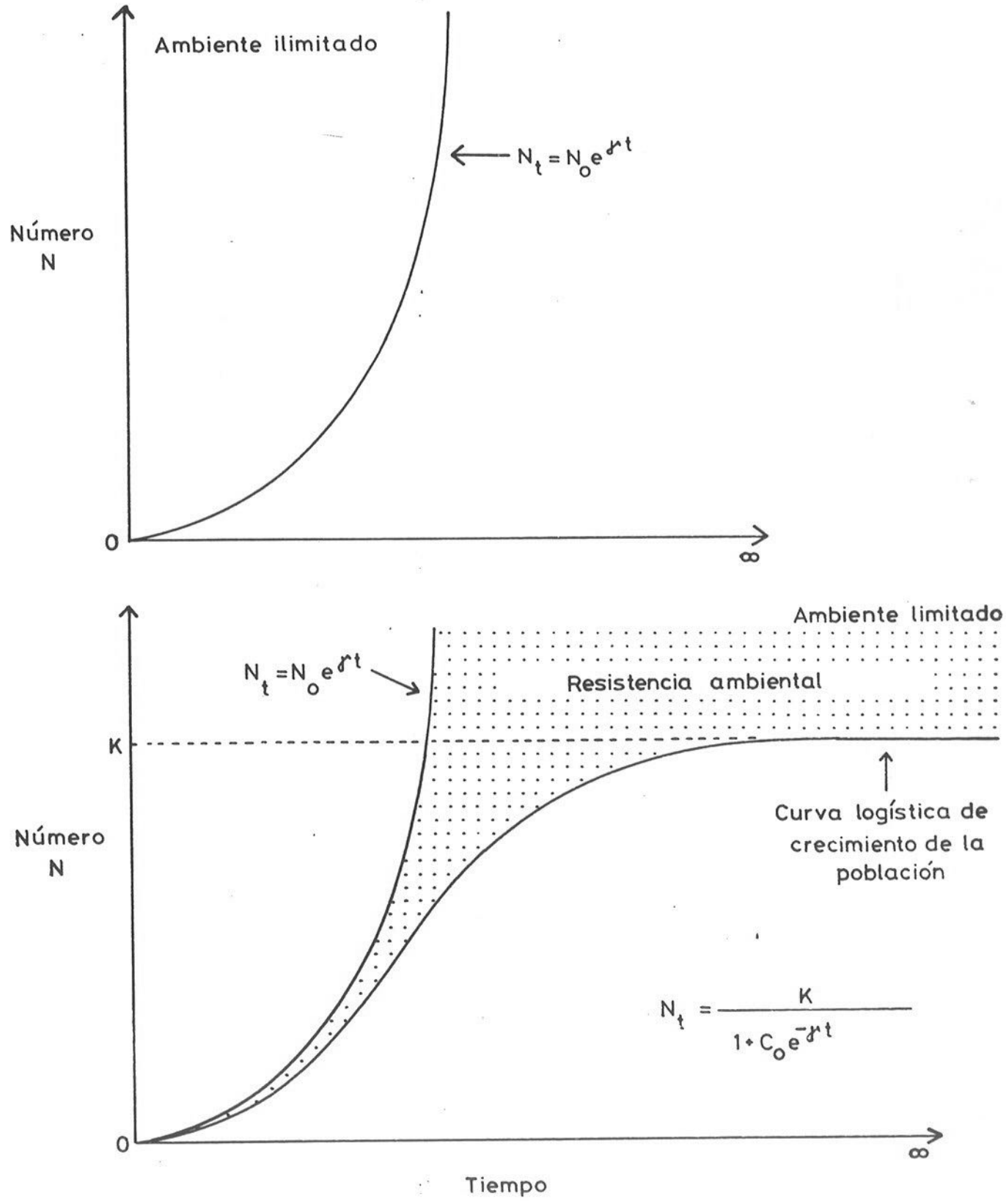


Figura V-31. *Aumento de la densidad poblacional (N) en ambiente ilimitado (gráfico superior) y en un medio de capacidad sustendora limitada (gráfico inferior).*

Cuadro V-14. *Ejemplo del crecimiento de una población en ambiente ilimitado y limitado, donde* $N_0 = 55$; *t = años;* $K = \infty$ *en la población del ambiente ilimitado y* $K = 500$ *en la del ambiente limitado;* $r = 0{,}30$; γ *en ambiente ilimitado* $= 0{,}262364$; γ *en ambiente limitado* $= 0{,}300147$.

Ambiente ilimitado		*Ambiente limitado*	
Año	$N_T = N_0 e^{\gamma t}$	*Año t*	$N_T = \frac{K}{1 + C_0 e^{-\gamma t}}$
0	55,00	0	55,00
1	71,50	1	71,50
2	92,95	2	91,92
3	120,83	3	116,60
4	157,08	4	145,54
5	204,21	5	178,32
6	265,47	6	214,02
7	345,11	7	251,29
8	448,65	8	288,49
9	583,24	9	324,04
10	758,22	10	356,57
11	985,68	11	385,22
12	1.281,34	12	409,61
13	1.665,80	13	429,75
14	2.165,55	14	445,00
15	2.815,21	15	458,85
16	3.659,77	16	468,85
17	4.757,71	17	476,55
18	6.185,01	18	482,42
19	8.040,52	19	486,86
20	10.452,67	20	490,20
21	13.588,47	21	492,70
22	17.665,00	22	494,57
23	22.965,50	23	495,97
24	29.853,83	24	497,01
25	38.809,98	25	497,78
26	50.452,97	26	498,35
27	65.588,82	27	498,78
28	85.269,45	28	499,09
29	110.845,07	29	499,33
30	144.098,57	30	499,50
31	187.328,07	31	499,63
32	243.526,41	32	499,73
33	316.584,29	33	499,80
34	411.559,44	34	499,85
35	535.027,13	35	499,89
36	695.534,95	36	499,92
37	904.195,6	37	499,94
38	1.175.453,9	38	499,96
39	1.528.089,2	39	399,97
40	1.986.515,8	40	499,98

41	2.582.470,0	41	499,98
42	3.357.209,9	42	499,99
43	4.364.371,5	43	499,99
44	5.673.684,5	44	499,99
45	7.375.786,0	45	499,99
46	9.588.518,5	46	500,00
47	12.465.068	47	500,00
48	16.204.584	48	500,00
49	21.065.957	49	500,00
50	27.385.732	50	500,00

gue en cierta medida la ecuación de la curva logística de Ver Hulst (1844 y 1846). El crecimiento inicial de la población es muy rápido, pero a medida que la densidad poblacional aumenta, el valor de r disminuye hasta que se hace finalmente igual a cero, por lo cual la densidad poblacional se estabiliza en el valor K.

El crecimiento de la población es elevado cuando la diferencia entre la densidad en un momento determinado (N_t) y la densidad de la población en equilibrio (K) es grande. En términos absolutos, el aumento es mayor cuando existe un número suficientemente elevado de ejemplares capaces de reproducirse. Por eso el mayor crecimiento de la población se produce en densidades intermedias cuando la tasa de cambio es sólo la mitad de su potencial y la densidad alcanza también al cincuenta por ciento de su capacidad sustentadora, o K/2.

Un organismo introducido a un ambiente favorable aumenta inicialmente en densidad en forma rápida, pero luego de algún tiempo su crecimiento poblacional se detiene. Desde ese instante la población fluctúa entre límites muy restringidos en comparación con lo teóricamente posible. Las poblaciones naturales están reguladas por diversos mecanismos, los cuales actúan más severamente cuando las densidades son altas que cuando disminuyen (Lack, 1954).

Un ejemplo que ilustra el rápido aumento que se logra al ocupar nichos y territorios originalmente desocupados, es el de la introducción de la oveja en Chile a mediados del siglo XVI. Luego de la matanza de la totalidad del ganado ovino, ordenada por el cabildo de Santiago en el año 1551, fueron importadas unas pocas ovejas en los años inmediatamente posteriores. Ellas se multiplicaron tan rápidamente que el historiador Francisco Encina calcula que en 1600 ya existían en el área de influencia de la capital alrededor de 800.000 cabezas, con lo cual se copó la capacidad sustentadora ovina que tenía el ecosistema en ese entonces. Una curva similar de crecimiento de la población ovina es la que se registró en la Patagonia chilena desde mediados del siglo pasado, cuando el ovino se introdujo, hasta el primer tercio del presente siglo, cuando se alcanzó el equilibrio poblacional (Figura V-33). La

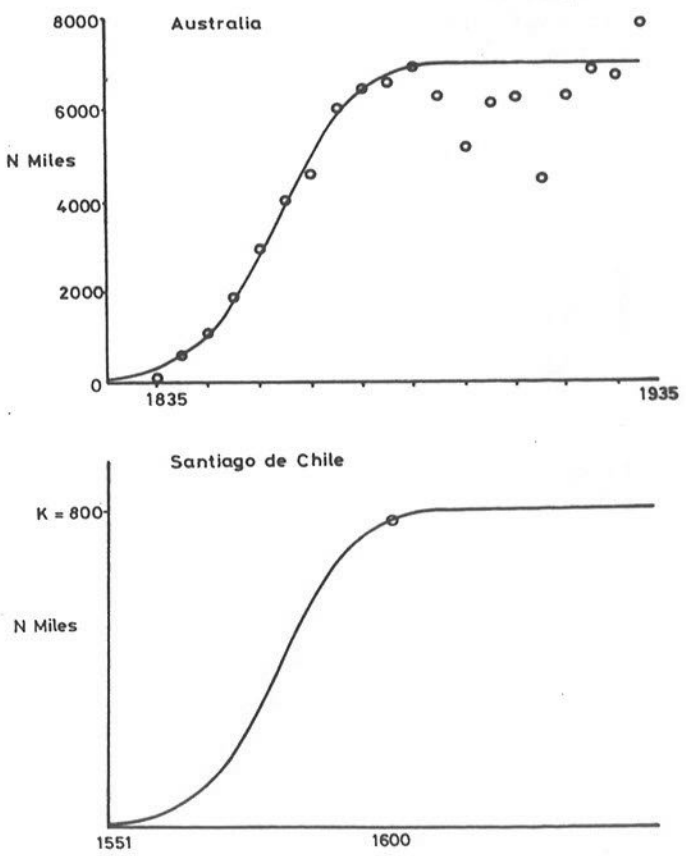


Figura V-33. *Curvas logísticas de crecimiento de la población ovina desde la introducción de la especie en Australia (gráfico superior) según Davidson (1938) y en los términos de Santiago de Chile (gráfico inferior), según varias fuentes.*

introducción del ovino en Australia sigue la misma curva, como asimismo otras poblaciones de levaduras, ratas, malezas y de otros animales y plantas (Davidson, 1938; Pearl, 1930).

Las densidades poblacionales en equilibrio K varían entre límites muy restringidos. En aves, por ejemplo, el rango, frecuente de variación es de dos a seis veces, siendo ocasionalmente hasta diez veces superior en los años de mayor abundancia que en los más restringidos. Este rango, sin embargo, es muy inferior a la capacidad innata de aumento de la población (Lack, 1954). En sistemas silvoagropecuarios las variaciones poblacionales son mínimas, muy inferiores a las de las poblaciones naturales que se desarrollan en ambientes sin control antropogénico.

Un aumento de la densidad se puede lograr después de alcanzarse el equilibrio a través del aumento de la capacidad sustentadora disponible para la población. La presente crisis en la producción de alimentos que se observa en algunas naciones en desarrollo, tiene su origen en la falta de comprensión de las estrategias que se aplican en el crecimiento poblacional de territorios y nichos no saturados, versus las estrategias que deben aplicarse en aquellos que ya se encuentran saturados (Figura V-34).

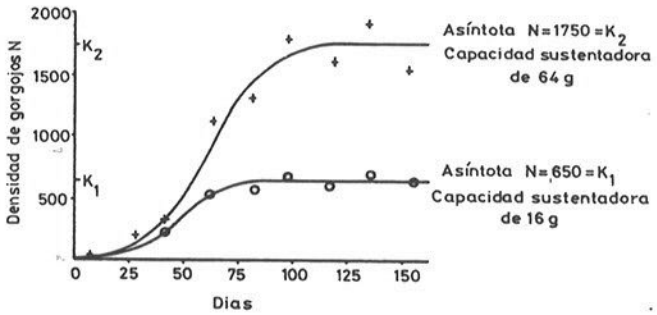


Figura V-34. *Efecto de la alteración de la capacidad sustentadora del ecosistema en la densidad de gorgojos* (Trifolium confusum) *en laboratorio. Curva logística de crecimiento de la población en dos ecosistemas de capacidades sustentadoras diferentes; uno con adición de* 16 *g de harina y el otro de* 64 *g, según Gause (Allee et al.* 1949).

El factor regulador del crecimiento poblacional no está constituido, sin embargo, por las disponibilidades de alimentos o de recursos (Elton, 1946). De ser así, se observarían a menudo poblaciones sufriendo hambrunas y ello no ocurre, pues antes que se alcancen esos niveles, otros mecanismos ya han ejercido su acción. El estudio presentado por Southwick (1955) con ratas domésticas (*Mus musculus*) confirma esta hipótesis. Las tasas de natalidad declinaron al aumentar la densidad de ratas, a pesar de existir abundante disponibilidad de alimentos. La fecundidad disminuyó al reducirse la cantidad de machos productores de espermios y de hembras ovulantes, debido a que voluntariamente redujeron su consumo de alimentos.

En la mayoría de las poblaciones animales es muy raro encontrar muerte por hambruna, lo cual no es un factor dependiente de la densidad, de importancia en el control de la densidad poblacional, excepto en casos excepcionales. En la mayoría de los casos, sin embargo, el tamaño de la población depende de las disponibilidades de alimentos, aunque la población no sobrepasa las disponibilidades alimentarias que existen en condiciones naturales.

La amenaza de una hambruna futura y no la hambruna en el momento mismo, parece ser el factor determinante de la densidad poblacional. Con anterioridad a la ocurrencia de la hambruna, la población debe limitar su crecimiento para evitar los resultados desastrosos que se originan en la sobreexplotación (Wynne-Edwards, 1964).

Harper (1961) ha concluido que la población puede ser regulada por cuatro factores diferentes, y que son el número de sitios seguros de germinación o nacimiento, la limitación de las disponibilidades de alimentos, la interacción con poblaciones de predatores y de parásitos y la regulación por factores intrínsecos de la especie.

Las poblaciones animales se autorregulan por convenciones sociales. Básicamente la densidad poblacional se establece por las disponibilidades de alimentos del medio, pero el sistema de convenciones actúa como la maquinaria homostásica que previene que la población se aleje en exceso de su densidad óptima. El mecanismo actúa controlando la tasa de reclutamiento, creando presión de emigración o produciendo tensiones que originan una mortalidad en gran escala (Wynne-Edwards, 1964).

La ecuación propuesta por Caperon (1967) para determinar el crecimiento de poblaciones limitadas en el suministro de un recurso, el alimento, se aplica a modelos de crecimiento dependientes de la densidad:

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = \frac{rb}{b + A}$$

donde N es la densidad poblacional, b concentración del recurso limitado y A·y r son constantes.

La constante A es la resultante de la proporción de dos tasas de constantes: k_3/k_1, donde k_1 es la tasa constante asociada con la primera etapa en la ingestión de alimento y k_3 está asociado con la segunda etapa de la liberación del sitio de absorción. La constante r es la expresión compuesta $k_3 C_o/qN$, donde C_o/N es el número de sitios de adsorción por individuo y q es la cantidad

de alimento requerido para producir un nuevo individuo.

El aumento de la capacidad sustentadora del ambiente puede tener su origen en las modificaciones antropogénicas, o bien, en la aplicación de un manejo más eficiente de las poblaciones. Un ejemplo que hace resaltar esta diferencia es el del aumento de la masa de bovinos en Chile, entre los años 1930 a 1968. El número de cabezas existentes en ese entonces era de 2.387.940 y se incrementó hasta alcanzar 2.910.710 lo cual significa un aumento de 22,0 % en la densidad bovina del país. La producción en términos de miles de toneladas, sin embargo, aumentó en un porcentaje mucho mayor, equivalente a 56,8 %, pues se elevó desde 80.100 toneladas en 1930 a 125.600 toneladas en 1968. Ello significa que hubo un aumento de la capacidad sustentadora al mejorar o habilitar nuevas praderas en terrenos originalmente ocupados por bosques, matorrales u otras biocenosis y el resto, equivalente a 34,8 %, se debió a un mejoramiento de la eficiencia (ODEPA, 1970). La situación es, en verdad, mucho más compleja que lo indicado en el ejemplo, pues la ganadería ha ido siendo paulatinamente desplazada a los suelos de peor calidad, por lo cual el mejoramiento de la eficiencia ganadera puede estimarse que ha sido varias veces superior a lo indicado por las cifras.

En ambientes estables no es necesario una alta capacidad de ajuste de la población a límites fluctuantes de capacidad sustentadora. Las poblaciones que se desarrollan en esos ambientes viven constantemente en densidades cercanas a la capacidad sustentadora o límite K. La escasez de alimento, nutrientes o agua hace que, en general, los vegetales se ajusten principalmente a la capacidad sustentadora a través de su plasticidad anatomomorfológica pero, en cambio, en los animales se modifica la tasa de natalidad y mortalidad (Harper, 1961).

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

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

Muchas especies presentan dos mecanismos diferentes de reproducción: uno sexual y otro vegetativo. El mecanismo sexual es más eficiente en términos de gastos de energía en la producción de cada unidad reproductiva. Es por ello que la exploración de nuevos territorios donde migrar y establecerse, se hace a través de semillas u otros órganos sexuales de pequeño tamaño, pero producidos en grandes cantidades numéricas. Los organismos que viven en ambientes catastróficos también utilizan la reproducción sexual, ya que la plasticidad de la población para colonizar un número variable de sitios seguros y de nuevos territorios se logra con un costo menor de energía, pues las probabilidades de fracaso son muy elevadas. Este grupo de especies corresponde a lo que Harper (1970) denomina las especies del grupo o mecanismo r.

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

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

La presencia de una especie en un ecosistema es un fenómeno que en alguna medida depende de la densidad, pues para que la población natural sea exitosa debe estar en condiciones de permanecer como un integrante de la biocenosis. Para que ello ocurra, el valor de r de la población debe ser igual a cero en las etapas cuando la población se

encuentra en equilibrio, lo cual implica que el valor de la densidad N debe ser mayor de cero:

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

El ambiente de una población está compuesto de recursos, hábitat y tensión mecánica. Las disponibilidades per cápita de recursos son dependientes de la densidad. A mayor disponibilidad de recursos tales como agua, energía luminosa, nitrógeno y otros nutrientes, mayor es la capacidad ambiental. La mayor capacidad ambiental o sustentadora no es suficiente para maximizar la densidad de una especie en el sistema, pues se necesita también que el valor de r sea igual a cero cuando N sea máximo.

$$r = 0, \text{ cuando } N = N_{max}$$

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

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

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

De los valores originales calculados en la curva logística de Ver Hulst, puede obtenerse otra curva, que relacione los incrementos poblacionales o dN/dt con la densidad poblacional (Figura V-35). Uno de los objetivos que se persigue en

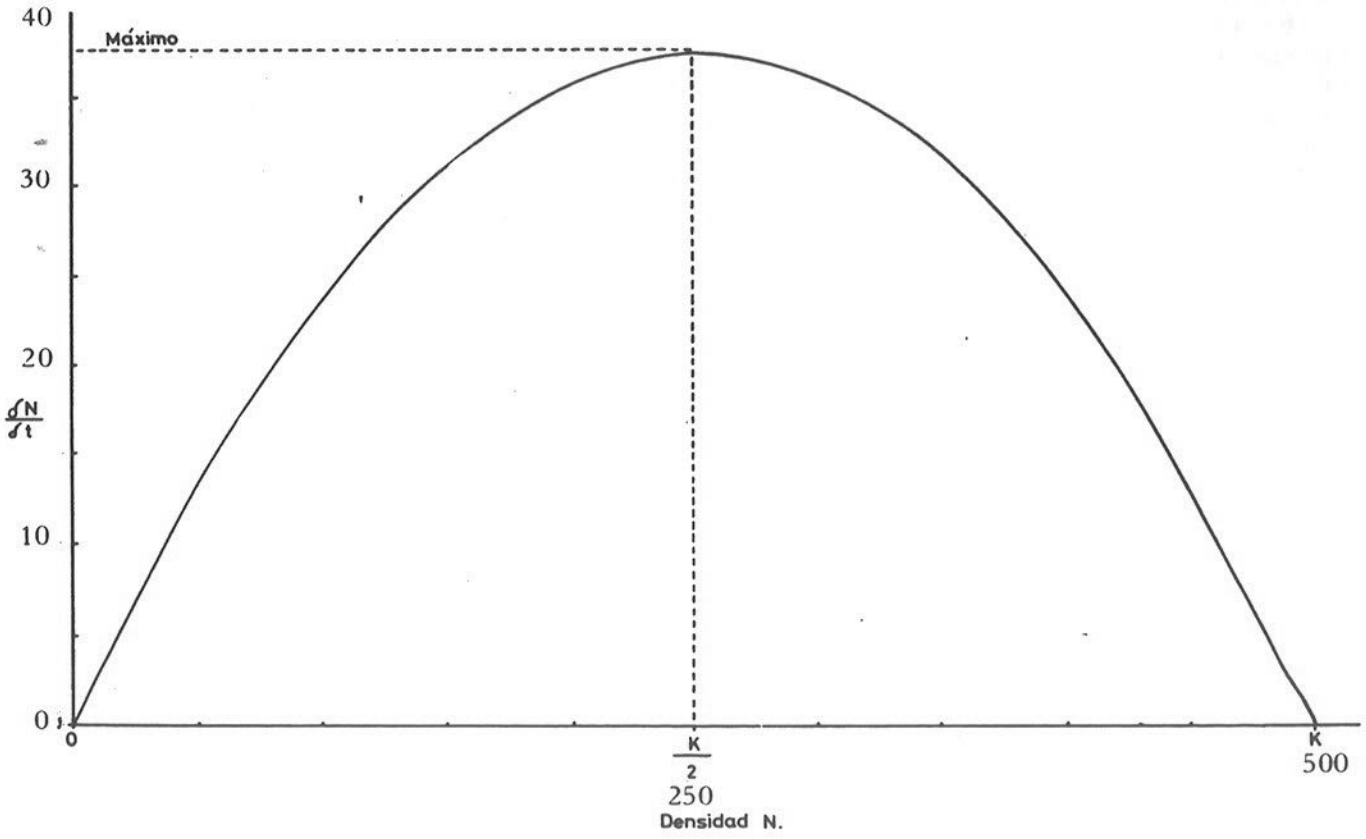


Figura V-35. *Relación entre la densidad o número de organismos por unidad de superficie (N) y los incrementos en número de una población (dN/dt) que se ajusta a la curva logística de* VER HULST. *Las cifras corresponden a los de una población hipotética con* $K = 500$; $r = 0{,}3$; *citada como ejemplo en el Cuadro* V-14.

el manejo de poblaciones es cosechar el mayor número o peso de la población, sin dañársele ni reducírsele. El buen manejo de poblaciones implica mantenérselas en la densidad adecuada simultáneamente con maximizar la cosecha.

Si se tiene que:

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

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

$$e^{-\gamma t} = \left(\frac{K}{N_{(T)}} - 1\right) \frac{1}{C_o}$$

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

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

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

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

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

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

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

$$\frac{dN}{dt} = N^2_{(t)} \cdot \frac{\gamma C_o}{K}\Bigg] \left(\frac{K}{N_{(t)}} - 1\right) \frac{1}{C_o}\Bigg]$$

$$= N^2_{(t)} \frac{\gamma}{K} \left[\frac{(K - N_{(t)})}{N_{(t)}}\right]$$

$$= N_{(t)} \cdot \frac{\gamma}{K} [K - N_{(t)}]$$

$$\frac{dN}{dt} = \gamma N_{(t)} - \frac{\gamma}{K} N_{(t)}$$

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

$$,AX + AX^2 \text{ , donde } A = \gamma; B = -\frac{\gamma}{K} = N_{(t)},$$

cuya curva general es la de la parábola, tal como se presenta en la Figura V-35.

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

$$n > d$$

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

$$n < d$$

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

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

$$n = d$$

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

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

$$^{n}\text{natural} + {}^{n}\text{artificial} = {}^{d}\text{natural} + {}^{d}\text{artificial}$$

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

Si se toma nuevamente el ejemplo citado en el Cuadro V-14, donde se consideró una población desarrollándose en un ambiente limitado, que tenga una capacidad sustentadora K = 500 individuos y una tasa de cambio poblacional, cuando no existe interferencia intraespecífica de r = 0,3, se tiene que para las distintas densidades la cosecha sostenida de ejemplares dN/dt es igual a los valores que a continuación se indica:

Densidad poblacional. N	*Cosecha sostenida de individuos para la densidad respectiva. dN/dt*
0	0,00
2	0,60
5	1,48
10	2,94
20	5,76
50	13,51
75	19,13
100	24,01
125	28,14
150	31,52
175	34,14
200	36,02
225	37,14
250	37,52
275	37,14
300	36,02
325	34,14
350	31,52
375	28,14
400	24,01
425	19,13
450	5,76
475	2,94
498	0,60
500	0,00

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

En el primer caso no existe natalidad, porque la población está ausente, por ello la mortalidad artificial o cosecha debe también ser igual a cero. En el otro caso, en cambio, la densidad poblacional es demasiado alta, por lo cual la tasa de natalidad se deteriora simultáneamente al presentarse una tasa de mortalidad natural muy elevada (Figura V-36).

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

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

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

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

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

$$n \cdot N \text{ es máximo}$$

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

$n \cdot N$, cuando el producto sea máximo y por lo tanto, la mortalidad será igual a:

$$\text{Máxima } n \cdot N = d \cdot N$$

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

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

En biocenosis permanentes, aun cuando la cosecha de biomasa durante un período corto pudiera ser mayor aumentando la extracción, es nece-

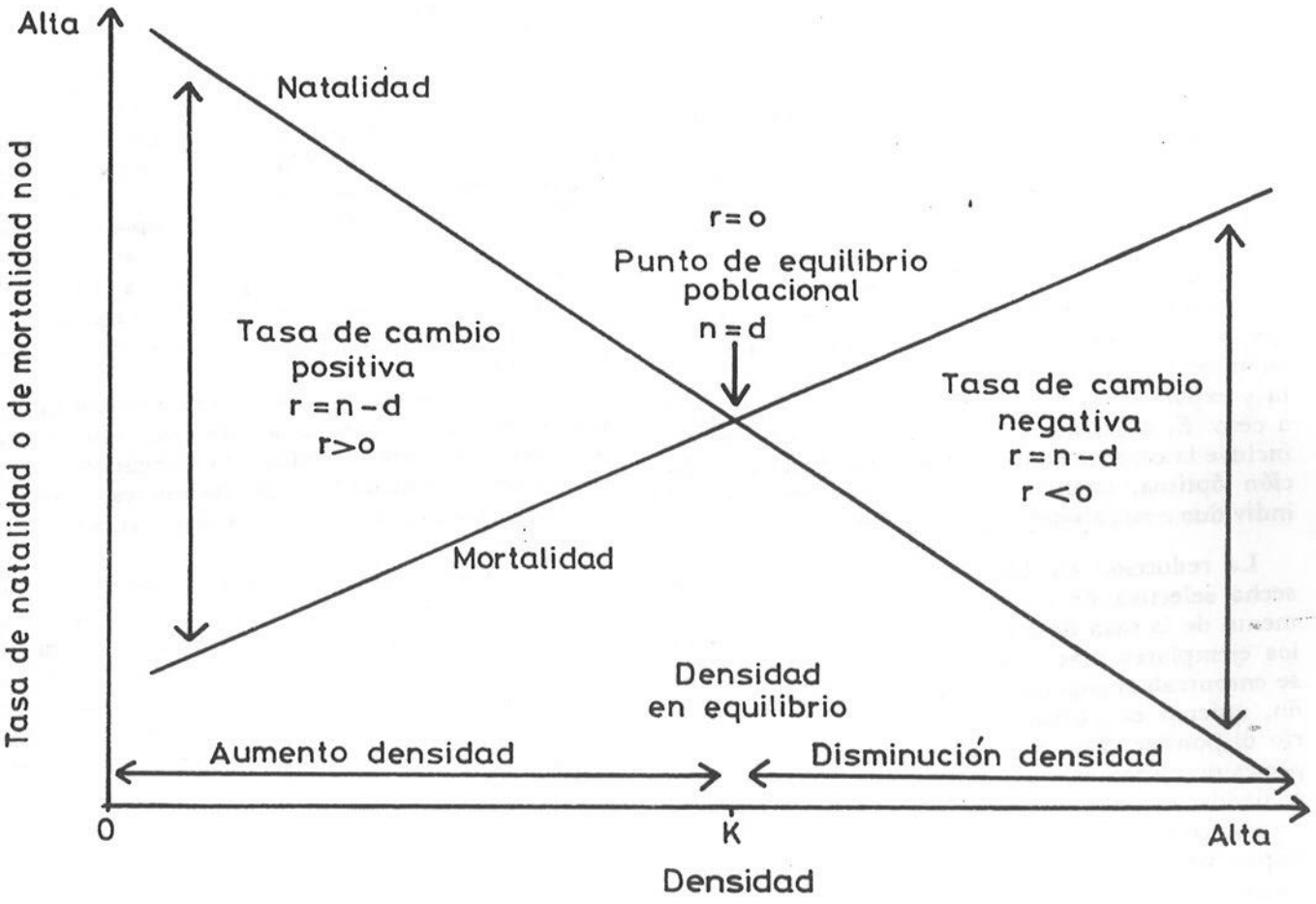


Figura V-36. *Tasa de natalidad (n) y de mortalidad (d) poblacional en función de la densidad (N), cuando la tasa de migración (m) es insignificante.*

sario manejar la cosecha de manera de estabilizar la población en la densidad que optimice la productividad sostenida. La productividad por unidad de superficie o tasa de extracción poblacional, no puede ser mayor que la tasa de aporte poblacional en la densidad donde se maximiza la productividad, es decir que la tasa de cambio poblacional se haga igual a cero.

Las poblaciones naturales no cosechadas producen menos que las bien manejadas mantenidas en densidades menores, donde pueden lograrse cosechas sostenidos elevados; es aquí donde se origina uno de los argumentos de mayor discrepancia entre conservacionistas y preservacionistas. Los ecólogos preservacionistas defienden la hipótesis que la naturaleza debe mantenerse intacta y aceptan la idea que la cosecha de la población aunque sea una fracción muy pequeña de ésta, es dañina para la población. Si éste fuera el caso, la naturaleza debería ser preservada intacta y manejada y admirada como un parque nacional.

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

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

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

mente se iguala con la natalidad con esto la tasa de cambio de la población o productividad se hace igual a cero.

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

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

Debe distinguirse, sin embargo, entre la cosecha de la productividad forestal neta y la destrucción de un bosque, aunque el remanente de esta destrucción fueran algunos productos aserrables. Ciertas especies forestales tales como alerce *(Fitzroya cupresoides)*, araucaria *(Araucaria araucana)* palma *(Jubea chilensis)*, raulí *(Nothofagus alpina)*, roble maulino *(Nothofagus glauca)* y muchas otras, tienden a desaparecer debido al manejo irracional a que han sido sometidas. Sus poblaciones han sido sistemáticamente destruidas, en lugar de cosechárseles por edades y calidades y en magnitudes compatibles con sus tasas de mortalidad, natalidad y de estructura por edades. Cuando la cosecha de las poblaciones útiles o la mortalidad artificial más la natural sobrepasan a la natalidad total del bosque, la densidad de la población se reduce, pudiendo incluso llegar a reducirse hasta niveles que concluyan en su erradicación. Lo mismo ha ocurrido con la fauna de caza mayor, tales como vicuñas, guanacos, huemules del norte y del sur, pudúes y muchas otras que han ido paulatinamente desapareciendo o relegándose a regiones, donde debido a su inaccesibilidad se mantienen aún como relictos.

Una población natural o artificial que se maneje y comporte como multietánea debe mantenerse en balance con el número de organismos de diferentes edades o tamaños, optimizándose su estructura por edades. La población puede ser mantenida sólo a medida que los organismos de mayor tamaño o edad van muriendo o se les cosecha, simultáneamente son reemplazados por otros de menor tamaño y edad que los sustituyen ocupando el espacio o capacidad sustentadora liberada. Por lo tanto, la densidad de los organismos de mayor edad o estatura debe disminuir gradualmente (Figuras V-43 y V-44).

En muchos casos el nivel de destrucción de las poblaciones naturales es tan elevado, que resulta necesario decretar vedas prolongadas hasta restablecer densidades poblacionales normales que permitan en esta forma regularizar la productividad.

La tasa de natalidad de los diversos grupos de organismos y clases de edad, puede ser muy variable. Desde el momento en que el proceso de reproducción consume una alta proporción de la productividad neta del organismo a través del proceso evolutivo, existe la tendencia a ajustar los organismos e invertir el mínimo de energía en este proceso que no beneficia al organismo sino que a la población; simultáneamente, el éxito de una especie se evalúa en términos de su capacidad de permanecer como una población integrante de la biocenosis. Por eso, aunque el proceso reproductivo sea costoso, la tasa de producción de diséminulas de vegetales o animales, debe ser proporcional a las probabilidades de éxito de éstas en su medio.

La capacidad innata de aumento de las poblaciones naturales, es muy superior a los requerimientos de éstas para alcanzar su equilibrio con el medio, cuando la natalidad es igual a la mortalidad; ya que por cada padre presente en la población en un momento determinado, debe producirse un solo descendiente que le reemplace cuando éste desaparezca. En general, existe una compensación en la naturaleza, donde mientras mayor es la tasa de natalidad mayores son las probabilidades de mortalidad (Allee *et al.*, 1949).

La eficiencia de un organismo y el uso que la población haga de su productividad neta, es muy importante para su sobrevivencia y para su dominancia en la comunidad. Las probabilidades de dominancia en la biocenosis disminuyen a medida que una proporción cada vez mayor se emplea en el proceso reproductivo, con lo cual pierde su capacidad de ocupar una proporción mayor de la capacidad sustentadora del sistema.

Una de las estrategias empleadas para ello es disminuir el tamaño de las unidades reproductivas, tales como semillas y huevos, hasta niveles tales que le permita, cuando encuentren las condi-

ciones adecuadas, llegar a formar un organismo adulto. De esta manera si se compara la ostra que produce entre 55 millones y 114 millones de huevos por individuo al año versus el vacuno que sólo produce un ternero al año, se tiene que las probabilidades de mortalidad son mayores en la ostra ya que en ambos casos sólo una proporción de las crías por cada progenitor debe tener éxito y sobrevivir. De ahí que en el caso del vacuno, como las probabilidades de éxito son altas, puede darse el lujo de producir crías de gran tamaño, mientras que en la ostra el huevo es de tamaño muy reducido (Cuadro V-15).

Cuadro V-15. *Tasas de reproducción de varios grupos de organismos, según varias fuentes (Allee et al., 1949; Andrewartha, 1970; Palmblad, 1968; Gastó y Caviedes, 1976; INIA, 1972; Hogdson y Blackman, 1965; Letelier, 1950).*

Organismo	*Tasa de reproducción*	
Animales		
Ostra	55.000.000 a 114.000.000	huevos/ind/año
Jaiva azul	1.750.000	huevos/ind/año
Hormiga, reina	341	huevos/ind/día
Termite, reina	6.000-7.000	huevos/ind/día
Mosca doméstica	840	huevos/ind/3 semanas
Carpa	2.000.000-4.000.000	huevos/ind/día
Codorniz	12-16	huevos/ind/año
Ciervo	1-2	ind/ciervo/año
Ovino	1-2	cordero/ind/año
Vacuno	1	ternero/ind/año
Gorgojo de la harina	275	ind/generación
Gorgojo del arroz (*Calandra orizae*)	114	ind/generación
Piojo del cuerpo	31	ind/generación
Rata	36	ind/generación
Conejo	4-5	ind/camada
Puma	2-3	ind/camada
Plantas		
Bolsita del pastor (Capsella-bursa-pastoris)	23.741	semillas/ind/generación
Coniza canadensis	55.596	semillas/ind/generación
Bromus tectorum	2.370	semillas/ind/generación
Atriplex repanda	3.310.000	frutos/ind/año
Plántago lanceolata	11.980	semillas/ind/generación
Trigo	103	semillas/ind/generación
Haba *(Vicia faba)*	36	semillas/ind/generación
Fréjoles (*Phaseolus vulgaris*)	170	semillas/ind/generación

La natalidad y mortalidad en una población natural en equilibrio están compensadas; la disminución de la mortalidad trae consigo la disminución de la natalidad, pues la densidad de la población aumenta inicialmente lo que afecta con posterioridad a la natalidad que es dependiente de la densidad. Desde un punto de vista antropogénico la mortalidad total de la población ha de aumentarse artificialmente a través de la cosecha hasta el punto donde la natalidad total de la población (n · N) sea máxima.

La mortalidad poblacional es diferente de acuerdo a la edad y etapa vital del organismo. Aun cuando la semilla y el huevo representan en realidad el nacimiento del organismo, la tasa de mortalidad en esta etapa no es necesariamente la mayor; la estructura anatómica y su comportamiento fisiológico les permite un amplio rango de tolerancia ambiental. Cuando el organismo se hace independiente, como ocurre después de la germinación y emergencia o en las primeras etapas de desarrollo, existen las mayores probabilidades de muerte.

El rango de tolerancia ambiental en las etapas juveniles es más estrecho que en las de adultos. Es por eso que en promedio se siembra entre 3 y 1000 veces más semillas que la población de plantas adultas que se espera obtener de ellas. En parte, la mortalidad infantil de los vegetales se puede compensar con la natalidad vegetativa que se produce en algunas especies luego del nacimiento.

En mamíferos, aves y otros grupos de organismos, al igual que en las plantas de reproducción asexual, donde los padres cuidan y protegen a la descendencia en sus primeras etapas de vida, la tasa de mortalidad infantil es más pequeña.

La mortalidad individual no es al azar; la reducción de la cohorte ocurre en forma gradual de acuerdo a las características individuales y poblacionales. La acción del medio destruye a aquellos organismos que por se más débiles o por ocupar sitios de germinación más desfavorables son afectados en grado mayor por el ambiente. La Figura V-37 presenta información con la cual se demuestra que los organismos que murieron más jóvenes fueron precisamente los que tuvieron permanentemente menor tamaño y desarrollo. Los organismos más vigorosos y desarrollados pudieron resistir a las adversidades ambientales en mejor forma que los más pequeños.

La Figura V-38 presenta la tendencia geral de reducción de la cohorte en dos tipos de poblaciones. Aquellas cuyo ambiente está circunscrito de acuerdo a su grado de tolerancia ambiental tienen una tasa mínima de reducción de la cohorte durante sus etapas infantiles y juveniles. Al alcanzar la senilidad, el mecanismo fisiológico o de funcionamiento del organismo comienza a deteriorarse, en un lapso que coincide con su máxima longevidad fisiológica. En ese instante la tasa de reducción de la cohorte se eleva abruptamente, hasta que en un corto período ésta desaparece.

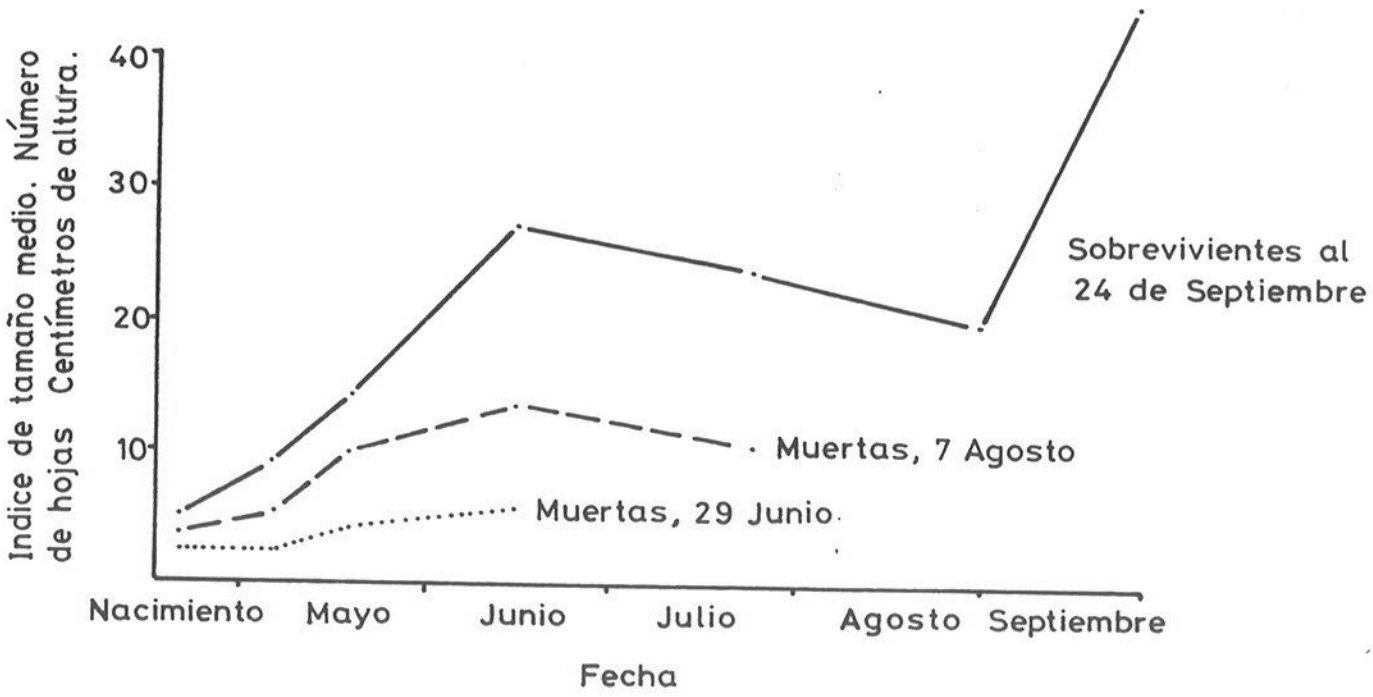


Figura V-37. *Tamaño medio (Número de hojas x cm. de altura) de las plántulas de* Eurotia Lanata *emergidas en la temporada de* 1968 *en un stand y agrupadas de acuerdo a su fecha de muerte (Gastó,* 1969).

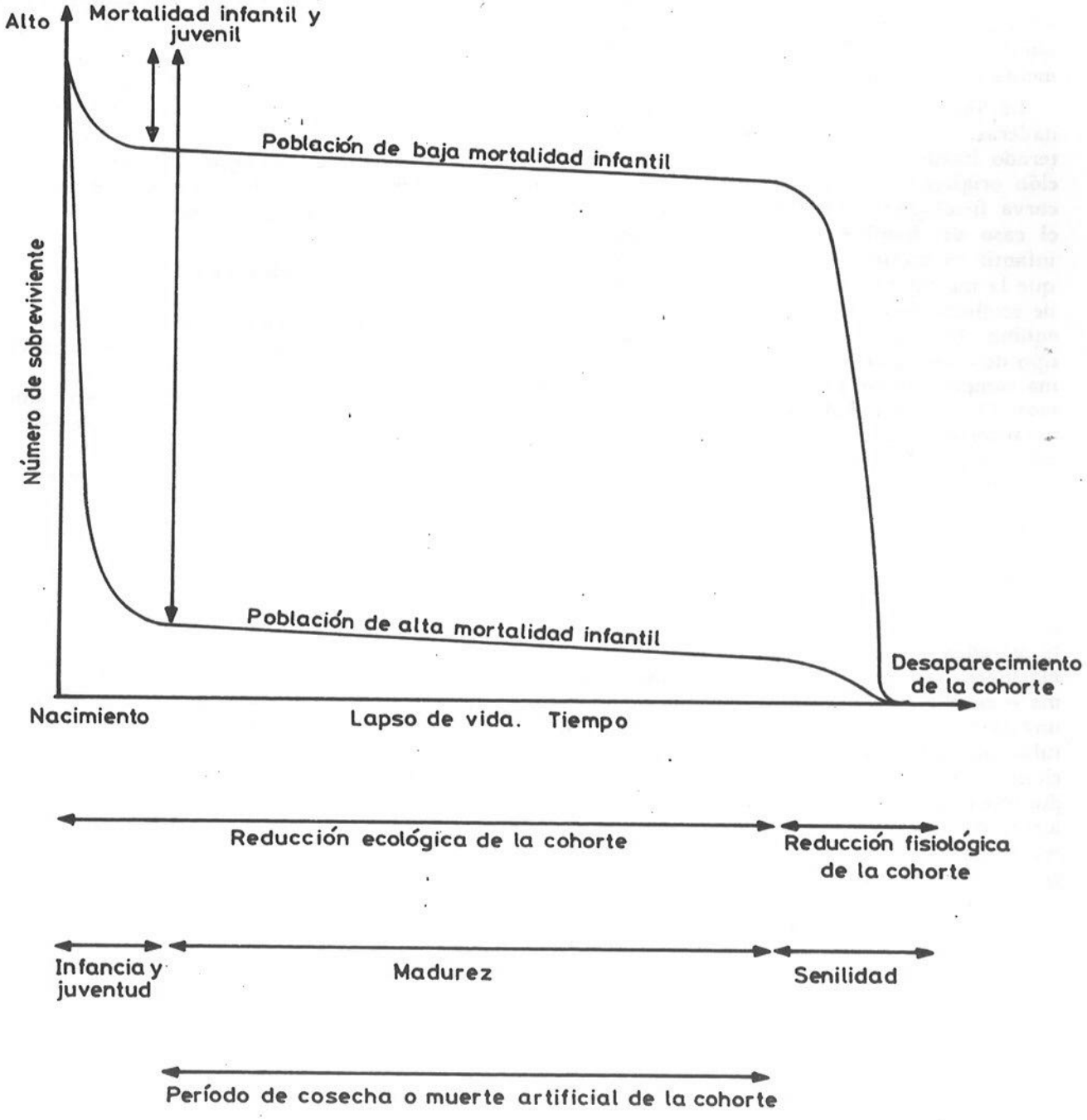


Figura V-38. *Esquema general curva ecológica y fisiológica de sobrevivencia de dos tipos de poblaciones, una que presenta alta mortalidad infantil y otra de baja.*

El otro grupo de poblaciones se caracterizan por presentar un predominio de una curva ecológica de reducción de la cohorte. La presión del medio sobrepasa los límites de tolerancia, especialmente de los organismos en su etapa juvenil, por lo cual su tasa de mortalidad en esas etapas vitales es elevada. Luego, en la madurez la densidad de la cohorte continúa reduciéndose, aunque en un ritmo menor, tendiendo a estabilizarse hasta que finalmente, en la senilidad, su mortalidad aumenta nuevamente.

La mayoría de las especies cultivadas y ganaderas, a través de su proceso evolutivo se han alterado hasta llegar a diferenciarse de la población original, aproximándose cada vez más a la curva fisiologica de reducción de la cohorte. En el caso del hombre se tiene que la mortalidad infantil es mínima, tendiéndose cada vez más a que la mortalidad ocurra solamente en el período de senilidad fisiológica. El ganado vacuno, ovino y equino se aproxima también bastante a este tipo de curva, pues la mortalidad infantil es mínima comparada con la de otros grupos de organismos. La mortalidad fisiológica, sin embargo, no alcanza por lo general a ocurrir, pues la mortalidad artificial o cosecha tiene lugar al comienzo de su edad de madurez.

En cultivos en general, el tamaño de la diséminula se ha aumentado en relación al de sus progenitores silvestres, tal como sucede con el maíz, trigo, cebada, fréjoles y muchos otros, los cuales además se establecen en camas de semilla bien preparadas y libres de competencia de otras poblaciones, tal como ocurre en la sementera misma o en el almácigo. Ello trae como consecuencia una tasa reducida de mortalidad infantil o plantular, o al menos mucho menor que la de las poblaciones originales o naturales. La sobrevivencia durante la madurez es máxima y no se altera mayormente durante todo el período. En cultivos anuales de grano y en otros cultivos, la cosecha se hace generalmente después que ha ocurrido su muerte fisiológica. En cultivos bianales como la remolacha, su cosecha se hace mucho antes que ocurra la muerte fisiológica. En cultivos forrajeros de rotación corta o larga, como la alfalfa *(Medicacago sativa)* y el trébol rosado *(Trifolium pratense)* la productividad neta se cosecha durante varias estaciones hasta que se inicia el período de senilidad fisiológica, cuando la pradera se destruye o autodestruye.

Takasaki (1971) estudió la mortalidad de plantas de alfalfa en función de las características de los organismos de la pradera, al momento de morir y con anterioridad a que ello ocurra. Se examinó la altura, el peso seco individual y el número de tallos por planta. El proceso de medición se hizo en cada cosecha durante tres años consecutivos seleccionando inicialmente cien plantas al azar, de dos praderas de alfalfa, una con densidad de 625 ind/m^2 y otra de 169 ind/m^2.

La mayoría de los organismos que murieron mostraron valores menores que la media, en sus atributos de peso individual, estatura, y número de tallos, y frecuentemente sus valores correspondían también a los mínimos registrados. El 70 % de las plantas que murieron en la pradera de densidad alta y el 80% de las de la pradera de densidad baja, tenían valores inferiores al de la media menos la desviación estándar, en las cosechas anteriores a su muerte, especialmente en la última cosecha en que aún estaba viva.

Las muertes se agruparon en cuatro categorías, de acuerdo a la trayectoria de la planta en cuanto a su desarrollo individual:

Tipo I. Las plantas muertas que tenían valores mayores de $\bar{x} - s$ (la media menos la desviación estándar) en todas las cosechas, con excepción de la última en que el tamaño individual fue menor que $\bar{x} - s$.

Tipo II. Las plantas que presentaron valores mayores de $\bar{x} - s$ durante varias de las cosechas iniciales y menores durante las últimas.

Tipo III. Las plantas que presentaron tamaños menores que $\bar{x} - s$ en todas las cosechas, desde la primera en el estado plantular.

Tipo IV. Las plantas que presentaron valores mayores que $\bar{x} - s$ desde un comienzo.

Los valores calculados por Takasaki (1971) indican que los porcentajes para los tipos respectivos de muerte fueron de 36,8, 15,8, 14,5 y 32,9 por ciento en la densidad de 625 ind/m^2. En la pradera de densidad baja, de 169 ind/m^2, las muertes fueron de 41,2% para el tipo I; 27,5% para el tipo II; 15,7% para el tipo III y 15,7% para el tipo IV (Figura V-39).

Los resultados presentados en la Figura V-40 son un ejemplo de las causas de la mortalidad acumulativa de la población por unidad de superficie y en función de la época del año. Los nacimientos se concentran frecuentemente en un corto período, que podría denominarse época-segura de germinación, la cual es frecuentemente muy breve, después del cual la germinación se interrumpe completamente. Los mecanismos endógenos o procesos fisiológicos internos de la semilla, que son independientes de su medio exterior, hace, que un porcentaje de la semilla viable esté en dormancia. Ello significa que estas diséminulas no germinan, aunque las condiciones externas sean óptimas. El otro grupo de semillas se encuentra en estado quiescente, es decir que no germinan porque las condiciones ambientales del sitio de germinación donde éstas se encuentran, no se halla circunscrito dentro de sus límites de tolerancia ambiental. En la

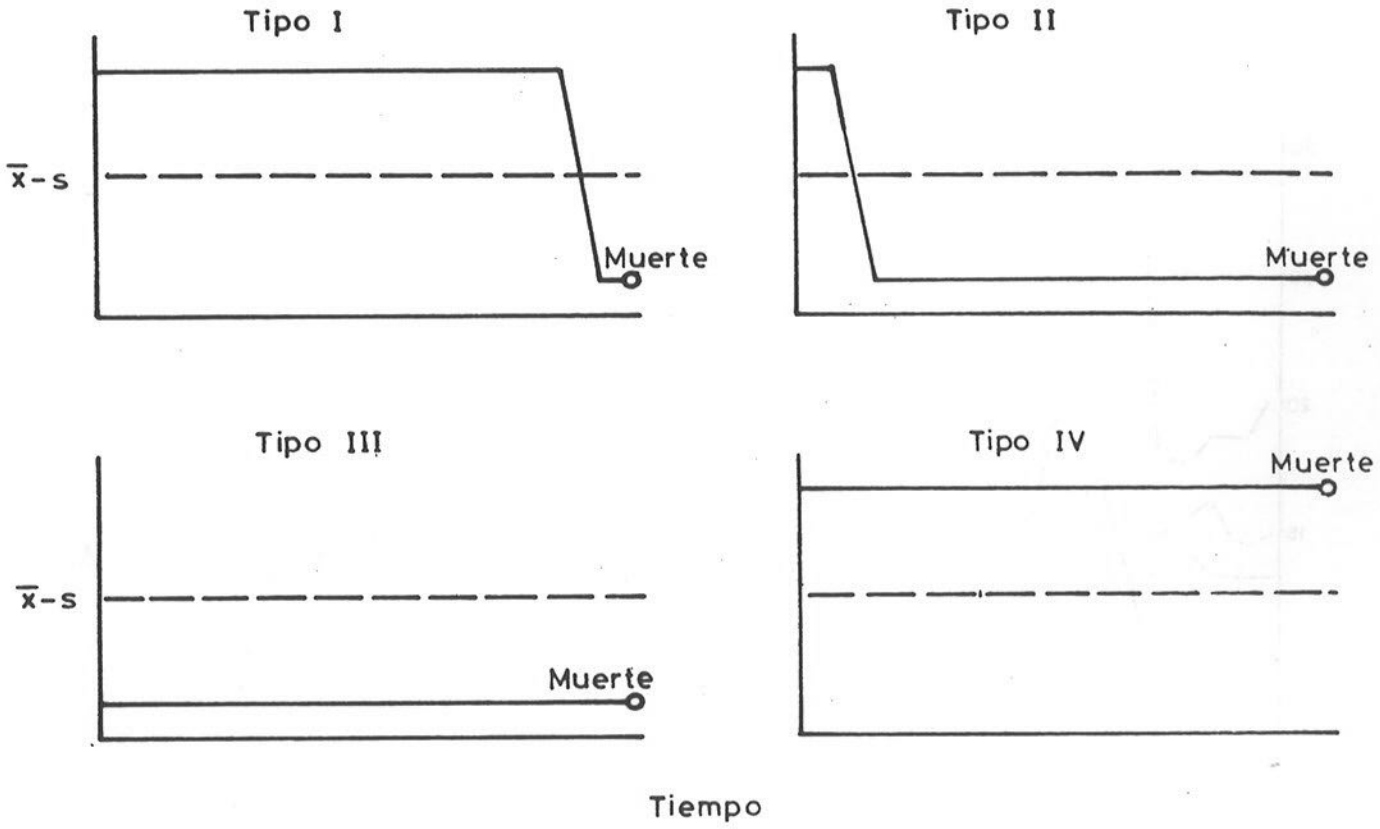


Figura V-39. *Representación esquematizada de la estructura individual de plantas de alfalfa con anterioridad y durante la etapa de su muerte (Takasaki, 1971).*

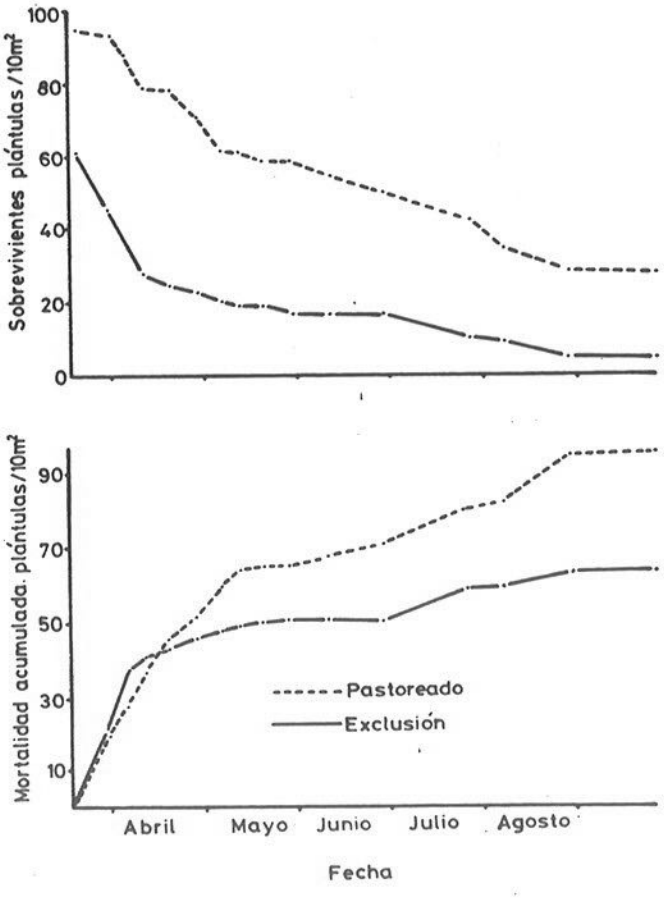


Figura V-40. *Densidad de sobrevivientes (gráfico superior) y mortalidad acumulativa de plántulas (gráfico inferior) de especies forrajeras arbustivas en sectores pastoreadas por ganado y en exclusiones (Gastó 1969).*

época-segura estas condiciones se cumplen en los sitios de germinación, por lo cual la germinación se produce.

El concepto de sitio-seguro de Harper tiene, además, otra dimensión que es la de la variación en el tiempo, tanto a través del año durante las distintas estaciones como de año en año. El microhábitat donde el organismo, nace o germina varía constantemente durante el día y la noche y de día en día (Figura V-41). Debe, por lo tanto, existir una coordinación adecuada entre los mecanismos endógenos que regulan la germinación de la semilla y el medio que le rodea, especialmente en el sitio-seguro. Ello suele ocurrir en las poblaciones naturales, donde se combina la época óptima con el sitio seguro, la tasa de producción de dis-

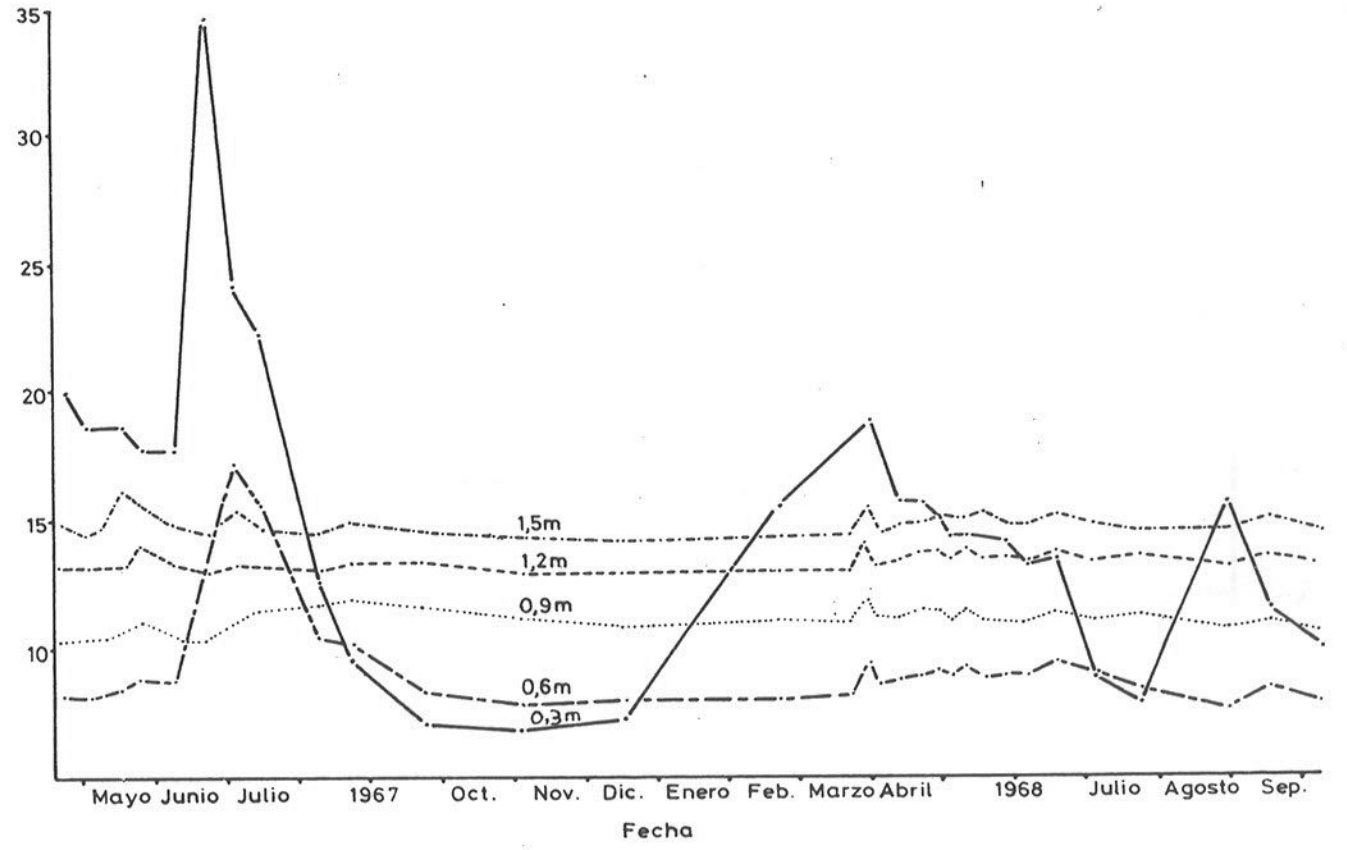


Figura V-41. *Porcentaje de humedad del suelo en un stand puro de* Atriplex confertifolia, *en varias épocas del año y a varias profundidades del suelo (Gastó,* 1969).

minulas, la de mortalidad y la de migración. De ello depende el éxito ecológico de la especie. En cultivos, el sitio seguro de germinación se crea artificialmente con las labores de preparación de suelo, en tanto que en ganadería se logra por medio de construcciones o protecciones especiales. La época segura de germinación se regula también de acuerdo al momento de siembra o de plantación en las cultivos y a través de la época de encaste en la ganadería.

La mortalidad, en cambio, es un fenómeno que está espaciado durante toda la estación de crecimiento y latencia, aunque las probabilidades de muerte varían de acuerdo a la edad del organismo, condiciones estacionales del ambiente, condiciones de tiempo del año y momento en particular, densidad de plantas en la población, interferencia inter e intraespecífica y lugares adecuados para el sitio de germinación. El manejo antropogénico del ecosistema afecta a la totalidad del ambiente de la diséminula, además de su productividad. La influencia del ganado es fundamental en la dinámica de las poblaciones pratenses, pues algunas especies se favorecen y otra se perjudican. En la figura en referencia se observa la diferencia en la natalidad total de las poblaciones en las biocenosis utilizadas moderadamente por el ganado versus aquellas mantenidas en sectores de exclusión.

Las densidades plantulares iniciales registradas en el estudio de Biswell y Graham (1956) en la pradera anual mediterránea, son bastante altas. A manera de ejemplo pueden citarse que la densidad de *Bromus mollis* fue inicialmente de 187.653 plántulas por metro cuadrado, la de *(Festuca melagura)* 224.703 ind/m^2 y la de *Erodium botrys* 11.668 ind/m^2. Los porcentajes de reducción de la cohorte durante la estación de crecimiento fueron variables de año en año, pero como ejemplo puede mencionarse un año con una reducción de 38, 50 y 11 %, respectivamente, en tanto que *Trifolium variegatum* tuvo una reducción de 93 %. Tanto la natalidad como la reducción de la cohorte fueron diferentes de acuerdo al manejo de la biocenosis.

Una perspectiva más completa se puede lograr a través de la Figura V-42. En ella se presenta en un solo gráfico la natalidad acumulada a través de la estación de crecimiento de una especie caméfita, *Eurotia lanata* y se advierte también la mortalidad acumulada de la población. El resultado del proceso de natalidad y mortalidad se expresa en la tercera curva, donde están las densidades acumuladas de plántulas vivas o sobrevivientes a través de la estación de crecimiento.

La curva acumulada de plántulas es descendente por cuanto existe sólo un período muy restringido de natalidad, al comienzo de la esta-

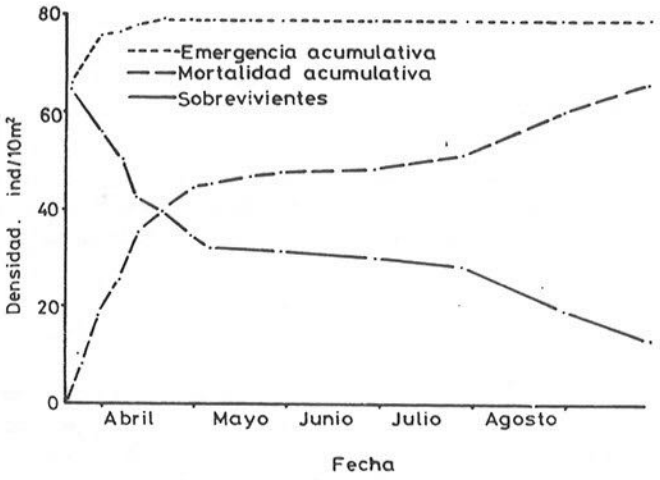


Figura V-42. *Densidad de plántulas de* Eurotia lanata *emergidas, sobrevivientes y muertas según la época del año y durante una estación de crecimiento (Gastó,* 1969).

ción de crecimiento, siendo posteriormente igual a cero. Las probabilidades de mortalidad varían entre márgenes muy amplios a través del año, pero nunca se hace igual a cero. Los sobrevivientes, que son el complemento de los desaparecimientos, disminuyen inversamente con la mortalidad.

El proceso de migración se refiere al movimiento de un organismo o grupo de ellos desde su lugar de residencia a algún otro. Para darle mayor presición al término se le ha adicionado tres prefijos diferentes que califican tanto a la dirección como a la periodicidad del proceso. Remigración se refiere al movimiento de organismos cuando se implica que existe un retorno recurrente a su lugar de origen. Emigración e inmigración se refieren, respectivamente, al movimiento de organismos desde o hacia un área determinada, sin que exista necesariamente un retorno a su lugar de origen (Allee *et al.*, 1949).

El incremento de la densidad de una población que se encuentre en equilibrio, debido a la inmigración, le rompe su estabilidad, lo cual origina un incremento de la tasa de mortalidad, una reducción de la tasa de natalidad o ambos, hasta que se alcance un nuevo equilibrio. En ecosistemas donde ocurre emigración, el proceso es el inverso, pues induce un incremento de la natalidad o una reducción de la mortalidad hasta alcanzarse nuevamente el equilibrio.

Esto pasa con el fracaso que se ha tenido en la resolución del problema de la crisis de producción de carnes rojas en Chile, a través de importaciones de hembras o inmigración, tal como se ha venido haciendo desde hace ya muchos años para solucionar el problema ganadero.

Cuando la capacidad sustentadora de los pastizales está copada con las cargas animales correspondientes, cualquier importación de hembras aumenta la carga animal, sobrepasando la capacidad sustentadora del productor primario o pradera. El aumento de la carga animal no acompañado del incremento de la capacidad sustentadora significa una sobreutilización de la pradera, por lo cual los agricultores y ganaderos se ven obligados a reducir la presión de utilización eliminando el exceso de carga animal para evitar el deterioro de los pastizales y daño al ganado, reduciendo su productividad y natalidad. Generalmente, luego de un corto período se vuelve al equilibrio original entre la capacidad sustentadora y la carga animal.

La situación es diferente cuando las praderas están subutilizadas existiendo nichos o territorios desocupados, o bien cuando se pretende que una especie vaya ocupando los territorios y nichos a medida que van siendo liberados al eliminar la población original. Este es el caso de lo que se pretende con el reemplazo de ganado ovino por bovino en la provincia de Magallanes. La densidad ganadera bovina original era inferior a la capacidad sustentadora, la cual se hallaba íntegramente ocupada por ovinos. El incremento de la productividad bovina a medida que aumenta la masa, no es necesariamente un aumento de la productividad expresado en términos absolutos, sino que el reemplazo de un producto por otro.

En ecosistemas saturados, la solución de ninguna manera consiste en hacer importaciones de vientres, sino que en mejorar el ecosistema con el objeto de aumentar su capacidad sustentadora y mejorar la eficiencia del manejo del ganado. En el caso de existir un genotipo de ganado de inferior calidad o de razas inadecuadas el problema es diferente, pues no es de naturaleza poblacional sino que genético.

De una tasa muy elevada de emigración resulta la pérdida de un excesivo número de ejemplares, con lo cual la densidad poblacional puede bajar más de lo conveniente para mantener el número óptimo de animales. Sin embargo, tiene generalmente el efecto opuesto, pues mejora las disponibilidades de alimento per cápita, con lo cual se aumenta la salud ecológica de la masa ganadera y se mejora su natalidad, lo cual hace que la densidad original se pueda recuperar rápidamente.

Si se tienen dos áreas o países con cargas animales adecuadas para su capacidad sustentadora, pero una de éstas se dedica a exportar ganado a la otra, de manera tal que en la primera se baje la densidad hasta un límite más productivo, y en la segunda se sobreutilice la capacidad sustentadora, los mayores beneficios son los del área de ex-

portación. En ella se produce un estímulo a la natalidad, disminución de la mortalidad y mejoramiento de la condición del pastizal. Lo opuesto es lo que ocurre en la zona que se comporta como inmigratoria, vale decir la situación de Chile durante la mayor parte de este siglo.

La estructura por edades de una población proporciona valiosa información para determinar si su tendencia es estacionaria, tiende a aumentar o a disminuir. Mayer y Stevenson (1943) han señalado que del conocimiento y manejo adecuado de la estructura por edades de una población, depende en gran parte el éxito que se alcance. El desconocimiento de ello conduce, a menudo, al exterminio de la población que se maneja y explota. Esto es de especial importancia en poblaciones naturales multietáneas. Tal como Allee *et al.* (1949) lo han señalado, las poblaciones en crecimiento tienen una preponderancia de organismos jóvenes; las poblaciones estacionarias o en equilibrio cuentan con una proporción balanceada de organismos jóvenes, maduros y viejos, en tanto que las poblaciones declinantes tienen una alta proporción de los seniles.

La distribución por edades de la población es importante desde el punto de vista del estudio de la mortalidad. Las poblaciones con una alta proporción de organismos muy jóvenes o viejos poseen tasas de mortalidad mayores que las de poblaciones distribuidas más uniformemente, donde las clases más importantes están representadas por los organismos de edades intermedias, que tienen las tasas más bajas de mortalidad.

La natalidad también está influenciada por la estructura por edades. Algunas especies emplean la mayor parte de su vida en la etapa de desarrollo, cuando no se encuentran en condiciones de reproducirse. Las etapas postreproductivas pueden ser importantes para algunas especies de animales; sin embargo, la mortalidad ecológica influye selectivamente el desaparecimiento selectivo de los organismos seniles, los cuales están más limitados en su tolerancia ambiental que los de edades intermedias. Generalmente, las clases de edades postreproductivas no existen en la mayoría de las poblaciones animales y vegetales debido a la mortalidad precoz que éstos presentan. Al mismo tiempo, una alta proporción de organismos jóvenes en etapas anteriores a la reproducción reducen la tasa de natalidad, puesto que una alta proporción de la capacidad sustentadora se copa con organismos que no se reproducen. En este caso, sin embargo, pasado un tiempo, la tasa de natalidad puede elevarse al alcanzar su estado de madurez sexual.

Los grupos de organismos en edades pre y postreproductivas tienen además un efecto indirecto muy marcado en las tasas de natalidad y mortalidad de la población. Su presencia aumenta la densidad poblacional, con lo cual se aumenta la mortalidad y disminuye la natalidad. El aumento de la densidad poblacional es mayor en los organismos seniles debido a su mayor tamaño individual.

Cualquier población animal o vegetal debe tener una estructura por edades bien balanceada con el objeto de mantener una alta productividad y autorregeneración. Los bosques naturales, pasturas y praderas bien manejadas mantienen una proporción balanceada de clases por edades.

En ganadería, una alta proporción del mejoramiento debe tener su origen en la optimización de la estructura por edades. La estructura de una masa ganadera puede ser *per se* indicativo de su manejo y proporcionar una estimación de su productividad. Debido al hecho que cada pradera, pastura o cultivo forrajero puede ser utilizada más eficientemente por una cierta raza y edad de ganado, su estructura por edades debe fijarse de acuerdo a las características del ecosistema y del manejo a que sea conveniente sometérsele.

Ciertos tipos de biocenosis permiten un manejo de pastizales y de ganado en el cual la totalidad del espectro de clases de edades puede ser producido. Otras biocenosis sólo permiten ciertas clases de edades del ganado, por lo cual deben de especializarse en aquellas que mejor se les ajusten. La selección adecuada de edades o tamaños es de la mayor importancia en el éxito del manejo de poblaciones animales y vegetales.

En aquellos ambientes muy variables climáticamente de año en año, la estructura por edades y tamaños debe ser muy flexible, de manera que permita ajustar anualmente la población a su capacidad sustentadora fluctuante cuando la capacidad sustentadora aumenta, debido al mejoramiento de las condiciones ambientales, la productividad mayor de la fitocenosis debe ser compensada con una mayor carga animal. En caso contrario, cuando el ambiente se deteriora, algunas clases de edades o tamaños deben ser eliminadas de la población con el objeto de reducir la densidad poblacional y ajustarla a la capacidad sustentadora del sistema.

Algunas poblaciones animales y vegetales en sistemas silvoagropecuarios se manejan como coetáneas. Las aves de corral, por ejemplo, se manejan más eficientemente y se logran mejores resultados si todos los organismos son de tamaño y edad similar. En cultivos agrícolas tales como tomates, maíz, fréjoles, maravilla, casi la totalidad de las demás poblaciones son coetáneas. En cultivos forestales *Pinus radiata*, *Eucaliptus globulus*. *Pseudosuga menziesii* y de muchas especies cultivadas de *Populus*, se mantienen también en poblaciones coetáneas,

aunque no se les cosecha simultáneamente en algunos casos, sino que de acuerdo a las clases de tamaño. Los árboles de los huertos frutales son también coetáneos en su mayoría.

Los bosques naturales son generalmente multietáneos, donde su buen manejo considera una estratificación por edades que permita una cosecha continuada del producto. Las clases más jóvenes de árboles, ocupan sólo una fracción muy pequeña de la capacidad sustentadora total del ecosistema. Cuando los ejemplares maduros, que se encuentran en condiciones de ser cosechados, se retiran y se desocupan simultáneamente algunos territorios, por lo cual los ejemplares más jóvenes crecen rápidamente y ocupan el espacio o territorio desocupado por la cosecha. En este sentido se puede presumir que las poblaciones multietáneas deberían ser más productivas que las coetáneas.

La información derivada del conocimiento de la estructura por edades de poblaciones vírgenes prototípicas bien manejadas debe ser una base valiosa en el conocimiento y manejo de otras poblaciones multietáneas de las mismas especies.

La distribución por edades de los organismos de un bosque es aproximadamente equivalente a su distribución por tamaño expresado en diámetro a la altura del pecho. La ecuación que describe esta relación según Meyer y Treviño-Saldaña (1937) y Meyer y Stevenson (1943) es:

$$Y = K_e^{-ax}$$

donde x es la edad o diámetro de los organismos, Y es la frecuencia de la clase y K y a son constantes, a expresa la tasa de disminución de frecuencia en las clases superiores. Previamente al cálculo de estas constantes debe calcularse b, que representa el límite superior de la distribución de edad o tamaño. Esta relación corresponde a una línea recta si se le grafica en forma semilogarítmica (Figura V-43).

Las curvas de reducción de la cohorte o de tamaños no son constantes para todas las especies, poblaciones o sitios. Las figuras presentadas por Whittaker (1956) en relación al diámetro y número de individuos son expresiones de la dinámica de un stand e indican la manera cómo una población reduce su cohorte en diversos medios o cómo en un medio dado diversas especies presentan curvas de sobrevivencia relativamente diferentes (Figura V-44).

Whittaker ha propuesto otra relación asumiendo que:

$x = ar^w$, se ajusta a la relación edad y número de individuos y:

$$w = (y + d)^c$$

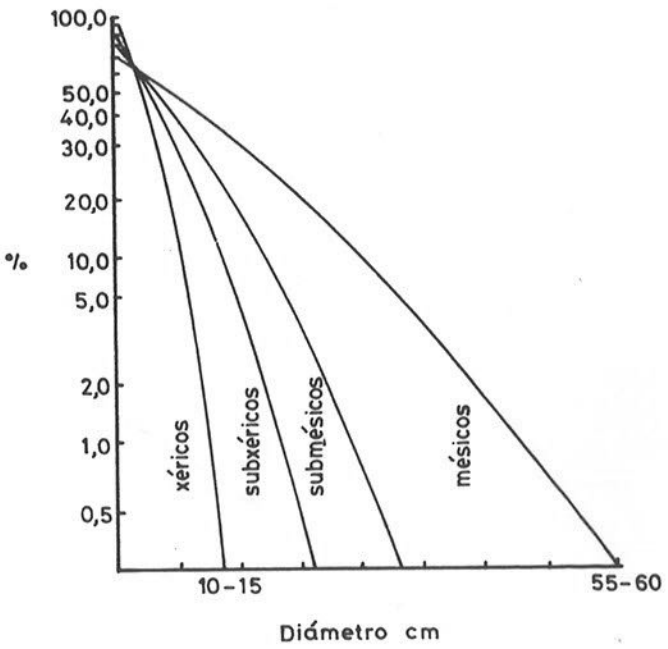


Figura V-44. *Relación entre el diámetro de los ejemplares y el porcentaje en número de individuos de diferentes clases de tamaño de un arce* (Acer rubrum) *en diferentes sitios (Whittaker,* 1956).

es una buena relación que expresa la relación de edad y tamaño. Luego, la relación número de individuos y diámetro corresponde a:

$$x = ar^{(y + d)^c}$$

donde x es el número de individuos en una clase, a es el número de individuos en la clase inicial, r es la tasa de sobrevivientes entre clases sucesivas, y es el diámetro medio de la clase y d y c son constantes que relacionan diámetro con edad.

Las praderas y vegas están formadas por diversas poblaciones multietáneas, no así los cultivos forrajeros que son coetáneos. La estructura por edades de las poblaciones multietáneas de los pastizales, tanto de las especies deseables como de las menos deseables es un criterio aconsejable de evaluación de la condición y tendencia de la fitocenosis.

Las plantas cultivadas ocupan la mayor parte de su vida en crecer y reproducirse y sólo una fracción muy reducida de tiempo en las etapas postreproductivas. Los árboles ocupan sólo un pequeño porcentaje de su vida en las etapas no reproductivas de su desarrollo, aunque las tasas de crecimiento y producción de los ejemplares sean diferente en las diversas edades y tamaños.

Allee *et al.* (1949) citan como ejemplos de organismos que tienen el lapso de vida dividido en tres etapas de longevidad similar: la etapa de desarrollo, la reproductiva y la postreproducti-

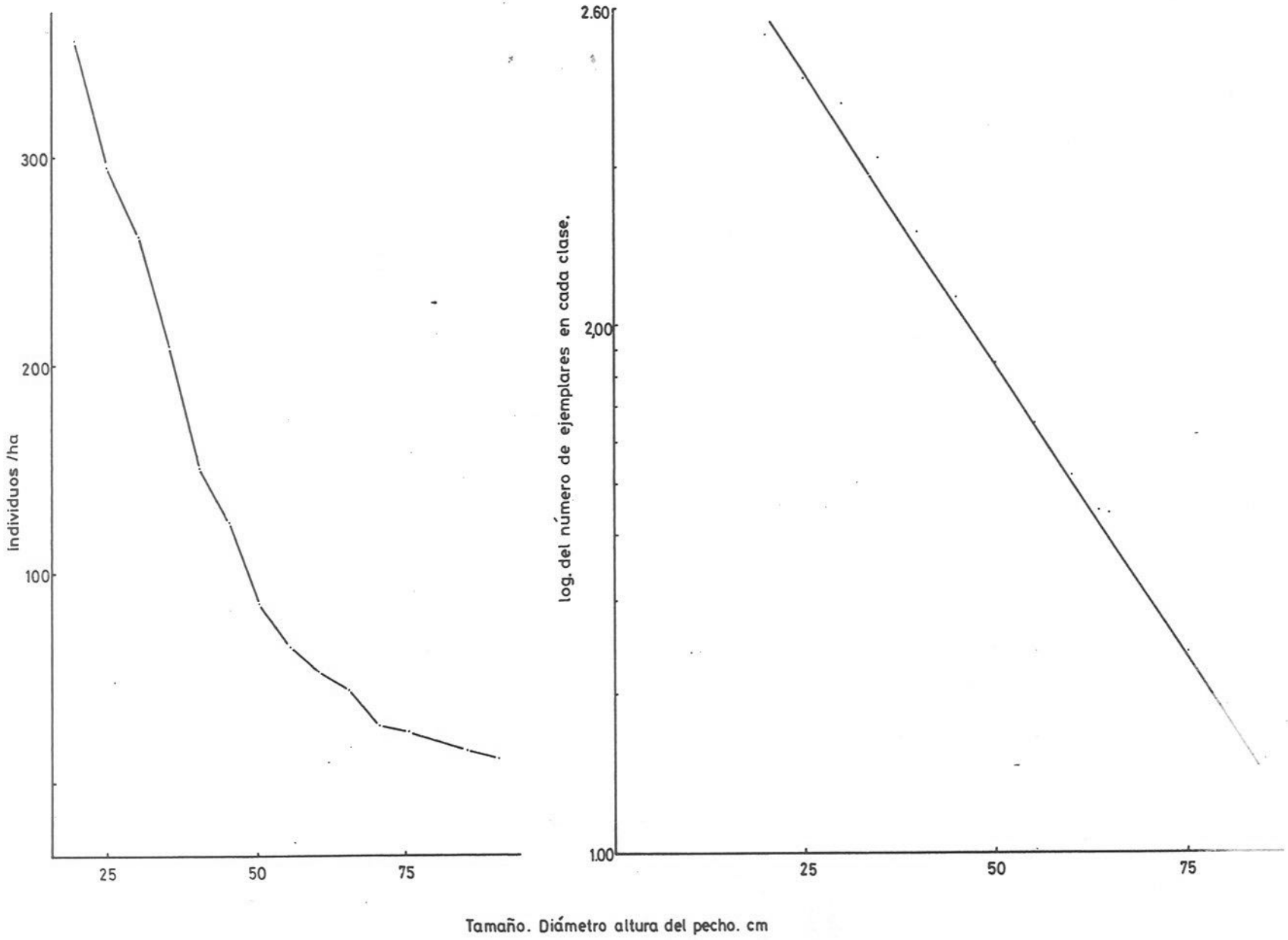


Figura V-43. *Frecuencia de distribución de árboles de un bosque de Pennsylvania según su tamaño; lo cual corresponde aproximadamente a la curva de sobrevivientes por edades (Meyer y Stevenson. 1943) expresado en escala real y logarítmica.*

va, al hombre, al ratón pericote (*Rattus norvegicus)* y a un gorgojo *Tenbrioides mauretanicus.* La mayoría de las especies, sin embargo, ocupan la mayor parte de su vida en las etapas de desarrollo y reproductiva y sólo una pequeña fracción en la etapa postreproductiva.

Distribución geográfica

Una población es un grupo de organismos de la misma especie limitados en espacio y tiempo que presenta algunas propiedades ontogénicas de los organismos individuales, pero otras son propias del grupo. La reacción simultánea de cada uno de los organismos de la misma especie en el medio donde viven corresponde a la adición de las reacciones parciales o individuales de cada uno de ellos. La población reacciona en un medio dado en forma holística, expresando un comportamiento diferente al proveniente de la simple adición de cada uno de sus componentes. Por eso la distribución de los organismos de una especie debe ser analizada tomando en consideración su tolerancia individual o fisiológica y de la poblacional o ecológica.

La presentación formal del enfoque seguido en el análisis de la distribución de especies, generalmente, no se presenta en los diversos trabajos. Todo parece indicar que el enfoque general de los trabajos es individualista, aunque algunos estudios presentan resultados analizados con un criterio poblacional.

Las causas de distribución de una especie en un medio deben estudiarse inicialmente con un enfoque individualista. La primera pregunta que emana al estudiar la ausencia de una especie en un lugar es la determinación de la existencia de factores ambientales que actuando aislada u holocenóticamente se encuentren más allá de los límites de tolerancia individual de los organismos de la especie, en alguna etapa vital (Figura V-45). Si la respuesta es afirmativa, significa que los organismos son incapaces de sobrevivir en el ambiente debido a que su funcionamiento fisiológico no se lo permite. Cuando el medio no permite que el organismo se desarrolle y cumpla sus funciones vitales, el área debe ser ocupada por organismos de otras especies que toleren los límites ambientales.

Se ha dicho que algunas especies no se desarrollan en un determinado lugar porque no toleran las temperaturas mínimas de los meses de invierno o primavera o porque la intensidad luminosa es muy alta, o porque la concentración salina es superior a la tolerancia de la especie, o por cualquier otra razón. Este tipo de argumento puede constituir una explicación válida o ser simplemente una forma simplista de explicar un fenómeno más complejo.

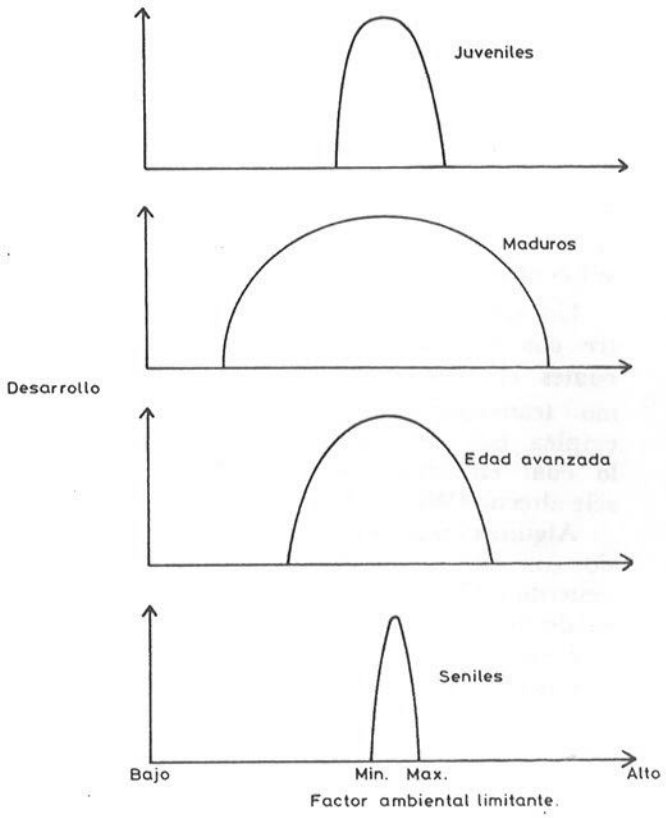


Figura V-45. *Esquema de la variación en los límites de tolerancia de los organismos de acuerdo a su edad.*

Cuando dos especies diferentes viven constituyendo poblaciones en áreas contiguas y forman un ecotono o alterno entre ambas, se puede afirmar que cada una de ellas vive en un medio diferente, donde sus límites de tolerancia coinciden con los de la magnitud ambiental del factor. Ecotono y alterno son la línea demarcatoria o lugar donde dos biocenosis se ponen en contacto. Este tipo de argumento se basa íntegramente en la ley de tolerancia de Shelford y se refiere a los individuos dentro de una comunidad.

Desde un punto de vista individualista, la distribución de especies está regulada por los límites de tolerancia fisiológica de algún factor ambiental. Si éste fuera el caso, la simple cuantificación de los factores ambientales donde la especie vive y donde está ausente, permitiría identificar el factor regulador de la distribución de los organismos en diferentes hábitat. El área de distribución potencial de una especie podría ser determinada con una sola medición del medio que cuantifican el nivel del factor limitante en exceso o en defecto.

Existen, sin embargo, en la actualidad variados argumentos que indican que esta línea de pensamiento no es la adecuada para explicar la distribución natural de especies. Una de las evi-

dencias que rechaza esta hipótesis es la discrepancia cuantitativa de límites ecológicos precisos para cualquier factor que limite la distribución de una especie. Se podría, sin embargo, refutar esta hipótesis indicando que los factores limitantes actúan holocenósicamente, de acuerdo a la ley del óptimo, y que por lo tanto, el nivel de tolerancia es variable según sea la intensidad de otros factores ambientales.

Un ecotono es cualquier faja de contacto entre dos comunidades vegetales diferentes, a las cuales el ecólogo haya decidido considerar como transicionales. A menudo el término se emplea con una acepción de límites abruptos, lo cual en sentido estricto debería denominársele alterno (Whittaker, 1956).

Algunas especies presentan un ecotono nítido con las comunidades contiguas, lo que de acuerdo a la hipótesis individualista o fisiológica de distribución de una especie, el límite de la comunidad coincidiría con el límite externo de tolerancia al factor regulador de su distribución natural o ecotono. Una situación similar ocurriría con las especies de los estands contiguos. Resulta difícil aceptar que a través del proceso evolutivo, las especies que ocupan comunidades monoespecíficas contiguas, que forman un ecotono nítido puedan haber desarrollado un ajuste tan perfecto como para suponer que el límite de tolerancia de una de ellas llega exactamente hasta donde la tolerancia de la otra comienza.

La competencia entre poblaciones y comunidades contiguas es supuestamente la responsable de producir discontinuidades entre las comunidades naturales. La discontinuidad o ecotono es la zona de transición entre comunidades contiguas. En algunos casos, en esta zona se presentan situaciones de competencia excluyente, cuando especies que ocupan el mismo nicho se ponen en contacto en hábitats diferentes (Whittaker, 1956).

Un estudio fue realizado por Gastó (1969) con el objeto de comprobar si existía alguna limitante inherente al sustrato edáfico o climático que delimitara y circunscribiera notoriamente la germinación a un sector y separara abruptamente a varias comunidades contiguas, a pesar de no existir cambios ni edáficos ni microclimáticos marcados. Los análisis climáticos y edáficos realizados en el ecotono y sectores contiguos no indicaron ninguna diferencia entre los factores edafotópicos que pudieran explicar el alterno.

La limitante al desarrollo poblacional puede estar centralizada en algún factor que evite la germinación de la especie en suelos distintos al de la comunidad donde vive. Durante muchos años se ha pensado que la distribución natural de dos especies de arbustos que viven en el desierto frío de Norteamérica estaría limitada por la concentración salina del sustrato edáfico. Se pensó que el contenido de sales del suelo sería el factor limitativo de estas dos especies y su distribución podría ser determinada y pronosticada con exactitud. El tiempo ha demostrado que, a pesar del esfuerzo invertido durante la mayor parte de este siglo, no ha sido posible determinar su límite exacto de tolerancia a la salinidad. Algunos análisis de suelo han indicado buena correlación entre la distribución de las especies y los factores edáficos y microclimáticos; sin embargo, los límites de estos factores son extremadamente variables. En el estudio aludido se hizo germinar a la especie analizada en su propio suelo, como asimismo en el de otras comunidades contiguas donde la especie no crece. La germinación se hizo tanto en suelo proveniente del horizonte superior, donde supuestamente la influencia de la vegetación sobre el suelo es mayor y en suelo del horizonte inmediatamente inferior (Cuadro V-16). Los resultados son claros, pues la especie germinó igual o mejor en los suelos de otros estands que en el suyo propio. La germinación fue mayor cuando ocurrió en el horizonte superior de los suelos de cualquier stand que en el inferior y cuando ocurrió con semilla sin enterrar.

El crecimiento de la especie en los mismos suelos donde otras comunidades se desarrollan y *Atriplex confertifolia* se encuentra ausente, demostró que su desarrollo es igual o superior que en los de las otras comunidades. Si aparentemente no existe limitante a la germinación ni al desarrollo, vale la pena preguntarse por qué la distribución natural de la especie no se extiende también a los stands donde las otras especies se desarrollan. Desde un punto de vista edáfico y climatológico toda la evidencia indica que la especie aludida es capaz de vivir en el medio donde las otras especies o ecotipos se desarrollan y ella se encuentra ausente. Su rango de tolerancia fisiológica es más amplio que la intensidad de los factores ambientales donde la especie se encuentra presente. La distribución natural de la mayoría de las especies animales y vegetales se encuentra circunscrita a un área muy inferior a sus rangos de tolerancia fisiológica.

La explicación fisiológica no es satisfactoria para interpretar la distribución natural de una especie y, por lo tanto, una explicación ecológica puede ser la respuesta satisfactoria. La pregunta que surge en torno a este problema es que si el organismo individual puede exitosamente vivir, crecer y desarrollarse en un área de características más amplias que aquella que realmente ocupa, por qué ese mismo organismo se encuentra ausente del área.

La respuesta a esta pregunta es la interferencia. Es obvio que si dos o más poblaciones pueden ocupar la misma área, ya que sus rangos indi-

Cuadro V-16. *Germinación de semillas y crecimiento plantular de* Atriplex confertifolia *en condiciones de laboratorio; en suelos provenientes de varios stands monófitos donde la especie no crece y de su propio stand (Gastó, 1969).*

Origen del suelo (*Comunidad vegetal*)	*Horizonte**	*% Germinación*		*Crecimiento plántulas*	
		Semilla enterrada	*Semilla superficial*	*hojas/ planta*	*Peso. g.*
Eurotia lanata	S	15	13	70	0,334
	I	3	17	45	0,191
Atriplex confertifolia	S	10	19	65	0,336
	I	7	15	45	0,167
Artemisia tridentata	S	13	24	61	0,336
	I	7	21	32	0,136
Atriplex nuttallii	S	10	22	49	0,206
	I	2	14	35	0,131
Stand mixto	S	14	25	51	0,248
	I	6	16	21	0,183

* S de muestras provenientes de los 2,5 cm. superiores del suelo; I de 2,5 cm a 25,0 cm. de profundidad.

viduales de tolerancia fisiológica, están más allá de la intensidad de cada uno de los factores ambientales presentes en el área y solamente una de las especies está presente, esto significa que la especie ausente, no está allí debido a la presencia de las otras.

La explicación de ello está contenida en el principio de la competencia excluyente o regla de Gause que afirma que en una biocenosis dos o más especies no pueden ocupar permanentemente el mismo nicho. Es por ello que si la tolerancia fisiológica de los individuos de dos o más especies o ecotipos diferentes, pero ocupantes de un mismo nicho, les permite su crecimiento y reproducción en una cierta área dado suficiente tiempo, sólo una especie puede finalmente permanecer ocupando el territorio.

El solo enunciado de la ley de Gause involucra de por sí que la presencia de un organismo fisiológicamente adaptado a un determinado hábitat o nicho deja de ser un fenómeno de tolerancia individual y se transforma en un problema poblacional. Son los grupos de organismos los que interfieren entre sí y el resultado final de la interferencia es la exclusión de uno de ellos.

Cualquiera que sea la causa de la presencia de una población de individuos, la permanencia o éxito de ella en el ecosistema está regulada por un solo mecanismo y éste es la tasa de cambio poblacional o r. La población tiene algunos atributos que los individuos no tienen. Entre ellos, es importante recordar la tasa de natalidad (n), de mortalidad (d), de inmigración (m_i), y de emigración (m_E). La magnitud de r es el resultado de estas cuatro características de la población:

$$r = (n + m_i) - (d + m_e)$$

La magnitud de la densidad de la población (N) aumenta o disminuye en cantidad equivalente al producto de rN.

La ley de los factores limitantes o ley del mínimo de Liebig puede ser útil en la comprensión de los mecanismos responsables por la presencia o ausencia de una población en un área. La ley de Liebig, de acuerdo a la forma enunciada por Wollny (1891) que se refiere tanto al mínimo como al máximo, dice lo siguiente: cada factor, comenzando con un límite inferior o mínimo aumenta la productividad de los organismos con cada aumento de intensidad o cantidad hasta un óptimo desde el cual, al sobreposársele el poder productivo decrece en forma continuada, hasta que, finalmente, se hace quiescente o es completamente destruido al alcanzar el límite superior o nivel máximo.

La interpretación original de Liebig, 1855, o el enunciado de Wollny en 1891 no permiten la interpretación de la distribución poblacional. Liebig y los otros investigadores que enunciaron, modificaron o aplicaron la ley eran químicos agrícolas o agrónomos y estaban interesados en organismos individuales o en cultivos (Browne,

1942). Ellos no trataron de aplicarla a situaciones silvoagropecuarias más complejas; sin embargo, en la actualidad se puede pensar en su aplicación a situaciones más generales, donde la unidad de estudio sea la población.

No importa cuál sea la causa inmediata reguladora de la distribución poblacional, lo importante, la causa inmediata o mecanismo regulador de la distribución poblacional está centrado en torno al valor de r. Si una especie invade un área y finalmente logra establecerse, debe tener mientras dura la etapa de incremento poblacional un valor de r superior a cero, y disminuir su tasa de incremento hasta alcanzar el equilibrio poblacional en una densidad K, donde el valor de r se hace igual a cero. Si el valor de r es igual a cero cuando la densidad N = 0, la población no está ni fisiológica ni ecológicamente adaptada y, por lo tanto, debe estar ausente del área. Cualquier especie presente en una determinada zona debe tener un valor de $r > 0$ en alguna etapa sucesional o de desarrollo poblacional.

Algunas especies tienen una tasa de natalidad igual a cero y, sin embargo, se encuentran presentes en extensas áreas. Este es el caso de migraciones de aves, mamíferos, insectos o malezas a otras zonas. En ese caso:

$$r = m_i - d, \text{ ya que } n = 0$$

El equilibrio se logra mantener en esas circunstancias debido al continuo flujo de diséminulas inmigrantes. A manera de ejemplo se podría citar la presencia de moscas en una casa donde no existe hábitat favorable para las larvas y su reproducción es cero. Las poblaciones de golondrinas en algunos ciudades, las cuales han nacido en otras localidades o las poblaciones de guanacos en la costa del desierto de Atacama provenientes de inmigraciones originadas en la Cordillera de los Andes, son ejemplos de situaciones donde r es igual o mayor de cero pero la natalidad es igual a cero.

En sistemas silvoagropecuarios esta situación puede ser muy importante. La presencia de bosques artificiales de Pinos *(Pinus)*, de Eucaliptos *(Eucaliptus)* o Alamos *(Populus)* son el resultado de migraciones antropogénicas. Las diséminulas en forma de semillas o de plantas jóvenes son transportadas por el hombre y establecidas con todos los cuidados que les corresponda. Sólo así se logra, finalmente, tener una población de ejemplares que finalmente se transforman en adultos. La natalidad natural es generalmente nula o en algunos casos muy baja, cercana a cero. Si la población se dejara sin la intervención humana desaparecería, porque a través de la natalidad no se logra compensar la mortalidad natural. Este tipo de ecosistemas funciona en base a migraciones antropogénicas compensatorias de la natalidad natural.

En cultivos tales como el maíz, tomates, trigo, sorgo, vides, la natalidad natural también es cero. Los organismos se originan en inmigraciones antropogénicas. A través del proceso de domesticación estas especies han ido perdiendo su capacidad endógena de regulación poblacional y la han adaptado en torno a un mecanismo antropogénico sin el cual no puede considerárseles exitosas, aunque fisiológicamente estén adaptadas al ambiente.

Las especies pratenses constitutivas de fitocenosis permanentes deben tener un valor de:

$$r \geq 0, \text{ cuando } N > 0$$

para ser consideradas como poblaciones exitosas. El mal manejo y utilización de una pradera, por lo general, no mata directamente a los ejemplares de las mejores especies, sino que aumenta sus tasas de mortalidad. Simultáneamente, la disminución de la competencia interespecífica origina un incremento del valor de r de las especies invasoras y menos deseables. La presencia o ausencia de poblaciones de especies pratenses deseables es el resultado de un proceso de adaptación ecológica o poblacional y sólo en condiciones extremas se origina en la inadaptabilidad fisiológica o de tolerancia de los organismos al medio.

La ley de los factores limitantes puede ser enunciada de manera que explique la presencia o ausencia de poblaciones en un lugar, en la siguiente forma (Gastó, 1969): Cualquier factor ambiental de naturaleza física, química o biológica en un ecosistema en equilibrio, al variar en magnitud modifica la densidad poblacional desde un valor mínimo donde la densidad es cero hasta un cierto valor óptimo, desde donde, bajo la acción de un mayor incremento del factor hasta un máximo, la densidad disminuye hasta que se hace cero, siendo en todos esas situaciones la limitante al mayor incremento en densidad el valor de r que debe mantenerse igual a cero cuando $N > 0$ (Figura V-46).

Una especie que puede exitosamente crecer, florecer, fructificar y germinar, en el caso de las plantas, y reproducirse, en el caso de los animales, y que se encuentra ausente del medio, deberá su fracaso a la incapacidad de tener un valor de $r = 0$ en equilibrio, cuando $N > 0$ (Figura V-46).

El límite o distribución natural de una especie en el lugar ocurre donde la magnitud de los factores ambientales hace que el valor de r de la población sea igual a cero. Muchos factores intervienen independiente u holocenóscamente en la distribución de las poblaciones, incluyendo los recursos, el hábitat y la interferencia inte-

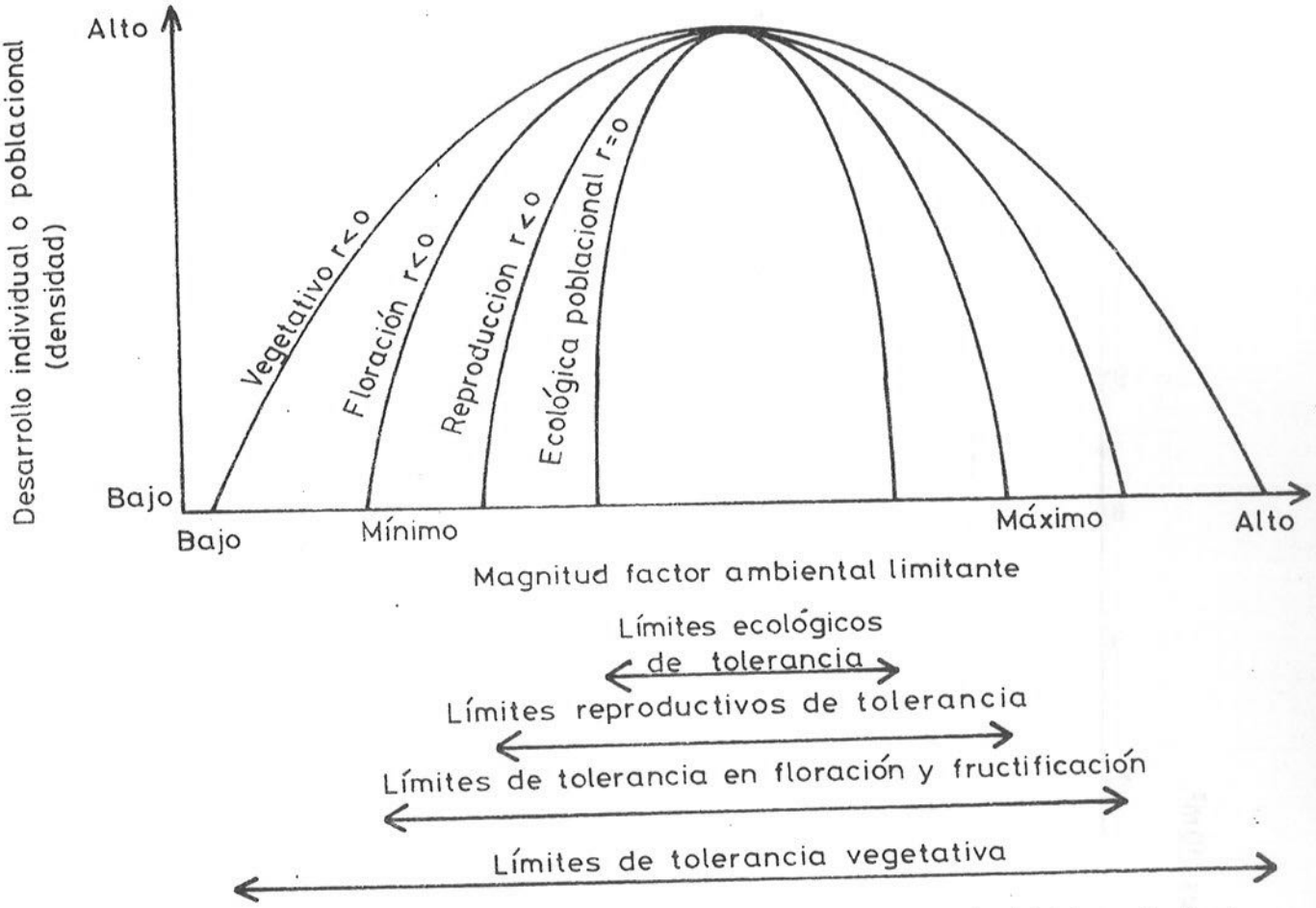


Figura V-46. *Distribución natural y potencial de poblaciones al variar la magnitud del factor limitante.*

respecífica, todos los cuales modifican en alguna forma, el valor de r.

El ecotono, como ya se dijo, es la línea demarcatoria o lugar donde dos biocenosis se ponen en contacto. Esta línea a menudo es congruente al ecotopo y corresponde exactamente a la que une los puntos donde el valor de r se hace menor que cero. En aquellas especies cuyo mecanismo o adaptaciones a las migraciones de diséminulas sean poco significativas las dos líneas, la biocenósica y al edafotópica coinciden en la realidad. Si existen migraciones, por el contrario, diseminadas debido al viento predominante, la gravedad o cualquier otro mecanismo, el ecotono biocenósico puede estar desviado del correspondiente al ecotopo de la población.

La mayoría de las diséminulas caen muy cerca de la planta madre. Las posibilidades migratorias disminuyen abruptamente a medida que aumenta la distancia (Figura V-47). La disminución en la concentración de las diséminulas dispersadas es logarítmica al aumentar la distancia desde el perímetro de la copa (Sharpf y Parmeter, 1971, Smith, 1973). La disminución registrada en dirección opuesta, desde el perí-

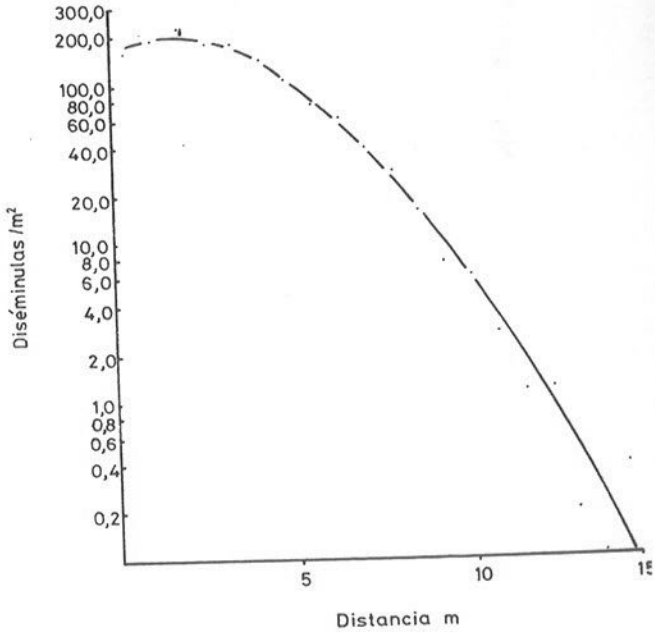


Figura V-47. *Densidad de diséminulas de* Arceuthobium tsugense, *parásito vegetal que vive sobre un árbol* Tsuga heterophylla, *en función de la distancia desde el perímetro de la copa del árbol (Smith, 1973).*

metro hacia el centro del árbol se debe al follaje que obstruye el descenso de las diséminulas en dirección vertical. La dispersión de la semilla se concentra en un período muy corto con posterioridad a la maduración. (Smith, 1973) encontró que el 80 % de las semillas se dispersaban en un período de tres semanas. A esto se agrega el hecho que la proporción de organismos que logran establecerse es muy baja en relación al número de diséminulas. Se tiene, por lo tanto, que un número muy alto de diséminulas debe migrar para que sólo unos pocos ejemplares logren establecerse (Figura V-48).

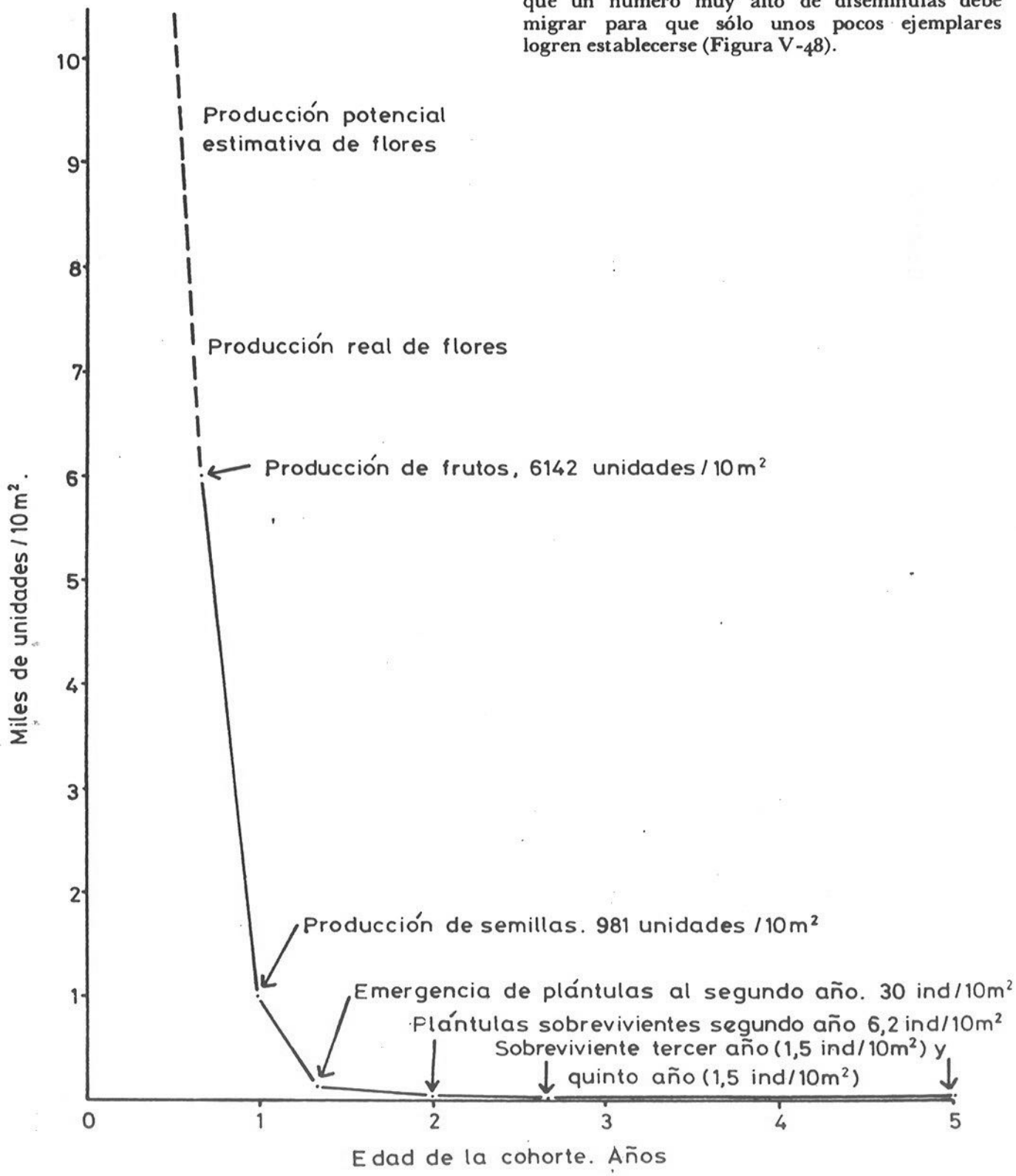


Figura V-48. *Representación esquemática de la natalidad media y reducción de la cohorte de una población vegetal (Gastó, 1969).*

La sola eliminación de los organismos competitivos hace que una especie pueda desarrollarse en un área más amplia que donde vive en forma natural. Los requerimientos fisiológicos de una especie raramente pueden ser reconocidos a través del estudio de su distribución natural. Sólo los estudios realizados con poblaciones puras de una especie proporciona la información acerca de las demandas fisiológicas. Los requerimientos ecológicos dependen de la competencia de otras especies y cambia, por lo tanto, cuando el grado de interferencia interespecífica o las especies que intervienen se cambian. El ambiente potencial, susceptible de ser colonizado por una especie en ausencia de competencia de otras especies, es frecuentemente varias veces mayor que su distribución real.

Ello debe tomarse en cuenta en los estudios de introducción de especies donde algunas que se desarrollan en hábitats muy restringidos, al eliminarse la competencia y reproducírsele antropogénicamente aumentan considerablemente su zona de adaptación. Un ejemplo de ello es *Pinus radiata* de distribución natural muy limitada, pero ampliamente distribuido en forma artificial. Otro ejemplo lo constituyen las especies y razas de animales domésticos, los cuales, en ausencia de competencia, expresan su tolerancia fisiológica a través de un rango de distribución más amplio que en las poblaciones naturales se originan. Lo mismo sucede con los cultivos.

Frecuentemente, la distribución natural de una especie está restringida entre rangos ambientales inferiores a su óptimo fisiológico. Las especies más agresivas ocupan parte del espacio que debiera ocupar la especie, reducen su desarrollo, aumentan su mortalidad y bajan el valor de r poblacional, dejándolo con un valor inferior a cero. Un ejemplo de ello es *Atriplex repanda*, arbusto forrajero de alta productividad que se cultiva en regiones con pluviometría favorable, de más de 300 mm. al año. En forma natural se encuentra, sin embargo, restringido a medios más áridos, pues, debido a su tamaño, no puede competir con las especies de mayor estatura que se desarrollan en los hábitats más lluviosos. Otro ejemplo que ilustra este principio, es el de un marisco que en la costa de Escocia, donde la especie es más común, ocupa el hábitat inmediatamente inferior a la zona de la alta marea; pero bajo esta línea otra especie le reemplaza. La última se halla capacitada para vivir en el hábitat más favorable ocupado por la primera, pero se presenta como teniendo aparentemente un nicho más especializado. Sin embargo, la remoción de la especie más exigente, desocupa un hábitat y nicho que pasa a ser ocupado por la especie que ocupaba la parte más árida. La limitante, en este caso, era la falta de espacio disponible para la especie no agresiva; pero una vez se produce el vacío ecológico en el nicho y hábitat, entonces logra extender su área. La especie más abundante y dominante, que vive bajo la zona de alta marea, no puede ocupar la zona superior porque su límite de tolerancia fisiológica a la aridez no se lo permite.

Un ejemplo que a menudo se cita en literatura ecológica como responsable de la distribución de algunas especies, debido a la ocupación del territorio por otras, es el de las dos especies de totora *(Thympha)* que se han especializado en hábitats diferentes. La especie de hoja ancha presenta un área de distribución más amplia, pero no se desarrolla donde el ambiente es muy salino. La especie de hoja angosta se comporta como un especialista ecológico, a pesar de ser un generalista fisiológico, debido a su incapacidad competitiva con la otra especie. Se le encuentra reducida a los hábitats salinos, donde la especie de hoja ancha está fisiológicamente incapacitada para vivir, ya que en los medios no salinos es eliminada por competencia (McMillan, 1959; Smith, 1967).

El ejemplo del Cuadro V-17 indica que en la zo-

Cuadro V-17. *Producción de frutos, emergencia plantular al año siguiente, y sobrevivencia al término del segundo, tercero y quinto año en dos poblaciones naturales de arbustos del desierto de Utah, EE.UU. (Gastó, 1969).*

Año	*Atributo*	*Población*	
		Eurotia lanata	*Atriplex confertifolia*
		unidades/10 m^2	
1	Frutos producidos	6.142,0	2.588,0
1	Semillas producidas	981,0	566,0
2	Plántulas emergidas	29,7	18,1
2	Plántulas sobrevivientes	6,2	5,8
3	Plántulas sobrevivientes	1,5	1,1
5	Plántulas sobrevivientes	1,5	1,1

na del desierto de Utah, donde se hizo el estudio, se produjo un promedio de 6.142 frutos de *Eurotia lanata* y 2.588 de *Atriplex confertifolia* por cada 10 m^2 durante la temporada de 1967; de ellas solamente 981 y 566 produjeron semilla. La cantidad de plántulas emergidas al año siguiente fue considerablemente menor, pero hubo además una alta mortalidad plantular durante ese año y solamente 6,2 y 5,8 plántulas por cada 10 m^2 permanecieron vivas al término de la estación. Si el valor medio de reducción de la cohorte calculado para otros años se mantiene, al término del tercer año sólo permanecerían vivas 1,5 y 1,1 plántulas, respectivamente, de cada una de las dos especies por cada 10 m^2 (Figura V-49).

Considerando los argumentos presentados puede comprenderse por qué la tasa de inmigración es tan importante en todas aquellas especies donde los organismos adultos no están presentes. De tales argumentos se desprende también el por qué las malezas han debido desarrollar estrategias de plasticidad que les permita mantener altas producciones de semilla cuando la densidad poblacional sea muy baja, pues de lo contrario no habrían persistido, compitiendo con las especies ya establecidas. En la Figura V-49 se presenta un esquema de la producción potencial de frutos y flores y de la reducción de la cohorte en vegetales. En poblaciones animales el esquema es probablemente equivalente.

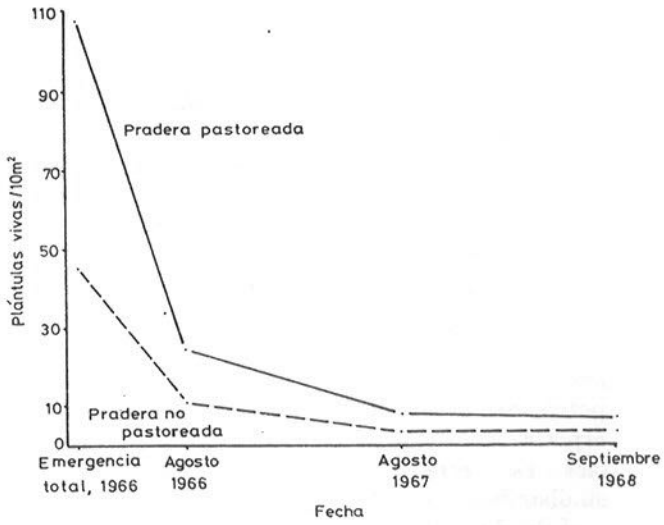


Figura V-49. *Reducción de la cohorte de plántulas de la generación de* 1966 *en dos stands contiguos, uno pastoreado y el otro mantenido como exclusión de ganado (Gastó,* 1969*).*

Bibliografía

Allee, W.C. et al. 1949. *Principles of animal ecology.* W.B. Saunders, Philadelphia. 837 p.

Beeson, K.B. 1961. *Three aids in solving corn production problems.* Purdue Univ. Agr. Extens. Service. Extensión Circular 484. 16 p.

Berry, G. 1967. *A mathematical model relating plant yield with arrangement for regulary spaced crops.* Biometrics 23: 505-515.

Bisweli, H.H. y C.A. Graham. 1956. *Plant counts and seed production on California annual-type range s.* J. Range Manage. 9.

Black, J.N. 1958. *Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover* (Trifolium subterraneum 1) *with particular reference to leaf area and light microclimate.* Aust. J. Agric. Res. 9: 299-318.

Bleasdale, J.K. 1967. *The relationship between the weight of a plant part and the total weight as affected by plant density.* J. Hort. Sci. 42: 51-58.

Bleasdale, J.K. y J.A. Nelder. 1960. *Plant population and crop yield.* Nature 188: 342.

Boyd, D.A. 1952. *The effect of seed-rate on yield of cereals.* Emp. J. Exp. Agric. 20: 115-122.

Boyle, J.W. y R.I. Johnson. 1968. *Calculating maize plant population for bigger yields.* Agric. Gazette. Julio: 410

Browne, C.A. 1942. *Liebig and law of minimum:* 71-82. En F.R. Moulton (ed.). *Liebig and after Liebig. A century of progress in agricultural chemistry.* Amer. Assoc. Advancement of Sci. 16. 111 p.

Bryan, A.A., R.C. Eckhrdt y G.F. Sprague. 1940 *Spacing experiments with corn.* J. Amer. Soc Agron. 32: 707-715.

Cañas C., R. 1967. *Efecto de la carga animal con capones sobre la productividad y composición botánica de una pradera de* Trifolium subterraneum *y* Phalaris tuberosa.

Caperon, J. 1967. *Population growth in microorganisms limited in food supply.* Ecology 48: 715-722.

Carter, E.D. 1966. *Stocking rate and the ecosystem.* Conferencia Inst. Inv. Agropecuarias. Santiago. 11p. Mimeografiado.

Cristi A., A. y J. Gastó C. 1971. *Alteraciones ambientales y del fruto en la germinación de* Atriplex repanda. Fac. Agron. Univ. Chile. Bol. Téc. 34: 25-40.

Conniffe. D., D. Browne y M. J. Walshe. 1970. *Experimental design for grazing trials.* J. Agric. Sci. Camb. 74: 339-342.

Cubillos, G.F. y G.O. Mott. 1969. *La influencia de la presión de pastoreo sobre la producción de carne de novillos en praderas de alfalfa y bromo.* Agric. Téc. 29: 178-184.

Davis, G.J. 1964. *Potato spacing experiments, the effect of irregularity on yield* 1950-52. Rep. 38. N.I.A.E. 28 p.

Donald, C.M. 1951. *Competition among pasture plants. 1 Intra-specific competition among annual pasture plants.* Aust J. Agric. Res. 2: 355-376.

Donald, C.M. 1954. *Competition among pasture plants. 2. The influence of density of florewe-ing and seed production in annual pasture plants.* Aust. J. Agric. Res. 5: 587-597.

Donald, C. M. 1963. *Competition among crop and pasture plants.* Adv. Agron. 15: 1-118.

Duncan, W. G. 1958. *The relationship between corn population and yield.* Agron. J. 50 82-84.

Duncan, G.H., A.L. Lang y J.W. Pendleton. 1958 *Corn plant population in relation to soil productivity.* Advances in Agronomy. 10: 435-473. Academic Press.

Edowes, M. 1969. *Crop technology.* Hutchinson Educational. London. 220 p.

Elias C., E. y J.M. Ramírez D. 1973. *Influencia de diferentes densidades de plantación en el rendimiento de naranjo cultivar valencia, en Nuevo León.* Agric. Téc. Méjico. 3: 223-232.

Engledow, F.L. 1926. *A census of an acre of corn by sampling).* J. Agric. Sci. 16: 166-195.

Farazdaghi, H. y P.M. Harris. 1968. *Plant competition and crop yield.* Nature 217: 289-290.

Ferguson, R.B. and J.V. Basile. 1967. *Effect of seedling numbers on bitterbrush survival.* J. Range Manage. 20: 380-382.

Fontes, L.A.N. y A.J. Ohlrogge. 1972. *Influence of seed size and population on yield and other characteristics of soybean (Glycine Max (L.) Merr.)* Agron. J. 64: 833-836.

Foote, L.E. y J.A. Jackobs. 1966. *Response of partridge pea* (Cassia fasciculata Michx.) *and Korean lespedeza* (Lespedeza stipulacea L.). *to diferences in soil types, phosphorus fertilization, and plant populations.* Agron. J. 58: 419-423.

Gastó, J.M. 1969. *Comparative autecological studies of* Eurotia lanata *and* atriplex confertifolia. Ph. D. Dissertation, Utah State University. Logan, Utah. EE.UU.

Gastó, J.M. y E. Caviedes R. 1976. *Interferencia intraespecífica de* Atripex reparida *en el secano mediterráneo de Chile.* Fac. Agron. Univ. Chile. Bol. Téc. 41: 3-18.

Gibson, I.A.S. 1956. *Sowing density and dumping-off in pine seedlings.* E. Afri. Agric. J. 21: 183-188.

Harlan, J.R. 1958. *Generalized curves for gain per head and gain per acre in rates of grazing studies.* J. Range Manage. 11: 140-147.

Harper, J.L. 1960. *Factors controlling plant numbers.* En: J.L. Harper (ed.) *The biology of weeds.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Harper, J.L. 1961. *Approaches to the study of plant competition:* 1-39. En: F.L. Milthorpe (ed). *Mechanisms in biological competition.* Symposium 15, Soc. Exper. Bio-Academic Press, N.Y.

Harper, J.L. 1964. *The individual in the population.* Journal of Ecology 52, Supplement: 149-158.

Harper, J.L. y D. Gajic. 1961. *Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed.* Weed Res. 1: 91-104.

Harper, J.L. 1970. *The population biology of plants.* En: A. Allison. *Population control.* Penguin Books, Harmondsworth, England. : 32-44.

Harper, J.L. y J. White. 1971. *The dynamics of plant populations.* En: P.J. den Boer y G.R. Gradwell (ed.) Proc. Advanced Stydy Inst. Dyn. Numbers Population: 41-63. Center for Agric. Publishing and Documentation. Wageningen.

Hildreth, R.J. y M.E. Riewe. 1963. *Grazing production curves. II. Determining the economic optimum stocking rate.* Agron. J. 55: 370-372.

Hogdson, G.L. y G.E. Blackman. 1965. *An analysis of the influence of plant density on the growth of* Vicia faba. I. *The influences of density on the pattern of development.* J. Exper. Bot. 7: 147-165.

Hoff, D.J. y H.J. Mederski. 1960. *Effect of equidistant corn plant spacing on yield.* Agron. J. 52: 295-297.

Hollyday, R. 1960. *Plant population and crop-yield* Part I. Field Crop Abstracts 13: 159-167 y 247-254.

Holliday, R. 1960b. *Plant population and crop yield.* Part II. Field Crop Abstracts 13: 247-254.

Holliday, R. 1960c. *Plant population and crop yield.* Nature. 186: 22-24.

Hudson, H.G. 1941. *Population studies with wheat. 2. Propinquity. 3. Seed rates in nursery trials and fields plots.* J. Agric. Sci. 31: 116-144.

Hull, J.L., J.H. Meyer y R. Kromann. 1961. *Influence of stocking rate on animal and forage production from irrigated pasture.* J. Anim. Sci. 20: 46-52.

INIA. 1972. *Investigación agropecuaria.* Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Santiago, Chile. 446 p.

INIA-SAG. 1971. *Adelantos de la ciencia agrícola en Méjico*, 1966, 1967, 1968. Inst. Inv. Agrícolas. Secretaría Agric. y Ganad. Méjico. 936 p.

Ishii, R., K. Tsunoda y H. Machida 1972. *Studies on the effect of non uniformity of planting on growth and yield of crops*. II. *Growth compensation and competition between hills in non uniform rice population consisting of the hills of different numbers of seedling*. Crop Sci. Soc. Japan 41: 57-62.

Iwata, F. y T. Okubo. 1970. *Physiological and ecological studies on corn growth and yield*. III. *Influence of plant population on growth and yield of corn in relation to variety and soil fertility*. Crop Sci. Soc. Japan. 39: 97-104.

Jackson, H. y J.B. Page. 1957. *Seed rates for spring barley and winter wheat*. Exp. Husb. 2: 1-11.

Jones, R.J. y R.L. Sandland. 1974. *The relation between animal gain and stocking rate. Derivation of the relation from the results of grazing trials*. J. Agric. Sci., Camb. 83: 335-342.

Jul R.G., M. Astorga C. y J. Barahona Z. 1950. *Plantas industriales*. En: *Siete años de investigación agrícola*. Dep. Inv. Agric., Dirección Gen. Agric. Min. Agric. Chile: 159-176.

Kira, T., H. Ogawa y N. Shinnozaki. 1953. *Intraspecific competition among higher plants*. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ. D4: 1-16.

Kira, T., H. Ogawa y K. Hozumi. 1954. J. Inst. Politech, Osaka City Univ. D5: 1-7.

Kiritani, K. y K. Kimura. 1965. *The effect of population density during nymphal and adult stages on the fecundity and other reproductive performances*. Japanese Journal Ecology. 15: 233-236.

Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Claredon Press. Oxford. 343 p.

Laing, C.C. 1958. *Studies in the ecology of* Ammophila breviligulata I. *Seedling survival and its relation to population increase and dispersal*. Botanical Gazette: 208-216.

Lang, A.L., J.W. Pendleton y G.H. Dungan. 1956. *Influence of population and nitrogen levels on yield and protein and oil contents of nine corn hybrids*. Agron. J. 48: 284-289.

Laporte, O.J. y M.R. Coccimano. 1970. *Resultado de una experiencia con dos tipos de carga animal en el desierto patagónico*. Inst. Nacional Tecnología Agropecuaria, Est. Exper. Agropecuaria Trelew, Argentina. 22 p.

Launchbaugh, J.L. 1957. *The effect of stocking rate on cattle gains and on native shortgrass vegetation in central Kansas*. Kansas Agric. Exp. Sta. Bul. 394.

Lawson, E.H. y R.C. Rossiter. 1958. *The influence of seed size and seeding on the growth of two strains of subterranean clover* (Trifolium subterranean L.) Austral J. Agr. Res. 9: 286-298.

Letelier, A., E. 1950. *Ensayos de cantidad de semilla en trigo*. En: *Siete años de investigación agrícola*. Dirección General de Agricultura. Chile: 109-111.

Liebig, J. 1855. *Die Grundsatze der Agriculturchemie mit Rucksicht auf die in England angestellten Untersuchungen*. F. Vieweg und Sohn-Braunsehweig.

MacFayden, H.A. 1957. *Animal ecology, aims and methods*. Pitman, London. 264 p.

Meyer, H.A. y D.D. Stevenson. 1943. *The structure and growth of virgin beech-birch-maple-hemlock forests in northern Pennsylvania*. J. Agr. Research 67: 465-484.

Meyer, H.A. y C. Treviño-Saldaña. 1937. *Estudio sobre la constitución normal y el crecimiento de los bosques vírgenes de la sierra del estado de Puebla*. Bol. Depto. Forestal y de Caza y Pesca. 2: 165-202.

Mott, G.O. 1960. *Grazing pressure and the measurement of pasture production*. En: Eight Intern. Grass. Congress. England. 606 p.

Mott, G.O. 1960. *Grazing pressure and the measurrement of pasture production*. En: Eight Intern. Grass. Congress. England. 606 p.

ODEPA. 1970. *Producción agropecuaria. Indicadores económicos*. Publicación N°. 4. Oficina Planificación Agrícola, Servicio Agrícola y Ganadero. Ministerio Agric. Chile. 1370.

Palmblad, I.G. 1968. *Competition in experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size*. Ecology 49: 26-54.

Paladines, O., R. Cañas, R. Duarte, M.A. Ovejeros, M. Rojas y T. Kachele. 1971. *Digestibilidad, consumo y requisitos de mantenimiento de ovinos en pastoreo con relación a la carga animal*. Asoc. Latinoamericana Produc. Animal. Memoria Vol. 6. Méjico: 109-110.

Peterson, R.G., H.L. Lucas y G.O. Mott. 1965. *Relationship between rate of stocking and per animal and per acre perfomance on pasture*. Agron. Jour. 57: 27-30.

Porter, K.B., M.E. Jensen y W.H. Sletten. 1960. *The effect of row spacing, fertilizer and planting rates on the yield and water use of irrigated grain sorghum*. Agron. J. 52: 831-433.

Reynolds, J.D. 1950. *Spacing trials with dried peas*. Agriculture, London. 56: 527-537.

Riewe, M.E., J.C. Smith, J.H. Jones y E.C. Jolt. 1963. *Grazing production curves*. I. *Comparison of steer gains on gulf ryegrass and tall fescue*. Agron. J. 55: 367-369.

Rothamsted Experimental Station. 1946-1960. *Annual Report for Years* 1932-1938.

Salisbury, E.J. 1942. *The reproductive capacity of plants*. London.

Scharpf, R.F. y J.R. Parmeter, Jr. 1971. *Seed production and dispersal by dwarf mistletoe in overstory Jeffrey pines in California.* USDA. Forest Service, Res. Note PSW-247. 5 p.

Shinozaki, K. y T. Kira. 1956. *Intraespecific competition among higher plants.* VII. *Logistic theory of the C-D effect.* J. Inst. Polytech., Osaka City Univ. D7: 35-72.

Silliman, R.P. 1969. *Population models and test populations as research tools.* Bio. Sci. 19: 524-528.

Singh, M. 1952. *The influence of cultural and manurial factors on plant development and yield of the potato.* Emp. J. Exp. Agric. 20: 301-315.

Smith, R.B. 1973. *Factors affecting dispersal of dwarf mistletoe seeds from an overstory western helmock tree.* Northwest Science 47: 9-19.

Slobodkin, L.B. 1962. *Growth and regulation of animal populations.* Holt, Rinehart y Winston. N.Y. 184 p.

Southwick, C.h. 1955. *The population dynamics of confined housemice supplied with unlimited food.* Ecology 36: 212-224.

Stickler, F.C., A.W. Pauli, H.H. Laude, H.D. Wilkins y J.L. Mings. 1961. *Row width and plant population studies with grain sorghum at Manhattan, Kansas,* Crop. Sci. 1: 297-300.

Swearingin, M.L. y D.R. Griffith. 1963. *Summary of county corn hybrid demostrations-1962.* Purdue Univ. Coop. Extensión Service Mimeo AY-154. 8p.

Takasaki, Y. 1971. *Studies on performance of alfalfa swards.* II. *On the dead plants in alfalfa swards.* Crop Sci. Soc. Japan. 40: 40-44.

Takasaki, Y. 1972. *Studies on the perfomance of alfalfa swards.* III. *Effect of differences in density and variety on the yield of alfalfa swards.* Proc. Crop. Sci. Soc. Japan. 41: 205-212.

Thomas, N.y H.A. Steppler. 1970. *Intraespecific competition in timothy* (Phleum pratense L) *and orchard grass* (Dactylis glomerata L.) Proc. XI. Int. Grass Cong. Surfers Paradise, Queensland, Australia.

Toosey, R.D. 1958. *Effect of number of sprouts per set on yield and grading of main-crop potatoes.* Nature, London. 182: 269.

Udvardy, M.F.B. 1959. *Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche.* Ecology 40: 725-728.

Utida, S. 1959. *The effect of manipulation density on progeny populations observed in the different strains of the azuki bean weevil.* II. Japanese Jour. Ecol. 9: 172-178.

VerHulst, P.F. 1844. *Recherches mathematiques sur la loi d'accroissement de la population.* Mem. Acad. Roy. Bruxelles 18: 1-58.

VerHulst, P.F. 1846. *Deuxiéme memoire sur la loi d'accroissement de la population.* Mem. Acad. Acad. Roy. Bruxelles 20: 1-52.

Watt, K.F. 1973. *Principles of environmental science.* McGraw-Hill. N.Y.

Whittaker, R.H. 1956. *Vegetation of the Great smoky Mountains.* Ecol. Monogr. 26: 1-80.

Wiggans, R.G. 1939. *The influence of space and arrangement on the produccion of soybean plants.* J. Amer. Soc. Agron. 31: 314-321.

Willey, R.W. y S.B. Heath. 1969. *The quantitative relationship between plant population and crop yield.* Advances in Agronomy 21: 281-321.

Williams, W.A. y J.R. Elliot. 1960. *Ecological significance of seed coat impermeability to moisture in crimson, subterranean and rose clovers in a mediterranean-type climate.* Ecol. 41: 733-742.

Wyne-Edwards, V.C. 1964. *Populations control in animals.* Sci. 192: 2-8.

Zuber, M.S., C.O. Grogan y O.U. Singleton. 1960. *Rate of planting studies with prolific and single-ear corn hybrids.* College Agric. Univ. Missouri, Agric. Exp. Sta. Res. Bull. 737. 20p.

VI
BIOCENOSIS

La presencia de una sola especie, excluyendo a todas las demás, es la forma menos probable de comunidad natural.

R. MARGALEF, 1958

En la modelación de sistemas silvoagropecuarios, una de las primeras interrogantes es la determinación del grado de información o diversidad que debe dársele al sistema. Conviene conocer el número de estirpes, razas, ecotipos, especies, estratas, sinusias y niveles tróficos que debe tener para optimizársele.

Ha sido tradicional, en ecosistemas antropogénicos, construir modelos simplificados en extremo, los cuales, a menudo, sólo tienen organismos de una sola especie y variedad, siendo mínima la información contenida en la biocenosis. El progreso del agro se ha acompañado tradicionalmente de la simplificación del modelo natural, lo cual simultáneamente ha significado la pérdida de otros atributos del sistema.

En este capítulo se pretende hacer un análisis de la intensidad en que deben mantenerse ciertos atributos de la biocenosis, tales como la diversidad de especies, estirpes y sinusias, el proceso mismo de especiación en la biocenosis, la amplitud del nicho y hábitat ocupado por los organismos y el grado de estabilidad y dominancia que debe tener el sistema. Los consortismos o relaciones interespecíficas son también analizados en este capítulo.

Interesa comparar los atributos de los sistemas naturales versus los antropogénicos; en el primer caso son de mayor complejidad taxonómica, de estructura por edades más complejas, de mayor diversidad de sexos, y de alta estratificación. La información contenida en el sistema está compartida por las diversas especies que integran la biocenosis, pero en grados de dominancia muy variables de una u otra especie, estrata y nivel trófico. En sistemas antropogénicos, en cambio, la información contenida es mínima, pero el costo o esfuerzo antropogénico de mantenimiento de la arquitectura es elevado.

El objetivo de entregar la información que se presenta en este capítulo es dar las bases de los antecedentes que han de considerarse en la planificación de la biocenosis de los modelos idealizados que se construyan. El grado de diversidad, estabilidad, relaciones interespecíficas y dominancia que se le dé al sistema no puede ser al azar, debiendo calcularse de acuerdo a los requerimientos para su optimización.

Especiación y evolución

Nicho, hábitat y territorio

El origen, la evolución y el significado del término nicho no está muy claro y diversos autores difieren en su interpretación. Según Whittaker, Levin y Root (1973), el término nicho se utiliza con tres acepciones diferentes: como la función de la especie en una comunidad, la distribución de la especie en un rango de ambientes o nicho-hábitat o nicho-lugar, y una tercera acepción corresponde a la amalgama de ambas, donde se conjugan factores intra e intercomunidades. Con frecuencia, se cita a Grinnelll y Storer (1924) como los originadores de este concepto.

El éxito de una especie en un lugar no se debe solamente a la existencia de alimentos sino que a la existencia simultánea de varias condiciones; siendo esencial la presencia de lugares de cruzamiento para la sobreviviencia de la especie en un lugar, como asimismo de protección para los organismos jóvenes y los recién nacidos. Deben existir también lugares de refugio temporal durante las épocas desfavorables del año y el suministro de alimento para su desarrollo y éxito en el hábitat. La interpretación del nicho, de Grinnell y Storer (1924) corresponde aparentemente al hábitat, a lo que se ha llamado nicho-hábitat, pudiendo interpretársele como nicho-asociacional, en el cual intervienen varias circunstancias de diversa naturaleza tales como dependencia de la cubierta, adaptación al medio y comportamiento del organismo.

Según Savage (1958), en los primeros estudios se confunde el significado que diversos autores le deban al término. La tendencia general de los botánicos y zoólogos fue la de referirse al nicho con una acepción de hábitat y biotopo. En este sentido, ha sido utilizado por Allee y Schmidt (1951) y Allee *et al.* (1949) en tanto que Clements y Shelford (1939) consideran al nicho como la elección del hábitat del organismo. Allee (1932) enfatiza que el nicho-hábitat es el lugar donde el animal se ha especializado en vivir. Con posterioridad, a medida que la ecología fue desarrollándose hasta transformarse en una disciplina científica, se le fue dando otra acepción. El significado del nicho que le ha dado Elton (1927),

Lack (1949), Andrewartha y Birch (1954) y Odum (1953), no implica connotación de lugar o condiciones ambientales. Es una interpretación funcional en la cual se incluye la suma total de las actividades del organismo (Savage, 1958), dándose especial importancia a las relaciones energéticas o de alimentación. Baushbaum (1937), aunque define al nicho como el lugar del organismo en el ambiente se refiere a su función, especialmente al alimento. Elton (1939), por ejemplo, excluye aspectos tales como las áreas de refugio y de cruzamiento y se basa primordialmente en la alimentación. El nicho de un organismo puede ser consumir la lámina de las hojas, el de otros consumir los tallos, en otros su nicho es succionar la savia, o ingerir la corteza o parte de las raíces (Clarke, 1954). Ello se podría definir como el nicho-alimentación, aun cuando también se considera algunos factores externos que actúan sobre el animal, tales como las relaciones químicas, físicas y bióticas.

Si se ponderan todas las relaciones del organismo en su medio y se interpretan en relación al rol que desempeña el organismo, el concepto del nicho es funcional. La definición de Gause (1934) incluye tanto al hábitat como a los recursos y al modo de vida del organismo. Clarke (1954) se refiere al nicho-funcional en el cual además del aspecto mismo de la alimentación del organismo considera su modo de adquirir el alimento. Según Ross (1958), para evitar la interpretación confusa del concepto sugiere agregarle algún adjetivo calificativo que explícitamente le delimite, como: nicho-alimentación, nicho-hibernación, nicho-anidación, nicho-descanso, o nicho-protección.

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

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

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

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

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

El valor de importancia de cada especie, expresado a través de la productividad puede interpretarse conociéndose la distribución de la fracción del hábitat y nicho que le corresponda a cada población. Whittaker (1970) lo interpreta a través de las varias hipótesis presentadas en la literatura ecológica: la de MacArthur (1965), que sostiene que las fronteras del nicho son al azar en el hiperespacio; la hipótesis del prevaciado del nicho y de la distribución normal de las especies sustentada por Preston (1948).

Los escritos de Gause (1934) han sido interpretados como manteniendo implícitamente una hipótesis que, con posterioridad, se ha denominado la ley de la competencia excluyente o ley de Gause. Establece esta ley que en la naturaleza no pueden coexistir competidores completos (Hardin, 1960; Odum, 1963). Dos poblaciones que ocupen el mismo nicho ecológico, el mismo territorio y que no se intercrucen, es decir, que sean simpátricas, desaparecen cuando una de ellas desplaza a la otra.

La explicación del principio la da Hardin (1960), tomando como ejemplo a dos cuentas bancarias en la cual una de ellas produce un interés mayor. Si las dos cuentas se inician con la misma cantidad de dinero y con un límite máximo total de depósito, la cuenta que produzca el mayor interés termina por desplazar a la otra. En términos ecológicos, significa que si dos poblaciones se desarrollan en un ambiente limitado y una de ellas presenta una tasa de crecimiento poblacional mayor que la otra, la de menor crecimiento va gradualmente siendo eliminada a medida que la de mayor crecimiento ocupa la fracción del nicho desocupada por la más exitosa. Este principio, según Hardin, sólo puede ser establecido en teoría pero no se puede demostrar en la práctica. Para que dos poblaciones que ocupen el mismo nicho puedan coexistir es necesario que se origine diferenciación específica.

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

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

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

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

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

Un ejemplo que aparentemente contradeciría la ley de Gause es el citado para una especie palustre *Glyceria fluitans*. Esta especie vegetal, y otras cercanas a ella, aparentemente ocupan el mismo hábitat y nicho. No obstante, si su distribución se estudia en detalle, se desprende que corresponden a límites de tolerancia levemente diferentes (Hubbard, 1942). En el caso de algunas hormigas consumidoras de semillas, demuestra la hipótesis que se produce una subdivisión de los recursos, originada en una separación de los nichos (Culver, 1972). En el estudio de Harlan y Martini (1938) se analizó el efecto de la selección natural en una mezcla de once variedades de cebada sembrada en diver-

sas localidades. En casi todas las localidades, al término del período de estudio, la mezcla consistía en una sola variedad, pero la variedad era diferente en cada localidad. El estudio de Park (1955) es también indicativo que sólo una especie de *Tribolium* existía en la comunidad al término del período de investigación, pero la especie que concluye por dominar, cambia de acuerdo al ambiente donde la interferencia interespecífica tenga lugar, confirmando así el principio de Gause. En la literatura se presentan otros ejemplos de especies, variedades y ecotipos que se comportan satisfactoriamente al desarrollarse formando poblaciones puras, pero desaparecen al cohabitar el mismo territorio en asociación con otros organismos que compiten por el mismo nicho (Gustafsson, 1951).

La presencia simultánea de varias especies de *Sphagnum* en mallines (Tansley, 1949), se debe a una sucesión en el tiempo desde especies semiacuáticas hasta que ocupan hábitats mejor drenados. La aparente uniformidad de la cubierta vegetal no es otra cosa que la resultante de la heterogeneidad ambiental, donde las diversas especies ocupan hábitats y nichos diferentes. Los resultados de Pimental *et al.*, 1965, demuestran que no hubo coexistencia de dos especies de moscas: *Musca domestica* y *Phaenica sericata*, aunque sostienen que bajo condiciones de mayor espacio y tamaño poblacional, es posible que coexistan.

Los resultados del estudio de Lamprey (1963), confirman la ley de Gause, pues se analizó la cohabitación de catorce especies de herbívoros ungulados en la reserva de Tarangire en Tanzania. La separación ecológica de las especies se logra según ese autor por seis mecanismos diferentes:

Ocupación de tipos vegetacionales diferentes y hábitats amplios

Selección de diferentes tipos de alimentos

Ocupación de diferentes áreas en la misma estación

Ocupación de la misma área en diferentes estaciones

Uso de diferentes intensidades de utilización de la vegetación

Ocupación de refugios diferentes durante la época desfavorable del año.

La primera impresión puede ser que se trata de una situación contradictoria a esta ley, pero su análisis detallado confirma lo opuesto. Cada una de las catorce especies ocupa un nicho diferente o en caso contrario lo comparten en diferentes épocas del año (figura VI-1).

En la Figura VI-2 se discuten cuatro de los seis mecanismos que regulan la separación ecológica en las especies de ungulados ya aludidas y que son: tipo de hábitat, tipo de alimento, área ocupada, y movimiento estacional. Las especies consideradas son las siguientes:

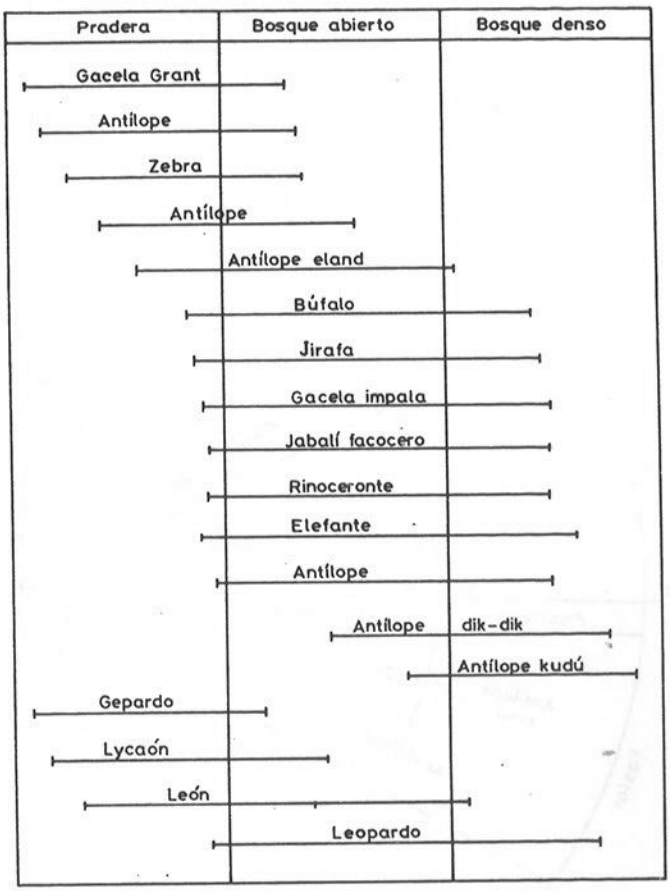


Figura VI-1. *Esquema de la cohabitación de un ecosistema africano por especies de mamíferos herbívoros, en el cual cada especie ocupa nichos diferentes o en épocas no competitivas, como una demostración de la ley de la competencia excluyente (Lamprey, 1963).*

Antílope	*Strepsiceros imberbis australis*
Elefante	*Loxodenta africana knochenhaueri*
Rinoceronte	*Diceros b. bicornis*
Búfalo	*Kobus ellipsiprymnus kuru*
Gepardo	*Acinonix jubatus*
Licaón	*Lycaon pictus lupinus*
Gacela	*Aepyceros melampus suara*
León	*Panthera leo massaica*
Zebra	*Equus burchellii bohmi*
Jirafa	*Giraffa camelopardalis tippelskirchi*
Jabalí Facocero	*Phacochoerus aethiopicus aeliani*
Leopardo	*Panthera pardus fusca*
Antílope dik-dik	*Rhynchotragus kirkii thamasi*
Gazela Grant	*Gazella g. granti*
Antílope Eland	*Taurotragus oryx pattersonianus*
Antílope	*Gorgon taurinus albojubatus*
Antílope	*Alcelaphus buselaphus cokii*

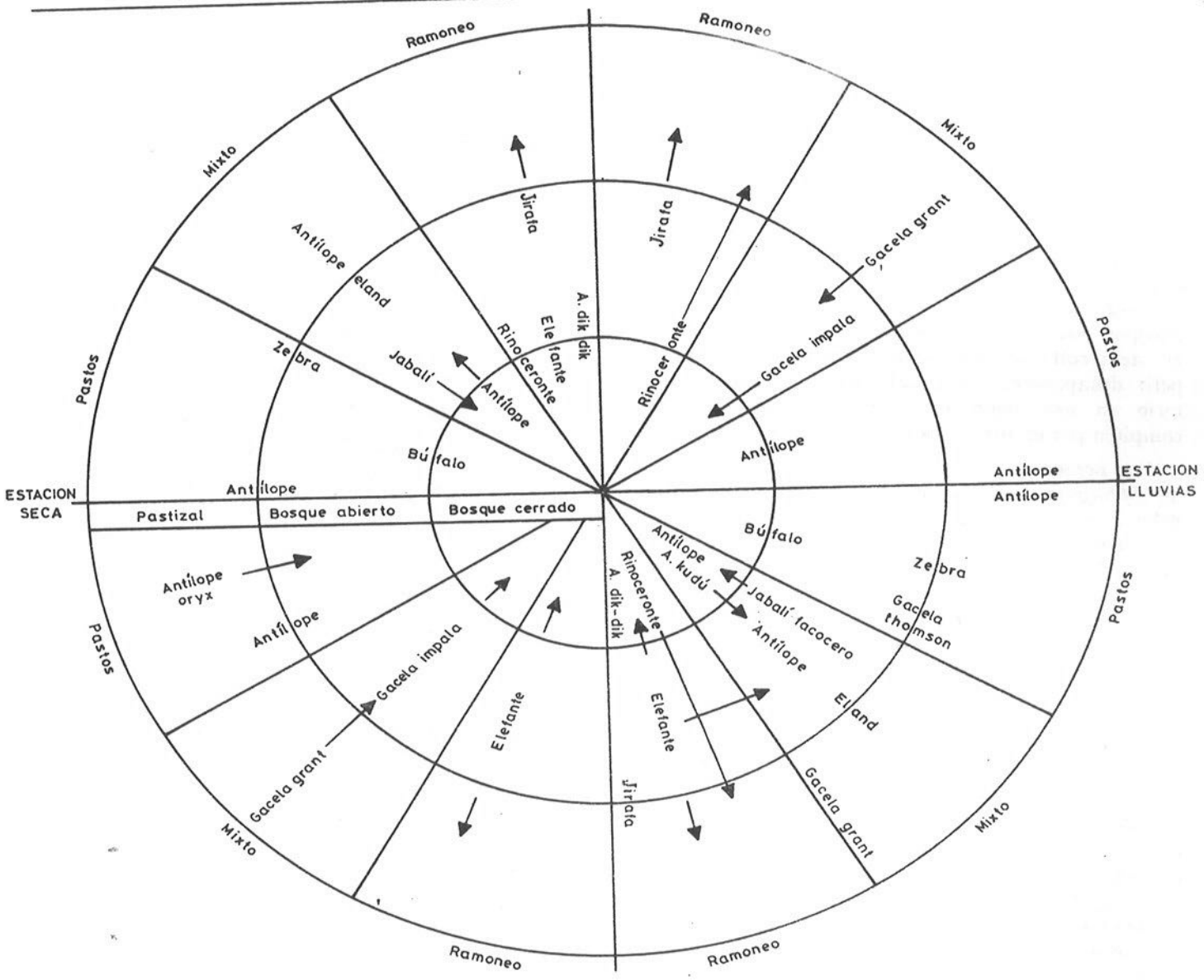


Figura VI-2. *Diagrama en que se ilustra cuatro de los seis mecanismos de separación ecológica de catorce ungulados estudiados en dos áreas de Tanzania: Masai y Tarangire. El diagrama muestra la distribución estacional y la de la estación lluviosa y seca. La preferencia de hábitats está indicada en los círculos concéntricos. El nombre de la especie está indicado donde existe la mayor concentración de la población y la flecha representa su presencia en otras áreas adyacentes (Lamprey, 1963).*

Las discrepancias producidas al analizar la validez de la ley de Gause se eliminan si se le interpreta en el sentido que Hutchinson (1957) le da, al afirmar que dos o más especies que ocupen el mismo nicho no pueden coexistir en un medio indiversificado. La ocurrencia simultánea de especies similares en un mismo lugar sólo se presenta cuando se cumplen algunos requisitos (Harper, 1961): en el curso de la diferenciación específica las especies deben haberse diferenciado en su forma de cruzamiento; deben presentar un rango de tolerancia que les permita vivir juntas; y la existencia de uno no debe ser a expensas de la otra.

La ocurrencia en un territorio de poblaciones íntimamente emparentadas (Harper, 1961) es una función de:

oportunidades de las poblaciones ancentrales de subdividirse,
oportunidades migratorias después de la divergencia evolutiva,
probabilidades que las poblaciones se hayan diferenciado suficientemente para que puedan coexistir sin fusionarse,
que después de la especiación continúen con rangos de tolerancia similares,

que las poblaciones continúen siendo independientemente controladas.

Típicamente, cuando una población exótica ingresa a un ecosistema alterado donde no existen barreras ecológicas, se produce una irrupción poblacional. Ejemplos de ello son abundantes y variados: escarabajo japonés *(Popilla japonica),* polilla europea *(Portheria dispar),* hormiga sudamericana *(Salenopsis saevissima),* el hongo del tizón del nogal *(Endotia parasiatica),* y gorrión inglés *(Passer domesticus)* (Pimentel, 1968). Otros ejemplos de invasión de especies exóticas en ecosistemas alterados es la zarzamora *(Rubus ulmifolius)* que invade terrenos agrícolas desprovistos de la vegetación natural, la quila *(Chusquea quila)* que invade terrenos donde el bosque ha sido cortado, quemado o mal manejado quedando algunos nichos y hábitats desocupados, los que son fácilmente ocupados por estas especies. Las malezas de la familia de las crucíferas tales como rábano *(Raphanus sativus)* yuyo *(Rapistrum rugosum),* yerba rosilla *(Amsimkia hispida)* y muchas otras que necesitan de ambiente alterado y de hábitats y nichos desocupados, se encuentran en condiciones pioneras de suelos arados y en siembras de cereales y otros cultivos, pero están ausentes o con mínimo desarrollo cuando se trata de biocenosis en etapas sucesionales avanzadas.

Esto es la resultante de la existencia de hábitats y nichos desocupados y de la ausencia de barreras interespecíficas que limiten la expansión poblacional de la especie exótica. La misma irrupción de la especie introducida, crea condiciones favorables para la invasión y desarrollo de especies que, a su vez, van a constituir su propia regulación. En ecosistemas no alterados, donde la regulación natural del ecosistema se halla en operación, la irrupción de especies exóticas es menos probable ya que los nichos están ocupados, y en este caso el desarrollo de la exótica sólo puede producirse a expensas de la residente.

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

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

La cigota es la resultante de la fecundación del óvulo por el gameto masculino, lo cual constituye el nexo entre el desarrollo evolutivo de las generaciones ancestrales del organismo en su medio y la etapa inicial del desarrollo individual. El desarrollo individual es la resultante de la estructura genética de la cigota, que delimita el rango de los caracteres del individuo con el ambiente donde el nuevo organismo se desarrolla y crece, y que le induce una expresión individual diferente de acuerdo al medio donde una misma cigota evolucione.

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

Un mismo genotipo, sometido a la acción de diferentes ambientes genera una gama de fenotipos produciéndose un rango de variación fenotípica; dicha capacidad de variación del genotipo recibe el nombre de plasticidad. Esta es la expresión de la adaptación individual a un ambiente diferente, lo cual está regulado genéticamente, ya que diversos genotipos expresan plasticidad diferentes. Los fenotipos mejor adaptados al ambiente son los con mayores probabilidades de sobrevivir.

El rango de plasticidad es muy variable para diversos grupos de organismos. En general, la mayor plasticidad se observa entre las plantas herbáceas que logran modificar el tamaño y la proliferación de sus diversos tipos de tejidos. El crecimiento de los vegetales se origina en meristemas o puntos de crecimiento sometidos a las influencias ambientales. El crecimiento vegetal es la manifestación de su reacción en el ambiente, lo cual determina su tamaño.

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

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

En la naturaleza, ningún ambiente es estable. Todos varían dentro de ciertos límites y los organismos se adaptan a esa variabilidad por dos mecanismos diferentes y opuestos. Uno es el de plasticidad que les hace cambiar a medida que el ambiente varía logrando así un buen ajuste ambiental y el otro es la homostasis interna que hace que no varíe, a pesar de las variaciones externas del medio. A medida que la homostasis interna aumenta la plasticidad disminuye y, por lo tanto, la cantidad de fenotipos es diferente.

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

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

El ambiente, además de su variación en el tiempo varía también en el espacio; una población de organismos de una misma especie se ajusta a los microhábitats y nichos que existen en su territorio heterogéneo, modificando levemente su fenotipo y genotipo. Esta heterogeneidad espacial es, en parte, la responsable de la permanencia de polimorfos en la población.

Especiación

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

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

La ley de Hardy-Weinberg establece que, en una población grande y de cruzamientos al

azar, las frecuencias génicas y fenotípicas permenecen constantes de generación en generación y que la frecuencia de los genotipos está determinada por la frecuencia génica. Esta situación se cumple siempre que no ocurran mutaciones, que no existan migraciones y que los genotipos, producto de los cruzamientos, tengan igual sobrevivencia e iguales posibilidades de reproducirse, en otras palabras, que no halla selección. El requerimiento de tamaño de la población es necesario para evitar el efecto de muestreo al azar de gametos o deriva genética.

Cada locus polimórfico puede tener dos o más alelos. El número de genotipos que se forman al variar la cantidad de alelos cambia de acuerdo a la fórmula:

$$g = \frac{r\,(r+1)}{2}$$

donde g es el número de genotipos que pueden formarse y r es el número de alelos en el locus.

Si los genotipos se encuentran en una proporción o frecuencia de 0,70 a_1a_1, 0,20 a_1a_2 y 0,10 a_2a_2, donde la suma de las frecuencias de todos los genotipos debe ser igual a la unidad 1,0, la proporción de los alelos a_1 y a_2 es equivalente a:

$$a_1 = a_1a_1 + 1/2\,a_1a_2 = 0{,}80$$

$$a_2 = 1/2\,a_1a_2 + a_2a_2 = 0{,}20$$

o sea, la frecuencia del alelo a_1 es igual 0,70 que es el aporte del genotipo a_1a_1, más 1/2 de 0,20, que es el aporte del genotipo a_1a_2, lo que sumado es igual a 0,80.

La combinación al azar del gameto masculino con el femenino produce las combinaciones que se indican en la Figura VI-3. Los genotipos de la población se ajustan rápidamente hasta alcanzar el equilibrio con una proporción de 0,64 de a_1a_1, 0,32 de a_1a_2, 0,04 de a_2a_2. La proporción de alelos continúa siendo la misma que originalmente: 0,80 la del alelo a_1 0,20 la de a_2.

En el caso de poblaciones polimórficas con cuatro alelos para un locus determinado, la frecuencia se mantiene al igual que en el caso anterior. A manera de ejemplo, se puede considerar una población hipotética con cuatro alelos a_1, a_2, a_3 y a_4. y los genotipos en la siguiente proporción: 120 a_1a_1, 100 a_2a_2, 20a_3a_3, 24a_4a_4, 8a_1a_2, 40a_1a_3, 32a_1a_4, 16a_2a_3, 16a_2a_4 y 24a_3a_4.

La frecuencia de cada uno de los alelos corresponde a:

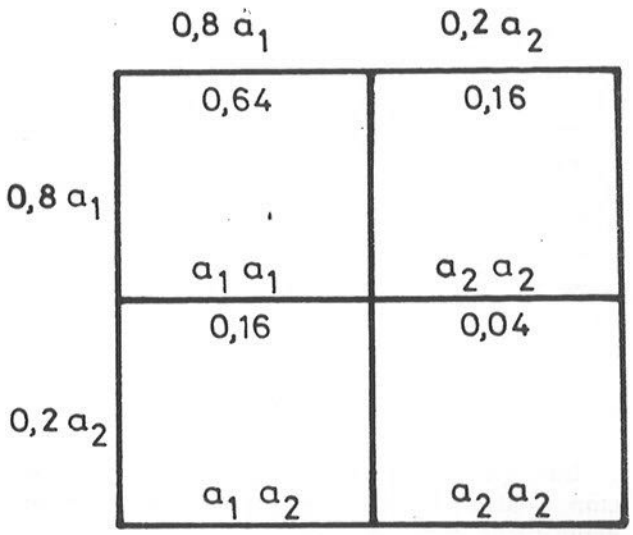


Figura VI-3. *Frecuencia de alelos en el gameto masculino y femenino y composición de los genotipos derivados de su fusión en un gene con dos alelos.*

		Σ	*Frecuencia*
a_1	= 120 + 4 + 20 + 16 =	160 =	0,40
a_2	= 100 + 4 + 8 + 8 =	120 =	0,30
a_3	= 20 + 20 + 8 + 12 =	60 =	0,40
a_4	= 24 + 16 + 8 + 12 =	60 =	0,15

De acuerdo con la ley de Hardy-Weinberg, la frecuencias génicas y genotípicas se mantienen constantes en las generaciones siguientes, lo cual se demuestra a través de los resultados obtenidos de la Figura, VI-4 y presentados a continuación.

	0,40 a_1	0,30 a_2	0,15 a_3	0,15 a_4
0,40 a_1	0,1600 a_1a_1	0,1200 a_1a_2	0,0600 a_1a_3	0,060 a_1a_4
0,30 a_2	0,1200 a_1a_2	0,0900 a_2a_2	0,0450 a_2a_3	0,0450 a_2a_4
0,15 a_3	0,0600 a_1a_3	0,0450 a_2a_3	0,0225 a_3a_3	0,0225 a_3a_4
0,15 a_4	0,0600 a_1a_4	0,0450 a_2a_4	0,0225 a_3a_4	0,0225 a_4a_4

Figura VI-4. *Frecuencia de alelos en el gameto masculino y femenino y composición de los genotipos derivados de su fusión en loci con cuatro alternativas de alelos.*

Genotipo	*Frecuencia original*	*Frecuencia en equilibrio*
$a_1 a_1$	0,30	0,1600
$a_2 a_2$	0,25	0,0900
$a_3 a_3$	0,05	0,0225
$a_4 a_4$	0,06	0,0225
$a_1 a_2$	0,02	0,2400
$a_1 a_3$	0,10	0,1200
$a_1 a_4$	0,08	0,1200
$a_2 a_3$	0,04	0,0900
$a_2 a_4$	0,04	0,0900
$a_3 a_4$	0,06	0,0450

Las frecuencias génicas en la nueva generación, calculadas a partir de las frecuencias genotípicas, corresponden a:

Frecuencia

$a_1 = 0,1600 + 0,1200 + 0,0600 + 0,0600 = 0,40$
$a_2 = 0,0900 + 0,1200 + 0,0450 + 0,0450 = 0,30$
$a_3 = 0,0225 + 0,0600 + 0,0225 + 0,0225 = 0,15$
$a_4 = 0,0225 + 0,0600 + 0,0450 + 0,0225 = 0,15$

Volviendo al ejemplo de dos alelos en un gene en el cual la frecuencia de $a_1 = p = 0,80$ y la de $a_2 = q = 0,20$ se tiene que:

$$p + q = 1 \text{ y } p = 1 - q$$

la proporción de genotipos se obtiene de la resolución de:

$$(p - q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

$$p^2 : 2pq : q^2$$

En el ejemplo anteriormente citado, $p = 0,80$ y $q = 0,20$

$$p^2 : 2pq : q^2 = (0,80)^2 : 2(0,80 \cdot 0,20) : (0,20)^2 = 0,64 : 0,32 : 0,04$$

En el otro ejemplo, donde se incluían cuatro alelos, las frecuencias de genotipos se calculan de manera análoga. La frecuencia de $a_1 = p = 0,40$, $a_2 = q = 0,30$, $a_3 = r = 0,15$ y $a_4 = s = 0,15$, la frecuencia de genotipos corresponde a la resolución de la ecuación polinominal al cuadrado.

$$(p - q - r - s)^2 = p^2 : q^2 : r^2 : s^2 : 2pq : 2pr : 2ps : 2qr : 2qs : 2rs$$

$$(0,4 + 0,3 + 0,15 + 0,15)^2 = 0,16 : 0,09 : 0,0225 : 0,0225 : 0,24 : 0,12 : 0,12 : 0,09 : 0,09 : 0,045$$

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

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

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

La herencia mandeliana es básicamente conservadora, es decir, no contiene mecanismos que provoquen cambios en la frecuencia de alelos. Una población uniforme no puede evolucionar, ya que la evolución requiere de diversidad genética, de manera que los genes puedan recombinarse produciendo diversidad de genotipos (Wallace, 1964). Los elementos básicos del proceso evolutivo son bien conocidos: mutación, recombinación, selección natural y la probabilidad de fijación o pérdida de alelos (Lewis, 1969). Además de la migración una de las condiciones más importantes en este proceso es el grado de aislamiento geográfico o genético de la población.

Se entiende por mutación al proceso de transformación de un alelo en otro, por ejemplo, de a_1 a a_2 o viceversa. La tasa de mutación es variable en las poblaciones aunque frecuentemente de valores muy bajos, fluctuantes entre 10^{-4} y 10^{-8}. La tasa de retromutación es en general, de alrededor de un décimo de la anterior.

La tasa de mutilación de a_1 a a_2 se denomina u y la retromutación de a_2 a a_1, v. Existe equilibrio en una población cuando:

$$up = vq$$

o lo que es lo mismo cuando:

$$p = \frac{v}{u + v} \quad , \quad o \quad q = \frac{u}{u + v}$$

donde, p es la frecuencia de a_1 y q es la frecuencia de a_2.

Las mutaciones no son importantes a corto plazo para cambiar la frecuencia génica, pero sí lo son desde el punto de vista de producir alternativas de alelos. La especiación es un proceso de evolución poblacional y no debe, por lo tanto, aceptarse las hipótesis que sostiene que se origina en la mutación de sólo un individuo (Mayr, 1942).

La efectividad de las migraciones depende de la proporción de migrantes y de la diferencia en la frecuencia de alelos (p_1 y p_2) que exista entre la población migrante y la población receptora. Si p_1 y p_2 son las frecuencias de un cierto gen en las dos poblaciones y asumiendo que la migración ocurra al azar entre los organismos de las poblaciones, se tiene que: el cambio en la frecuencia génica Δp, como resultado de una generación de inmigración, está dado por:

$$\Delta p = m(p_2 - p_1)$$

donde, p_1 es la frecuencia génica de la población receptora y p_2 la de la migrante.

En esta forma se tiene que la frecuencia de genes no cambia si la tasa de migración es igual a cero o si p_1 es igual a p_2, es decir si las frecuencias de alelos en las dos poblaciones son similares.

La tasa de migración, en las poblaciones naturales, es generalmente muy pequeña, pudiendo llegar a ser tan baja como la de las mutaciones, especialmente si existe alguna barrera natural que separe a las poblaciones. La distancia en sí es una barrera y a medida que aumenta la distancia entre dos poblaciones, las migraciones disminuyen rápidamente.

El efecto de muestreo es otra forma de alterar la frecuencia de genes. Si una población deriva de una fracción de otra, es posible que la muestra de la cual deriva no haya sido representativa del total. Las magnitudes de estas alteraciones son mayores en poblaciones pequeñas que en las grandes. El efecto de muestreo es una fuerza de dispersión donde, si no se la controla, termina por la fijación de los alelos a frecuencias de ciento por ciento o su pérdida total. Ello se debe a que los dos extremos se comportan como trampas de las cuales no se sale y constituyen, por lo tanto, frecuencias fijas (Wallace, 1964). Las mutaciones y migraciones evitan que, a través de este proceso, la población se uniforme.

No existiría evolución en aquellas poblaciones donde todos los genotipos se comportaran de manera similar y tuvieran iguales probabilidades de sobrevivir y reproducirse. Para que exista evolución es necesario que algunos genotipos tengan más éxito que otros.

Uno de los aspectos más importantes a considerar en la modelación de ecosistemas es el ajuste de la población al medio donde se desarrollan. Algunos genotipos tienen mayor habilidad de sobrevivencia y reproducción que otros, en un ambiente dado. La mayor parte de las mutaciones son detrimentes y algunos genotipos originados a través de migraciones de genes desde otras poblaciones contiguas no se adaptan al nuevo ambiente. Los genotipos mejor ajustados al medio terminan por predominar en la población, a medida que los menos ajustados se van eliminando. Este proceso es uno de los más importantes en evolución y recibe el nombre de selección. Mather (1953) clasifica los diversos tipos de selección que afectan a las poblaciones naturales en tres grupos: direccionales, estabilizadoras y disruptivas. La selección direccional es la que favorece a un fenotipo extremo a expensas de los demás. La selección estabilizadora, en cambio, es aquella que favorece a los fenotipos intermedios a expensas de los extremos. El tercer tipo de selección, disruptivo, es la que favorece, con igual o diferente intensidad, a los fenotipos extremos a expensas de los intermedios.

Las alteraciones antropogénicas que se le hacen al ecosistema ocasionan cambios ambientales, los que son el fundamento de una nueva fuerza selectiva. La selección opera constantemente y a medida que nuevas generaciones se producen, la frecuencia de alelos se modifica hasta que, finalmente, termina por establecerse un equilibrio entre los genotipos y el ambiente donde la población se desarrolla.

A manera de ejemplo se puede citar que los porcentajes de germinación de semillas y el crecimiento de las plántulas provenientes de plantas adaptadas a ecotopos con diversos grados de concentración salina, indican que presentan una mayor adaptación al medio de donde provienen que a otras condiciones ambientales (Workman y West, 1969).

El ejemplo presentado por Pimentel (1968) ilustra el efecto del proceso selectivo en poblaciones de un virus parásito, según antecedentes relatados por Fenner (1965). El conejo europeo *(Oryctolagus cuniculus)* introducido en Australia en 1859 aumentó en número hasta alcanzar densidades tan altas que se transformó en un competidor del forraje que también utiliza el ganado doméstico. Para reducir la densidad cu-

nicular se introdujo desde Sudamérica un nuevo virus, el de la *mixomatosis* que no existía en Australia. En el primer ataque, la enfermedad fue fatal en el 98% de la población, luego redujo su incidencia a 85% en el segundo ataque, hasta alcanzar a sólo 25% en la sexta epidemia. La razón de ello es que los conejos infectados con la cepa menos virulenta del virus, sobrevivían por períodos más largos de tiempo y por lo tanto, los zancudos tenían mayor oportunidad de transmitir las cepas menos virulentas, inoculando a los conejos y haciéndolos resistentes. (Pimentel, 1968).

Por tratarse de un problema de naturaleza genética el número de generaciones que transcurren desde que el ambiente se modifica, es más importante que el período de tiempo. Los microorganismos, los invertebrados y las malezas son de corta vida teniendo, a menudo, de una a varias generaciones por año. Así pueden evolucionar rápidamente, a medida que el ambiente se modifica. Fuera de ello, las densidades poblacionales son tan altas que, incluso en el caso que la eliminación por selección de los organismos menos adaptados al medio sea muy alta, los pocos que logran sobrevivir terminan por formar nuevas poblaciones mejor adaptadas.

Los ecosistemas de cultivos se caracterizan por tener una población dominante de una especie vegetal. El resto de la biocenosis está ocupado por microorganismos, malezas, invertebrados epígeos e hipógeos y otros organismos que terminan por complementar la ocupación del espacio y nichos biocenósicos. Desde el punto de vista evolutivo, es una desventaja que una especie competidora se haga dominante ya que en este caso la interferencia intraespecífica es la principal fuerza selectiva. Las especies dominadas o menos densas están bajo la presión selectiva interespecífica, ya que si se le da suficiente tiempo terminan por adaptarse a la biocenosis (Pimentel *et al.* 1965). Para demostrar esta hipótesis, dos poblaciones competitivas de moscas, *Musca domestica* y *Phaenicia sericata*, fueron estudiadas cohabitando en condiciones de laboratorio (Figura VI-13). Inicialmente *Musca domestica* dominó sobre la otra población pero con el tiempo *Phaenicia* se hizo dominante, causando la extinción de la otra especie luego de ocurrir cambios evolutivos. La población dominada se transformó evolutivamente en mejor competidora mientras la especie inicialmente dominante, *Musca domestica* no mejoró su capacidad competitiva interespecífica (Pimentel *et al.*, 1965).

Cualquier modificación que se le haga al ecosistema, ya sea que se trate de la aplicación de nuevos herbicidas o insecticidas, de nuevas prácticas culturales, de fertilizantes, de riego, de nuevas variedades, especies o formas vitales, constituye de por sí una fuerza evolutiva que termina por inducir modificaciones genéticas en cada una de las poblaciones que integran la biocenosis. Esto es el ajuste genético intrínseco de la población, el cual deriva de la adaptación natural de las poblaciones al nuevo medio generado antropogénicamente.

Las especies vegetales de larga vida, tales como árboles y arbustos, y los animales mayores como el ganado, no evolucionan mayormente con los cambios ambientales naturales pues su largo de vida es elevado y la selección antropogénica no se hace necesariamente con el fin de lograr una mejor adaptación. La evolución se logra a través de técnicas de mejoramiento y manejo en las cuales el ambiente natural no es el mecanismo seleccionador.

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

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

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

Algunos híbridos estériles que tendrían pocas probabilidades de encontrarse en la naturaleza se hallan con frecuencia en los cultivos; ello es el resultado del cruzamiento exitoso entre dos taxas del cual el híbrido luego continúa propagándose vegetativamente. Un ejemplo de ello es el citado por Stebbins (1958) con el híbrido de *Elymus condensatus* x *E. triticoides*.

Una de las modalidades en que opera la selección es a través de genes letales y semiletales. Se entienden como tales a aquellos que transmiten características que hacen a los organismos anatómica o fisiológicamente inadaptados; los individuos que los poseen son incapaces de transmitirlos a las generaciones siguientes.

La densidad de herbívoros, parásitos y predatores se regula, según Pimentel (1969), de la siguiente forma: densidades altas de ellos crean presiones selectivas en el hospedal o la presa, lo cual termina por modificar la estructura genética de la población huésped. Esto, a su vez, modifica la de la población de predatores y parásitos. Luego de repetirse varias veces el proceso, se producen sucesivas poblaciones de hospedales y presas y de predatores y parásitos los cuales finalmente se estabilizan en poblaciones limitadas.

La superioridad de los heterocigotos a ajustarse a algunos ambientes es uno de los mecanismos de mantención del equilibrio a frecuencias génicas intermedias, y es una de las causas del polimorfismo.

Las especies que coexisten sin hibridizarse se denominan simpátricas en oposición a aquellas que no coexisten, las alopátricas. Harper (1961) ha propuesto el término cohabitar para describir la relación que existe entre aquellas especies íntimamente relacionadas y que viven muy próximas, por lo cual se puede estimar que compiten. La cohabitación se define como asociación ecológica siendo, por lo tanto, indicativa de la ocupación de una misma área o territorio; la coexistencia, en cambio, define el rango efectivo de interferencia genética; especies simpátricas son aquellas que coexisten sin hibridizarse en oposición a sinecéticas que son aquellas que cohabitan.

Las diferencias específicas pueden ser mantenidas sólo por barreras que impiden el intercambio de genes; por lo cual, el proceso de especiación involucra el establecimiento de tales barreras (Lewis, 1966). Las especies con menos individuos forman, a su vez, poblaciones más pequeñas y tienen, por lo tanto, mayores posibilidades de aislación de donde derivan sus ventajas de originar cambios genéticos y evolutivos (Margalef, 1958).

Además de los modelos simpátricos y alopátricos de aislación genética y geográfica respectivamente, que concluyen por especiar diversas poblaciones, existen otros modelos. El modelo parapátrico ocurre cuando dos taxas íntimamente relacionadas no cohabitan en gran parte de su área ni tampoco viven en áreas completamente aparte. Tienen una zona donde su distribución es conjunta y en la cual la hibridación es posible y puede que en realidad ocurra. Este modelo no es muy común en organismos muy móviles, ocurriendo en los ecotonos de especies seniles o de baja vagilidad. White (1968) ha propuesto el modelo estasipátrico de especiación ya que él involucra el esparcimiento de arreglos cromosomales que forman la base de la aislación citogenética en el rango del área de distribución de una especie previamente existente.

Lewis (1966) reconoce que existen dos modalidades de especiación: gradual y saltacional. Los productos derivados de estos procesos no son equivalentes en sus relaciones ni continúan con modelos similares de evolución. Por ejemplo, las diferencias adaptativas de algunas aves íntimamente emparentadas puede haberse originado en procesos de especiación ocurridos en condiciones diferentes (Lack, 1940). Las especies resultantes de la especiación gradual se caracterizan por tener barreras incompletas al intercambio de genes aun cuando cohabiten. La capacidad de intercambio de genes capacita a estas especies a adaptarse a un amplio margen de condiciones y circunstancias (Lewis, 1966).

La especiación alopátrica es una alternativa evolutiva frente a la especiación simpátrica que, según White (1968), está tan desacreditada. El modelo alopátrico de especiación no se ajusta a todos los casos, realizándose esfuerzos especiales para conocer en mayor detalle las bases genéticas de la aislación.

La evolución conducente a la especiación, con excepción de aquella originada en poliploidia, es un proceso gradual que involucra etapas sucesivas que van desde la formación incipiente de razas ecológicas y geográficas hasta la diferenciación ecogeográfica de fácil reconocimiento al nivel taxonómico de la subespecie (Lewis, 1966). La perfección de la adaptación de cualquier rasgo depende, sin embargo, de su importancia relativa en el ambiente (Watt, 1973), ya que la presión selectiva del ambiente varía de acuerdo a la importancia del rasgo en la adaptabilidad y ajuste al medio. La especialización de las especies en el ecosistema se origina en las tres funciones que pueden desempeñar: la porción del hábitat que ocupa en el hipervolumen de n lados de Hutchinson (1965), la fracción de los recursos que utiliza la especie y la proporción de la productividad que le corresponde a la especie (Whittaker, 1970).

En biocenosis inmaduras, puede existir un alto grado de sobreposición de especies muy em-

parentadas en un mismo nicho pero, con el tiempo, en etapas sucesionales más avanzadas los nichos de cada población se van diferenciando (Whittaker, 1970) hasta que finalmente se concluye en que la ley de Gause se aplica íntegramente, excluyéndose por competencia a las especies que ocupen un mismo nicho, hasta concluir con una sola para cada función. La influencia de una especie sobre otra que ocupa la misma sinusia, hábitat y nichos similares aumenta a medida que la densidad se eleva (Harper, 1961). Las desventajas selectivas para cada una o todas las especies que ocupan un mismo nicho, es el mecanismo evolutivo que conduce a la diversificación de los nichos (Whittaker, 1970). La evolución es un proceso de autoaceleración; el número de especies aumenta geométricamente cuando opera la especiación y diferenciación, aunque siempre existen algunas especies eurioicas. Las probabilidades de extinción aumentan cuando la especie se hace muy rara (Margalef, 1958).

La raza es una característica de la población que define una proporción de alelos; siendo el genotipo una característica del individuo. Algunas poblaciones que ocupan hábitats y nichos variables dentro de ciertos límites, evolucionan desarrollando un alto grado de polimorfismo en lugar de ampliar sus rangos de tolerancia. En lugar de ello, otras poblaciones evolucionan en el sentido de mayor especiación, que concluye finalmente por desarrollar especies simpátricas y sinecéticas, no estando bien definidas las circunstancias bajo las cuales ocurre uno u otro.

La única forma en que puede presentarse polimorfismo balanceado es en el caso de que el heterocigoto sea mejor adaptado al medio que cualquiera de los homocigotos; en esta forma los pares de alelos pueden permanecer en equilibrio con un solo ambiente o nicho ecológico, además de las posibilidades de mutación o de migraciones desde afuera (Leven, 1953). La dominancia absoluta de genotipos puede ser de importancia donde existen fenotipos diferentes, seleccionados en varios nichos similares. Sólo así se explica el polimorfismo protegido (Prout, 1968).

El modelo propuesto por Leven (1953) para nichos múltiples, ocupados por una población polimórfica, es el que a continuación se indica. Los alelos a_1 y a_2 se encuentran en una frecuencia p y q respectivamente. La frecuencia de las cigotas, cuando los cruzamientos ocurren al azar es $p^2 a_1a_1$, $2pq\ a_1a_2$, $q^2 a_2a_2$. Luego de la fertilización, los ejemplares se distribuyen al azar, en el nicho heterogéneo; siendo la selección natural diferente, en cada nicho se altera la proporción de los genotipos. Al término del proceso, las frecuencias son de: $v_1p^2 : 2pq : w_1q^2$ en el nicho uno y $v_2p^2 : 2pq : w_2q^2$ en el nicho dos, respectivamente para a_1a_1, a_1a_2, y a_2a_2 siendo v_I, 1 y w_I los valores de adaptación de a_1a_1, a_1a_2 y a_2a_2 en el nicho i. Si se consideran solamente las fuerzas de selección se tiene que c_i es la proporción de sobre vivientes en el nicho i, siendo $\Sigma c_i = 1$.

Si se supone que los cruzamientos son al azar para toda la población y si se considera a q como la frecuencia de a_2 en la población que se cruza, luego $\Delta q = \Sigma c_I q_I$ donde q_I es la frecuencia de a_2 en el nicho i.

$$\Delta q = pq\Sigma c_i \frac{(1 - v_i) + (w_i + v_i - 2)\,q}{v_i + 2\,(1 - v_i)\,q + (w_i + v_i - 2)q^2}$$

A este tipo de polimorfismo, Prout (1968) lo denomina polimorfismo protegido.

La existencia de varios nichos en los cuales un alelo está favorecido en un nicho y otros alelos favorecidos en otros nichos, puede incrementar las posibilidades de polimorfismo en estado de equilibrio. Bajo estas condiciones, el polimorfismo se presenta siempre que el heterocigoto no sea superior a los homocigotos (Leven, 1953). La selección disruptiva puede también tener como resultado final la formación de poblaciones polimórficas (Thoday 1958).

Si existe una diversificación en el sistema de manera que algunas partes favorezcan a una especie y otras a otra, dos o más especies pueden coexistir. Dicho en otra forma, ello puede significar que dos especies que cohabiten un área deben, en alguna forma, ocupar distintos nichos (Hutchinson, 1957).

Las poblaciones heterogéneas están aseguradas contra rendimientos muy bajos. La mayor parte del mejoramiento genético en variedades de plantas se ha logrado a través de la selección de líneas puras. Son muy uniformes en apariencia, tamaño, época de madurez, resistencia a enfermedades y calidad, pudiendo incluso ser altamente productivas. Las mezclas genotípicas pueden rendir más y ser de mayor consistencia que las líneas puras (Allard, 1961).

Las líneas puras son de menor estabilidad en su productividad que las poblaciones heterogéneas; la mayor estabilidad en la productividad ocurre indiferentemente de si sólo dos o más genotipos están involucrados. De ello se desprende que las mezclas genotípicas intraespecíficas capacitan para desarrollar una mayor estabilidad en la productividad, independientemente del número de atributos de sus componentes. Las mezclas de genotipos están aseguradas contra rendimientos muy bajos, pero no tienen necesariamente una alta capacidad productiva (Allard, 1961).

Diversidad, estabilidad y dominancia

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

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

$$I = K \log N$$

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

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

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

Las causas de la distribución desuniforme de las especies son, según Margalef (1958), las siguientes: estructura de la comunidad, reproducción diferencial y efectos de la evolución. La primera se refiere principalmente a los niveles tróficos, mientras que la segunda se refiere al valor de la tasa de cambio de la población o r de cada especie, es decir a la diferencia entre la tasa de natalidad y mortalidad. La última causa de la distribución desuniforme se refiere a los efectos de la evolución en las especies sobrevivientes, lo cual debe ser interpretado, según el autor citado, como que pocas especies son euricóricas, es decir, están representadas por muchos individuos, al contrario de muchas especies que sólo se hallan representadas por unos pocos individuos o son estenocóricas.

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

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

La diversidad de organismos en una biocenosis tiene también, en parte, su origen en algunos factores de resistencia. Las espinas de algunas plantas previenen la utilización de la especie por algunos herbívoros de ramoneo y es uno de los mecanismos más frecuentes; las toxinas e inhibidores del crecimiento producidos por algunas especies afectan en mayor grado a unas poblaciones que a otras. La época de crecimiento del vegetal y su desarrollo fenológico en relación a la época de utilización, como asimismo los otros factores de resistencia, no son otra cosa que diferenciación de nichos y hábitats.

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

invertebrados de menor tamaño, que no sean susceptibles a esta limitante anatómica.

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

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

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

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

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

La regulación de la densidad poblacional y el mantenimiento de su equilibrio se hace a través de un mecanismo centrado en la tasa de natalidad, mortalidad, y migración. No son las disponibilidades de recursos lo que regula a una población y establece su nivel de equilibrio, sino que la densidad en la cual la tasa de cambio r se hace igual a cero. La proporción del nicho que logra finalmente ocupar cada población en la comunidad, es la resultante de un proceso intrínseco de ajuste interpoblacional. En las primeras etapas de este ajuste, que corresponden a las etapas sucesionales iniciales, algunos ambientes quedan desocupados, pero el proceso de evolución del ecosistema converge hacia la utilización de todos los nichos. La selección natural o el mecanismo de selección de orden desde el orden opera aumentando la cantidad de información hasta alcanzar un límite, por ejemplo en el clímax (Wilson, 1968). La evolución en la diferenciación de nichos y hábitats permite que muchas especies cohabiten en biocenosis como competidoras parciales de hábitats y nichos, con distribuciones que parcialmente se sobreponen en gradientes (Whittaker, 1965).

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

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

El orden alcanzado por un sistema tiende a extenderse y, a través de la selección natural, se prolonga a un sistema más simple. Ello representa según Wilson (1968) lo que se denomina el principio de orden desde el orden. Aunque la diversidad se presenta como una propiedad instantánea, es la resultante del funcionamiento del ecosistema (Margalef, 1969).

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

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

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

Andrewartha y Birch (1954) sostienen que la abundancia de una especie y su área de distribución, son el derecho y el revés de un mismo problema. Si así fuera, sostiene Maelzer (1965), cualquier componente ambiental debe estar en condiciones de influir, ya sea su área de distribución o su abundancia. El factor ambiental debe no sólo estar en condiciones de modificar la fecundidad o longevidad del organismo en cuestión, sino que también alterar su posición espacial.

Esta relación no está suficientemente fundamentada en la literatura, pudiendo interpretarse que se trata de biocenosis pobres en especies, donde el balance es muy delicado tal como lo indica Cain y Castro (1959). Las especies dominantes no desarrollan su habilidad competitiva interespecifica en la forma que lo hacen las subdominantes (Pimentel, 1968), y es por ello que las especies muy abundantes, a través del proceso evolutivo, van perdiendo su capacidad competitiva. Al alterarse los factores reguladores del ecosistema, aunque sea levemente, se rompe este delicado balance y se sitúa a la especie en la categoría de dominada, donde la alta capacidad de competencia intraespecífica desarrollada en el proceso evolutivo de la especie (Pimentel, 1968), ya no le sirve, pero en cambio requiere de una alta capacidad interespecífica de competencia, de la cual carece. Luego, es fácilmente eliminada y su distribución se limita a los sectores en los cuales se comporta como dominante.

La mayoría de las especies que han evolucionado como cultivos se comportan de manera similar; donde su capacidad competitiva interespecífica se va perdiendo a medida que la especie evoluciona. En su estado primitivo una de las funciones que la población desempeñaba era la de competir con ciertos grupos de malezas, pero esta función, durante el proceso de domesticación, se lo traspasa al hombre que directamente o mediante el uso de implementos mecánicos o pesticidas la puede cumplir exitosamente. El éxito del organismo domesticado no depende de su habilidad competitiva interespecífica, pues en el ambiente donde normalmente se desarrollan, no existen otras especies competidoras ya que ese nicho lo ocupa el hombre y su tecnología silvoagropecuaria.

En condiciones silvoagropecuarias naturales, si no se controla antropogénicamente la competencia de otras especies, al menos en las etapas de plántula y juveniles, la competencia de las especies residentes es frecuentemente superior a la capacidad competitiva y el cultivo finalmente fracasa, lo cual es válido tanto para especies domésticas de animales como de vegetales. La pérdida de la capacidad competitiva interespecífica no es en vano; está ampliamente compensada con la ganancia de otros atributos, tales como: mejor capacidad competitiva intraespecífica, mayor canalización antropogénica, estructura morfológica y anatómica más adaptadas a las labores culturales y de manejo antropogénico y mejor adaptación para satisfacer las necesidades del hombre.

Las especies domésticas, mantenidas en ambientes naturales, si se comportan en alguna de sus etapas vitales como dominadas en lugar de dominantes, terminan finalmente por desaparecer pues no están capacitadas ni para competir con las dominantes naturales ni para subsistir en esas condiciones.

Las mediciones de algunas propiedades de la comunidad tales como diversidad, estabilidad y productividad son de valor siempre que las entidades sobre las que se hagan tengan sentido. En la actualidad, la cuantificación que se hace a partir del procedimiento analítico está bien desarrollada; pero la entificación para la que se usa el procedimiento sintético está pobremente desarrollada (McIntosh, 1967).

Frecuentemente, los estudios de biocenosis presentan, en sus resultados, algunos valores

que pueden ser utilizados en la cuantificación de la productividad. Elton (1946), por ejemplo, encontró que un 86% de los géneros están representados por una sola especie en las zoocenosis y 84% para las fitocenosis. El número de especies por género, calculado por el mismo autor, es de 1,38 y 1,22 respectivamente. Las diferencias en las frecuencias de especies y géneros encontrados en distintos muestreos, se originan en la tendencia de las especies a coexistir como ecotipos (Figura VI-5).

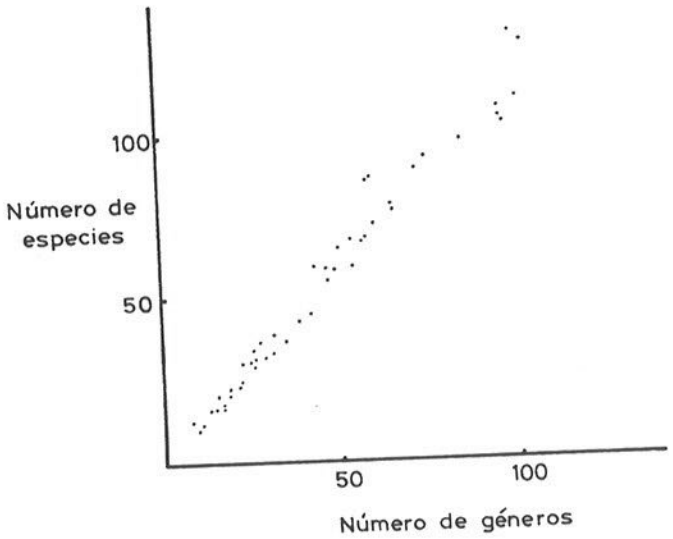


Figura VI-5. *Relación entre el número de especies y el número de géneros presentes en 49 comunidades animales (Elton, 1946).*

En un estudio presentado por Preston (1948) se encontró que de 303.251 especímenes de insectos capturados, 91.502 correspondían a una sola especie. En otro estudio del mismo autor se encontró que 237 especies estaban representados por 9.850 especímenes, en cambio de las 38 especies restantes se capturaron 77.260 individuos. De las 240 especies de lepidópteros nocturnos colectados por Fisher, Corbet y Williams (1943), 35 especies estaban representadas por sólo un ejemplar; 85 por 5 o menos; 115 por 10 o menos, 205 por 100 o menos y 35 con más de 100. En el estudio presentado por Dunn (1940) la mitad de los organismos estaban concentrados en el 10% de las especies, en tanto que el otro 90% de las especies sólo correspondía a la otra mitad de organismos.

La distribución del número de ejemplares por especie en una comunidad es logarítmica, según Preston (1948), y quien presenta evidencia que la hace corresponder a la curva de Gause. Los individuos de muchas especies mostradas en agregaciones suficientemente grandes, tienden a distribuirse entre las especies en forma de logaritmo normal. En la absisa se grafican incrementos iguales en el logaritmo del número de individuos en la especie y en la ordenada el número de especies en cada incremento, que en forma arbitraria, en este caso, se eligó el octavo.

La curva de especies de Preston (1948 y 1962) obedece a la fórmula:

$$y = y_o e^{-a^2 R^2}$$

donde y es el número de especies en el octavo, y_o es el número de especies en la octava modal, R la octava y a es una constante.

$$a^2 = \frac{1}{2\sigma^2}$$

Los resultados de dichos estudios tienen en común, una alta diversidad individual y de especies. No son, sin embargo, cuantitativamente comparables porque no se presenta una medida que cuantitativamente diferencie sus grados, de diversidad o información. La mayor proporción de los ejemplares está concentrada en unas pocas especies.

Frecuentemente se evalúa la diversidad entre stands en la siguiente forma:

$$\text{Diversidad} = \frac{\text{número de especies}}{\text{número de individuos}}$$

$$\text{Diversidad} = \frac{\text{número de especies en común}}{\text{número total de especies}}$$

Según Margalef (1958) ambas fórmulas son incorrectas. Los argumentos que él presenta demuestran su hipótesis.

La similitud composicional entre dos stands se puede calcular utilizando la fórmula sugerida por Dix y Smeins (1967):

$$\text{Similitud composicional} = \frac{2w\ 100}{a + b} \cdot 100$$

siendo w el número de especies en común, a el número de especies en un stand y b en el otro. La disimilaridad se calcula substrayéndole a 100 el valor de la similaridad calculada (Greig-Smith, 1964).

El parámetro denominado índice de diversidad debe ser independiente del tamaño de la muestra, proveniente de una comunidad homogénea y tomado al azar; representa la riqueza en especies de la comunidad. La diversidad es mínima cuando todos los elementos pertenecen a la misma clase y es máxima cuando pertenecen a distintas clases (Margalef, 1969). Según Margalef (1958) el peor y más simple de los índices para comparar diversidad en áreas diferentes es:

$$\text{Indice de diversidad} = \frac{\text{número de especies} - 1}{\ln N}$$

Un mejor cálculo de la diversidad se obtiene a través de la metodología propuesta por el mismo ecólogo:

$$I_3 = K \ln \frac{N!}{N_1 ! N_2 ! \ldots N_s !}$$

Mediante la aplicación de esta fórmula se calcula la información total de la diversidad de la comunidad. En ella, I es información, K es el coeficiente que permite obtener los resultados en bits al multiplicar por 1,443 y N es el número de individuos. En forma alternativa, una aproximación de la misma fórmula es:

$$I_3 = N\, b \ln S$$

donde S es el número de especies y b es una constante positiva cuyo valor fluctúa entre 0 a 1 dependiendo de la relación que exista entre el valor de I_3 real y el hipotético, I_3, cuando todas las especies se encuentran con igual frecuencia.

$$b = \frac{I_3}{I'_3}$$

El resumen del cálculo de los valores de diversidad, de acuerdo a la aplicación de la teoría de la información, en la forma propuesta por Margalef son los presentados en el cuadro VI-1.

McIntosh (1967) ha propuesto un índice de diversidad:

$$ID = \sqrt{\sum_{i=1}^{S} n_i^2}$$

donde S es el número de especies y n_i es el número de individuos en cada especie. Otros índices de diversidad han sido propuestos por varios autores: Fisher, Corbet y Williams, 1943; Simpson, 1949 y MacArthur, 1957.

Williams (1964) ha propuesto el índice de diversidad de Yule que mide tanto la distribución de los individuos entre las especies como el número de especies presentes. Es igual a:

$$\text{Indice de diversidad de Yule} = \frac{N^2}{\sum n_i (n_i - 1)}$$

donde N es el número total de individuos en la muestra y n_i es el número de individuos en la especie i.

Williams (1964) presenta evidencia indicando que, en muestras al azar de tamaños muy variables, existe una relación entre el número de especies y de individuos en cada una, ajustándose muy bien a una serie logarítmica que el autor expresa de la siguiente forma:

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \frac{\alpha x^4}{4}, \ldots$$

donde x es dependiente del tamaño de la muestra, pero se aproxima a la unidad al aumentar en tamaño, pero α es una constante a todas las muestras y por lo tanto es una propiedad de la biocenosis que aumenta al aumentar la diversidad, siendo igual a cero cuando todos los individuos pertenecen a la misma especie.

En el caso de series de distribución logarítmica, donde el tamaño de la muestra (N) es

Cuadro VI-1. *Cálculo de la diversidad, según Margalef (1958).*

Diversidad	*Expresión*	*Formas alternativas*
Información total	$I_3 = K \ln \frac{N!}{N_1 ! N_2 ! \ldots N_s !}$	$I_3 = N\, b \ln S$
Información por unidad de volumen o superficie	$D_v = K \frac{1}{V} \ln \frac{N!}{N_1 ! N_2 ! \ldots N_s !}$	
Divesidad por individuo (N)	$D_n = K \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{N_1 ! N_2 ! \ldots N_s !}$	$D_n = b \ln S$
Diversidad en relación al máximo	$D_m = K \frac{1}{N \ln S} \ln \frac{N!}{N_1 ! N_2 ! \ldots N_s !}$	$D_m = b$
Diversidad en relación al máximo diferenciado entre individuos o asumiendo que N = S	$D_x = K \frac{1}{\ln N!} \ln \frac{N!}{N_1 ! N_2 ! \ldots N_s !}$	$D_x = b \frac{\ln S}{\ln N}$

suficientemente grande, el número de especies es igual a:

$$s_1 = \alpha \log_e \left(\frac{N}{\alpha}\right)$$

situación que se produce cuando la relación corresponde al rango de una línea recta. Si en este rango, se toman dos muestras de diferente tamaño, siendo una de ellas p veces superior a la otra, se tiene que:

$$S_p - S_1 = \alpha(\log_e \frac{pN}{\alpha} * \log_e \frac{N}{\alpha} = \alpha \log_e p$$

Es por ello que si se dobla el tamaño de la muestra se tiene (Williams, 1964):

$$\log_e 2 = 0{,}69\,\alpha$$

En la literatura ecológica con frecuencia se menciona el hecho de que la producción del sistema está relacionada con otros atributos tales como diversidad, biomasa y estabilidad. El solo hecho de cambiar la diversidad de la biocenosis origina cambios en la productividad del sistema (Margalef, 1969). El mismo autor afirma que, en general, la diversidad está inversamente correlacionada con la productividad, en la ecuación:

$$D - \frac{1}{S} + \ln \frac{P}{R} + \ln \left(\frac{R}{B} + \frac{R}{P} \right) = K$$

Reúne en una sola expresión matemática a cuatro parámetros del ecosistema: producción, biomasa, diversidad y estabilidad. En la ecuación, K es una constante universal de organización, cuyo límite superior es alrededor de 5; S es estabilidad; P, producción; R, respiración total del sistema y B, biomasa (Margalef, 1969).

La Figura VI-6 indica la relación que existe entre diversidad y productividad en varios ecosistemas típicos, de donde se desprende que pequeñas variaciones en la diversidad significan grandes cambios en la productividad. Esta disminución es más marcada de lo que aparenta si se considera que el eje de las ordenadas está en escala logarítmica.

Los resultados deben, sin embargo, ser considerados con cautela al planificar transformaciones ecosistémicas pues la productividad, en este caso, es el cuociente entre la producción primaria y la biomasa. Los sistemas agrícolas tienen una biomasa mínima, por lo cual su productividad es muy alta en relación a la cantidad de biomasa que la produce; sin embargo, a menudo, es más importante la productividad expresada como la relación entre producción neta y la superficie. En este caso, la curva puede ser diferente ya que los bosques, por ejemplo, tienen una biomasa en pie muy alta.

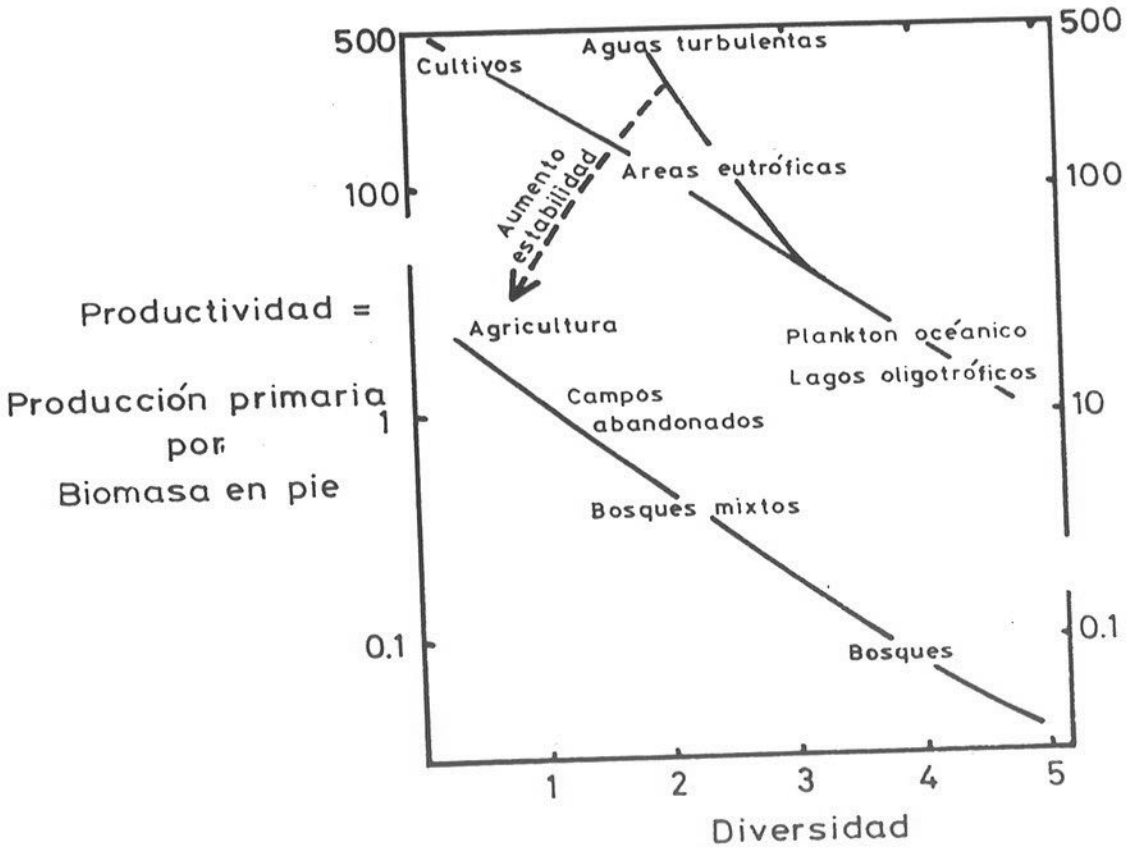


Figura VI-6. *Relación entre productividad y diversidad en varios ecosistemas típicos. Productividad = producción primaria/ biomasa en pie (Margalef, 1969).*

La diversidad de especies también depende de la amplitud del nicho ocupado por cada una; si el nicho de una especie es más amplio que el de otra, con una menor diversificación de especies de ese grupo se puede ocupar todos los nichos disponibles. Los mamíferos mayores y las aves tienen, en general, nichos más amplios que los insectos, lo cual hace que la diversidad de ellos sea generalmente menor. El ganado doméstico y los cultivos tienen nichos amplios, tan amplios que a menudo su sinusia es ocupada enteramente por ellos. La mayor parte de los nichos disponibles, del hábitat, y de la producción de un área corresponde a las especies domesticadas.

La introducción de ganado doméstico o de cultivos en un sector es en sí un desarrollo de nichos y hábitats susceptibles de ser utilizados por otros organismos, tales como malezas, parásitos, enfermedades y predatores. Cuando se hace agricultura o ganadería, esos nichos deben de permanecer desocupados. La tendencia general evolutiva del ecosistema tiende a que converja hacia el desarrollo de especies y ecotipos capaces de llenarlos. Una gran parte del esfuerzo agrícola se utiliza precisamente en evitar que esos nichos sean ocupados.

Las labores culturales pretenden que, a través de la remoción del suelo, se incremente la mortalidad de malezas y se creen condiciones del hábitat intolerables para otras pestes. La aplicación de herbicidas y pesticidas modifica el hábitat de tal manera que las especies susceptibles de desarrollarse en él no pueden hacerlo, pues el medio sobrepasa sus límites de tolerancia y el nicho permanece vacío como consecuencia de la intolerancia al hábitat.

El principio del vacío establece que cada vez que existe un hábitat y nicho desocupado, la evolución genética de las poblaciones tiende a ocuparlo, por lo cual, en los sistemas antropogénicos se debe tender a lograr que las otras sinusias principales sean lo más *eurinicho* y *eurihábitat* posible. Debe tenderse, además, a que los hábitats y microhábitats resulten intolerables para los organismos capaces de ocupar los nichos desocupados, para lo cual nuevos pesticidas deben desarrollarse continuamente, a medida que las poblaciones evolucionan. El desarrollo de hábitats que permiten el establecimiento de controles biológicos, es una medida que favorece el control de las plagas.

El control biológico de plagas deja parcialmente vacíos algunos nichos y hábitats y, desde este punto de vista estimula la evolución genética de poblaciones susceptibles de ocuparlos. Simultáneamente, el desarrollo de estas últimas, favorece la evolución de otros controles utilizados contra las nuevas plagas que ocuparon los nichos desocupados. Para que estos controles sean estables y eficientes, deben ser de alta diversidad.

Se puede sostener sin riesgo que todas las especies son especialistas y que las más abundantes se han especializado en utilizar parámetros ambientales ampliamente distribuidos, que obliga a las otras a especializarse en ambientes periféricos o marginales (McNaughton y Wolf, 1970). Watt (1973) sin embargo, sostiene lo contrario, que las especies generalistas tienen acceso a una mayor proporción de los recursos del medio, de donde se origina el hecho de que las especies más abundantes y de distribución más amplia sean generalistas.

La hipótesis del nicho especializado pierde validez cuando se analizan ecosistemas silvoagropecuarios; en ellos se comprueba que la amplitud potencial del nicho desempeñado por una especie en la comunidad natural, es mayor que la amplitud real. Es la competencia entre especies por el nicho y hábitat lo que reduce o incluso desplaza a algunas especies de medios que potencialmente podrían ocupar. Cada vez que se ocasiona el proceso opuesto de vacío, eliminando alguna población adaptada al ecosistema, las restantes en conjunto, o alguna de ellas en particular, ocupan el nicho y hábitat desocupados.

Los diversos estudios de amplitud del nicho no distinguen entre la amplitud susceptible de ser ocupada por la población y la amplitud del nicho que realmente ocupan ya que, en el segundo caso, se incluye además la habilidad competitiva de la población.

McNaughton y Wolf (1970) han propuesto la siguiente fórmula para calcular la amplitud del nicho (w) de una especie:

$$W \left[\frac{\Sigma (Y_p \cdot p)^2 \, 4 \, \frac{\Sigma (Y_p p)^2}{\Sigma y}}{\Sigma y} \right]^{1/2}$$

donde Y es el valor de importancia de la especie en la comunidad, p es la posición de la comunidad en la gradiente ambiental, e y es la suma de la importancia total de la especie en todas sus ocurrencias.

La relación entre la diversidad expresada en términos del número de especies (S) y la dominancia de la comunidad en el estudio analizado por McNaughton y Wolf (1970), fue linear y negativa. A medida que la dominancia aumentaba la riqueza florística disminuía ajustándose a la siguiente ecuación:

$$S = 71{,}380 - 2{,}124\ ID$$

La amplitud del nicho también disminuye a medida que el número de especies aumenta (Figura VI-7). En el caso del bosque es de:

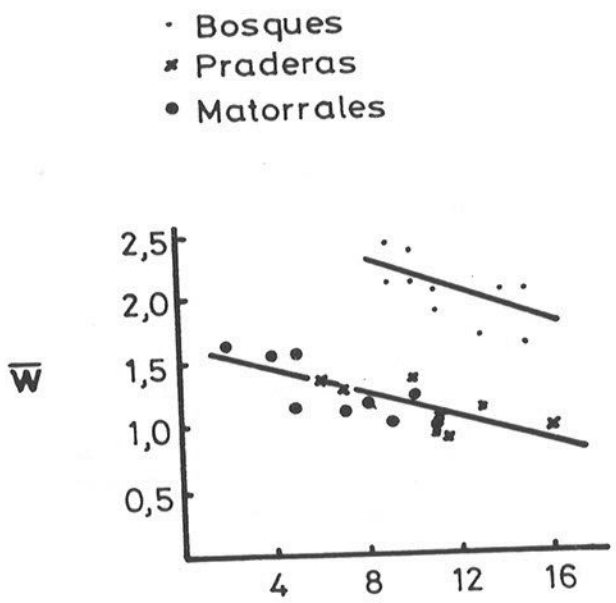


Figura VI-7. *Relación entre el número de especies (S) y la amplitud media del nicho (w) en bosque, pradera y matorral (McNaughton y Wolf, 1970).*

$$\overline{\omega} = 2{,}789 - 0{,}063\,S$$

y en el de la pradera y matorral es:

$$w = 1{,}759 - 0{,}063\,S$$

También se puede analizar la amplitud del nicho en relación a la dominancia de la comunidad. En este caso, la amplitud media del nicho forestal es:

$$w = 1{,}18 + 0{,}014\ ID$$

y la del nicho de matorral y de praderas es:

$$\overline{w} = 0{,}579 + 0{,}009\ ID$$

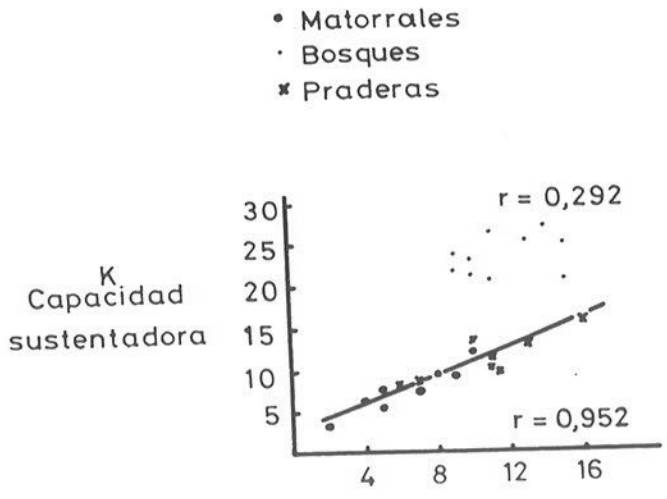


Figura VI-8. *Relación entre la capacidad sustentadora del sistema (K) y el número de especies (S), McNaughton y Wolf 1970.*

Ello significa que mientras la dominancia aumenta, la amplitud media del nicho también aumenta.

McNaughton y Wolf (1970) definen la capacidad sustentadora del sistema (K) como la suma de todos los nichos (Figura VI-8). La relación encontrada entre el número de especies y la capacidad sustentadora en ese estudio fue de:

$$K = 3{,}11 + 0{,}778\,S$$

en el caso del matorral y pradera y de:

$$K = 19{,}79 + 0{,}319\,S$$ en el caso del bosque.

De los resultados de esta relación no se puede establecer si se trata de una relación de causa-efecto o viceversa, o si los dos son la causa o el efecto de un tercer factor. Dicho en otras palabras, significa que por el solo hecho de aumentarse el número de especies no se espera necesariamente un incremento de la capacidad sustentadora del ecosistema.

El análisis detallado de la amplitud del nicho conduce finalmente a una interrogante relacionada tanto con la modificación antropogénica de ecosistemas como con la evolución natural de ellos. Cuándo la alteración conduce a un cambio en la capacidad sustentadora del medio K, ¿qué puede ocurrirle al número de especies y a la amplitud y especialización de los nichos de cada una? McNaughton y Wolf (1970) llegaron a la conclusión de que existen tres alternativas. Una de las alternativas es que en la misma proporción que la capacidad del medio cambie, cambia también el número de especies. En esta forma la relación entre la densidad de especies por unidad de capacidad sustentadora del medio permanece constante (Figura VI-9). Una segunda alternativa es que el incremento en el número de especies sea mayor que el aumento de la capacidad sustentadora del ecosistema. La tercera alternativa es que la adición de especies ocurra en una tasa inferior a la de expansión de la capacidad sustentadora. El primer caso corresponde a mantener la amplitud del nicho, en el segundo se reduce, y en el tercero se amplía (McNaughton, 1968).

En ecosistemas silvoagropecuarios, simultáneamente con la ampliación de la capacidad sustentadora (K) del ecosistema, se elimina la flora y la fauna autóctona de la biocenosis del lugar, y se introduce un número muy limitado de especies que, por ende, tienen una amplitud de nicho superior a la de las residentes. La Figura VI-9 es una representación del concepto en la forma ya descrita, siguiendo como pauta la interpretación del volumen n-dimensional del nicho de Hutchinson (1957), que en este caso, por razones de sencillez y claridad, se ha presentado en una figura bidimensional.

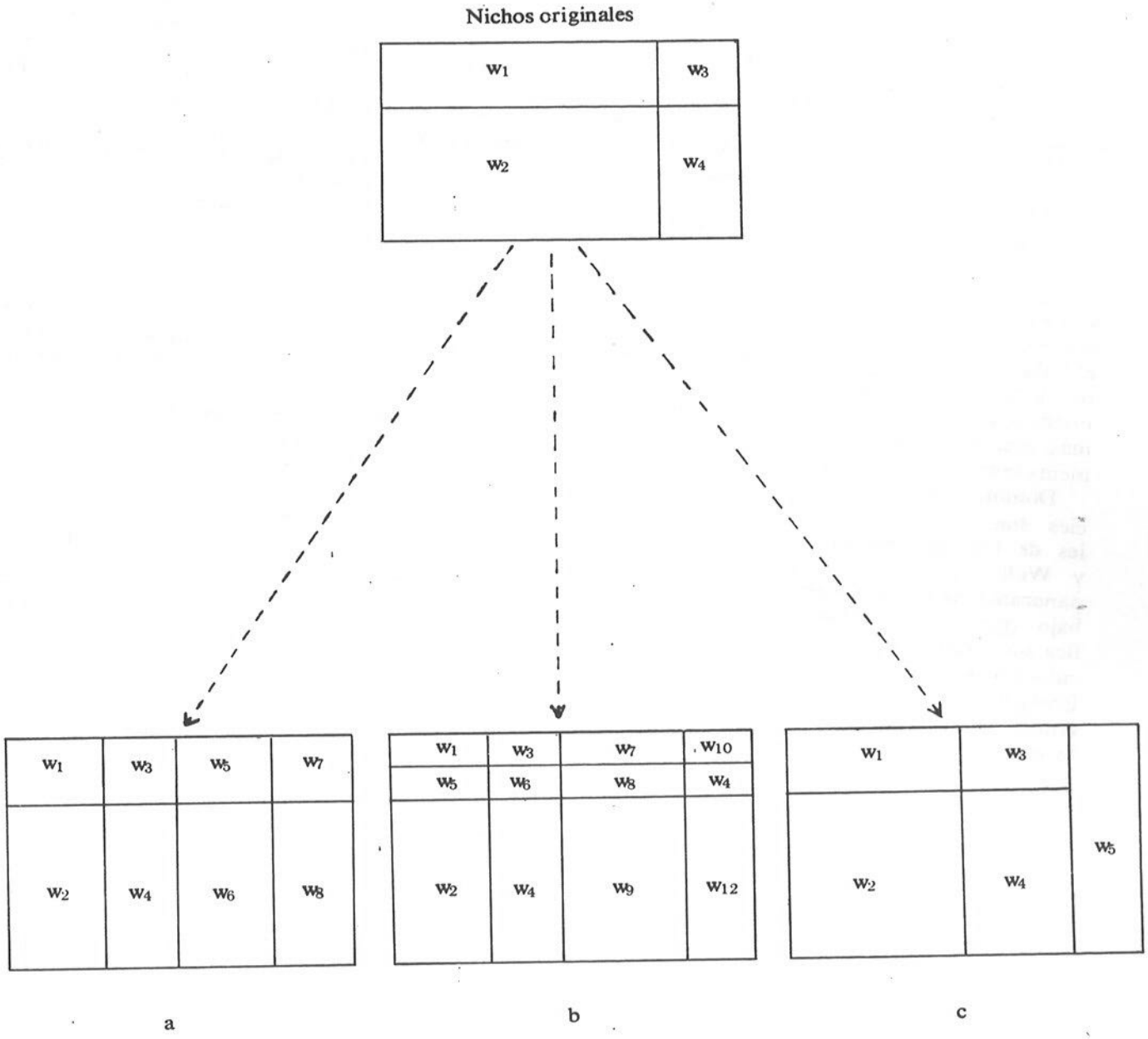


Figura VI-9. *Representación gráfica de la adaptación de la diversidad biocenósica al cambio de la capacidad sustentadora del ecosistema. En a se mantiene la amplitud del nicho; en b se reduce el nicho, es decir se hace más especialista y en c se hace más generalista, o sea que se amplía el nicho de las especies (McNaughton y Wolf, 1970, modificado).*

Algunos índices de evaluación de biocenosis consideran como uno de los parámetros más importantes la diversidad. Gordon *et al.* (1968) clasifican a las praderas de la zona lluviosa templada del sur de Francia en seis categorías: praderas muy ricas florísticamente, que son aquellas que contienen 51 o más especies por un área de 16 m² y muy pobres, que son aquellas que sólo contienen 10 o menos especies por la misma área. En cultivos de granos, hojas, forrajeros o forestales, el óptimo se logra cuando se tiene el mínimo de diversidad lo que, a su vez corresponde al máximo de amplitud de nicho, y al mínimo de entropía. Sólo una especie se cultiva a la vez, por ejemplo, trigo, cebada, maíz, tomate, alfalfa, pino insigne. La mezcla de dos o más especies en la sinusia principal, es generalmente indicativo de deterioro.

Dominancia es la apropiación por las especies dominantes de nichos y hábitats potenciales de las especies subordinadas (McNaughton y Wolf, 1970). La literatura no presenta un panorama muy claro que dé normas de dónde y bajo qué circunstancias el monofitismo significa un mejoramiento del sistema y bajo qué circunstancias significa empeoramiento. Podría interpretarse que en los ambientes favorables, donde se hace agricultura, ganadería y cultivos forestales, se puede mantener sinusias monoespecíficas, las que a su vez son muy productivas. En ecosistemas desarrollados en biotopos más desfavorables el polifitismo y polizooismo produce beneficios (Figura VI-10).

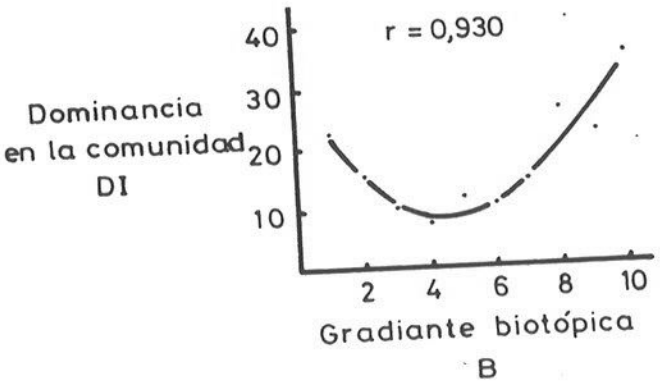


Figura VI-10. *Relación entre el grado de dominancia en una comunidad (DI) y posición en la gradiente bióptica (B) desde seco (1) a húmedo (10) según Mc Naughton y Wolf, 1970.*

El aumento en dominancia y la disminución en la riqueza, en los extremos de la gradiente biotópica es indicativo de que aquellas comunidades organizadas para adaptarse a las contingencias ambientales, pueden ser objetivamente definidas como aquellas que presentan el mínimo de dominancia (McNaughton y Wolf, 1970).

Una de las formas de expresar la dominancia de una población es a través de su índice de importancia relativa donde se conjugan tres parámetros de densidad, dominancia y frecuencia de la población respecto al total de la biocenosis. También puede hacerse independientemente con cualquiera de los parámetros. McNaughton (1967) utiliza la siguiente ecuación para calcular la dominancia:

$$ID = 100 \frac{Y_{1,2}}{Y}$$

donde $Y_{1,2}$ es la abundancia de las dos especies más dominantes en la curva de diversidad-dominancia de Whittaker, Y es la abundancia total de la comunidad.

Las especies de una comunidad pueden jerarquizarse de acuerdo al éxito relativo en la competencia con otras. La mejor medida para evaluar la capacidad competitiva es la productividad. Las curvas decrecientes de productividad de varias especies conectan las más importantes, productivas o dominantes, con un número mayor de especies de importancia intermedia cuyo número indica primeramente la riqueza florística de la fitocenosis o diversidad. Las formas de estas curvas son variadas pero caracterizan los modelos de competencia y la diferenciación de nichos en la biocenosis.

La dominancia es el resultado de la distribución desigual de los nichos y hábitats entre los componentes de la biocenosis. Lo opuesto a la dominancia de unas pocas especies en la comunidad se logra cuando el ambiente está uniformemente distribuido entre todas las especies. Ello no ocurre en los sistemas autógenamente ordenados. Si la arquitectura de la biocenosis se construye antropogénicamente, pretendiéndose una uniformidad de los diversos componentes integrantes de ella, al cabo de algún tiempo, y a medida que las regulaciones internas del sistema comienzan a operar, algunas especies se hacen cada vez más dominantes a expensas de las otras que disminuyen en importancia.

De allí la afirmación de Preston (1962), que en las comunidades naturales sólo algunas de las especies son muy comunes, pero la mayoría son muy escasas. Las especies más comunes ocupan una proporción mayor del nicho.

Las especies más comunes, a medida que aumentan en dominancia, van desplazando a otras especies hasta que terminan por ocupar hábitats y desempeñar funciones que originalmente correspondían a otras. La teoría del nicho ofrece explicaciones alternativas de la amplitud del nicho de las especies dominantes. La primera alternativa dice que las especies dominantes son generalistas, con límites de tolerancia amplios para varios parámetros, a una mayor dimen-

sión de sus nichos y como resultado de ello los factores limitantes les afectan con menor frecuencia. La otra alternativa es que sean especialistas, que hayan desarrollado adaptación a una de las dimensiones del nicho, pero que sea precisamente en la forma normal de ordenamiento ambiental (Mc Naughton y Wolf, 1970).

Existe una relación inversa entre dominancia y diversidad (Margalef, 1963). Las especies más dominantes y las de mayor abundancia relativa en la comunidad, son las que tienen los nichos más amplios (McNaughton y Wolf, 1970). Tanto la dominancia como la diversidad se hallan íntimamente relacionadas entre sí y con la productividad. De allí que, al hacer transformaciones antropogénicas y regular artificialmente esos dos parámetros, automáticamente se está también regulando la productividad.

Debe distinguirse entre especie dominante y especie esencial. Algunas especies son esenciales porque desempeñan un nicho especializado que otras no pueden desempeñar, sin el cual la biocenosis cesa de funcionar normal y óptimamente. Son especies que no tienen reemplazante, pero no son siempre dominantes (McNaughton y Wolf, 1970).

La diversidad es insuficiente como una medida de organización y debe estar complementada con una medida de estabilidad u orden (Margalef, 1969). Cuando existe estabilidad, mayor diversidad significa mayor organización de la comunidad (Watt, 1973; Margalef, 1969).

No basta con que el ecosistema sea eficiente para que logre sobrevivir en el tiempo y en el espacio; debe además ser estable. Eficiencia y estabilidad son dos de las características evolutivas necesarias para sobrevivir en una comunidad bajo la presión de la selección natural. La primera le permite compartir con las demás, en tanto que la estabilidad le permite sobreponerse a las menos estables (MacArthur, 1955).

Entropía es análogo a estabilidad en el sentido de que la máxima entropía es una condición para el equilibrio químico, mientras que la máxima estabilidad puede ser una condición para el equilibrio de la comunidad (Hinshelwood, 1951 y MacArthur, 1955).

Según MacArthur (1955), la estabilidad aumenta en las siguientes circunstancias:

— a medida que el número de nexos aumenta;
— si aumenta el número de especies en la comunidad permaneciendo constante el número de especies presa;
— se puede lograr una cierta estabilidad, ya sea teniendo un alto número de especies con una dieta muy restringida o con un pequeño número de especies alimentándose de una dieta amplia;

la máxima estabilidad posible para s especies se obtiene cuando hay s niveles tróficos con una especie en cada uno, consumiendo a todas las especies de los niveles inferiores. De manera similar, la mínima estabilidad se logra cuando una especie consume a todas las otras, incluso aquellas que además se encuentran en el mismo nivel trófico (Figura VI-11).

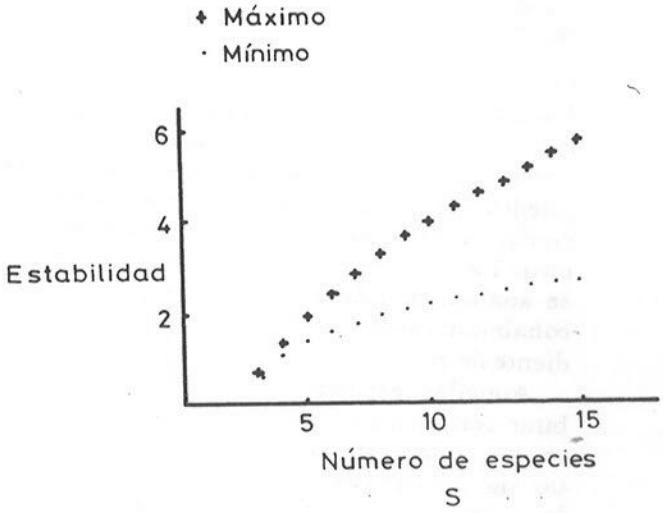


Figura VI-11. *Estabilidad máxima y mínima de la biocenosis, de acuerdo al número de especies (MacArthur, 1955).*

El desarrollo de los mecanismos de homostasis de la biocenosis, está relacionado con la amplitud de variación del ambiente físico. La mayor variabilidad del biotopo induce la evolución biocenósica dirigida hacia el desarrollo de mecanismos y estructuras homostásicas que permitan compensar esta variabilidad. Un sistema ecológico no necesita tener mayor estabilidad que la necesaria para compensar la variabilidad del biotopo.

La estabilidad es difícil de alcanzar cuando la biocenosis es pobre en especies y sinusias y si el animal tiene que consumir una dieta muy amplia proveniente de muchos niveles tróficos (MacArthur, 1955). La evidencia indica que las poblaciones animales fluctúan menos en los ecosistemas más complejos (Solomon, 1949). Las alternativas de canalización trófica o diversidad de la red es una medida de la estabilidad del sistema (Odum, 1953; MacArthur, 1955).

Los mamíferos mayores se caracterizan por tener mayores requerimientos de estabilidad en el medio que les circunda. Su capacidad plástica es escasa, debiendo mantenerse dentro de rangos fisiológicos y morfológicos muy restringidos. Su homostasis la mantienen a toda costa, incluso a expensas de dañar la estructura del sistema donde viven. Debido a ello, en sistemas naturales

sólo una pequeña proporción de la producción neta es canalizada a través de ellos y la mayor parte se hace a través de mamíferos pequeños, invertebrados y microorganismos, que tienen una capacidad de modificaciones de plasticidad individual y de densidad poblacional que les permite adaptarse al ambiente variable sin destruirlo. Según Paine (1966), un aumento de la estabilidad de la producción anual puede conducir a un incremento de la capacidad del sistema de mantener carnívoros de niveles superiores.

Consortismos

La cohabitación del ecotopo por organismos de dos o más especies genera relaciones de interferencia. El resultado de ello es que las poblaciones pueden ser beneficiadas, perjudicadas o reaccionar indiferentemente a la presencia de la otra. La interferencia de una especie sobre la otra se analiza en relación a su acción directa cuando cohabitan versus el comportamiento independiente de ellas.

Aquellas especies que se benefician al cohabitar con otra se les describe con un signo positivo +, a las que se perjudican se les indica con un signo negativo −, y las que son indiferentes a la presencia o ausencia de otras, van indicadas con un signo o. Las posibles alternativas de acción y reacción de las especies corresponden a las presentadas en el Cuadro VI-2.

Cuadro VI-2. *Posibles tipos de interferencia interespecífica entre dos poblaciones A y B, cohabitando y viviendo de manera aislada.*

Relaciones	*Cohabitando* A	B	*Aisladas* A	B
Neutras				
Neutralismo	o	o	o	o
Positivas o Simbióticas				
Comensalismo	o	+	o	o
Protocooperación	+	+	o	o
Mutualismo	+	+	−	−
Mixtas				
Parasitismo	+	−	−	o
Predación	+	−	−	o
Negativas o Antagónicas				
Amensalismo	−	o	o	o
Competencia	−	−	o	o

+ relación positiva
− relación negativa
o relación neutra

A menudo, cuandos dos especies cohabitan se acostumbra indicar que están compitiendo en el ecosistema por alguno de los recursos o disponibilidades limitadas del nicho o hábitat. El término competencia, en ecología, tiene, sin embargo, un significado restringido a aquellas relaciones interespecíficas en la cual las dos poblaciones se perjudican.

Las relaciones sinecéticas entre dos o más poblaciones de distintas especies, pueden presentar simultáneamente diversidad de consortismos tales como competencia por nutrientes inorgánicos mientras protocooperan en el mejoramiento de los ciclos biogeoquímicos y alteran el microhábitat. Pueden ser neutras en otras relaciones, tales como en la floración y comportarse como parásitos en la capacitación de energía solar de la otra especie, como comensal en relación al soporte y como amensal en relación a ciertas plagas.

Interferencia, es el término que mejor describe la integración de todas estas relaciones, ya sea que ellas sean positivas, negativas o neutras. A medida que las etapas sucesionales avanzan, de acuerdo al principio de orden desde el orden, las relaciones interespecíficas se ajustan cada vez más, incrementándose la información total del sistema hasta que alcanzan una etapa de equilibrio donde se estabilizan. Los nichos y hábitats de cada especie y población, se van ajustando gradualmente hasta que terminan por ajustarse a la capacidad sustentadora del medio.

La fracción del ambiente que ha de ocupar cada especie, corresponde aproximadamente al volumen no ocupado por las otras. No es tampoco de magnitud fija, medida que la densidad poblacional aumenta o disminuye la fracción ambiental ocupada por la población varía ya que las interferencias y consortismos también la modifican.

Las relaciones analíticas de consortismos entre dos unidades orgánicas pueden ser de varios tipos diferentes de acuerdo al efecto sobre la unidad. El efecto de una unidad sobre la otra puede ser positivo (+), negativo (−) o neutro (o), de donde deriva que los consortismos básicos pueden ser de seis tipos + +, + −, +o, oo, −o, y − −.

Los principios que interrelacionan las poblaciones se agrupan según MacFayden (1957) en tres categorías: aquellos que se refieren a poblaciones de una sola especie en aislamiento o relaciones intraespecíficas, los que se refieren a las relaciones verticales o de cadenas y redes alimentarias entre varios niveles tróficos tales como entre predator y presa, o entre parásito y hospedal y en tercer lugar las relaciones horizontales interespecíficas o coacciones donde varias poblaciones interfieren por alimento, espacio o cooperan entre sí.

La unidad orgánica puede ser el individuo, organizado en poblaciones de una sola especie, la población organizada en sinusias de varias poblaciones, la sinusia organizada en estratas

de varias sinusias y las estratas organizadas en biocenosis de varias estratas. Incluso el órgano o sistemas de órganos que constituyen el organismo es otro nivel de organización. De acuerdo al nivel de organización es el tipo de consortismo que existe, contándose con interferencia intra e interindividuo, población, sinusia, estrata y nivel trófico.

Las relaciones entre unidades orgánicas sinecéticas no son de un solo tipo básico de consortismo. La acción simultánea de todas las relaciones de consortismo se denomina interferencia. La interferencia de una unidad orgánica sobre otra puede ser positiva, negativa o neutra, según sea la resultante de todos los consortismos.

Una biocenosis es una asociación biológica compuesta de especies que se hallan asociadas con un ordenamiento diferente al que ocurriría si su presencia fuera al azar. Esta afirmación hace distinguir en asociaciones verdaderas derivadas de mutualismo, parasitismo, comensalismo, predación o cualquier otro tipo de consortismo, de la asociación casual derivada de la similitud de requerimientos de hábitat o, simplemente, debido a la técnica de recolección o de muestreo (Cole, 1949). Las poblaciones, en la naturaleza, están generalmente reguladas por diversos mecanismos que operan independientemente; entre ellos, corresponde mencionar a la competencia, parasitismo, predación estructura genética y heterogeneidad ambiental (Pimentel, 1968).

El número de individuos de una especie considerado aisladamente, no da una idea del éxito de ella en un lugar. Tres criterios de éxito deben ser utilizados: número de individuos, tamaño de individuos y su capacidad reproductiva (Harper y Chancellor, 1959). A muchas de las especies abundantes en una biocenosis, no se les consideraría como tales si la evaluación se hiciera en relación a las disponibilidades de alimentos (Pimentel, 1968).

La ausencia o presencia de organismos en cantidades variables en las asociaciones biocenósicas, es indicativo de que existen algunos mecanismos que regulan su distribución y abundancia. Según Went, Juhren y Juhren (1952), las causas son la distribución o presencia de semillas, diferencias en la germinación, competencia, diferencias de suelo y clima, pestes y enfermedades y diferencias de sobrevivencia. El mecanismo es, sin embargo, uno solo: el que a través de su acción en el tiempo concluye por converger en una sola biocenosis en equilibrio con el biotopo. El mecanismo que transforma a la biocenosis original, cualquiera que ella sea, en una biocenosis final única y en equilibrio con el medio, está concentrado en la tasa de cambio de cada una de las poblaciones. Las diversas causas que describe la literatura pueden reunirse en tres componentes del mecanismo: natalidad, mortalidad y migración.

En las primeras etapas de interacción entre animales y plantas, la población animal aparece controlada por la acción de predatores, parásitos, competencia y heterogeneidad ambiental lo cual, a la larga, previene al huésped de su completa evolución (Pimentel, 1968). La coevolución del herbívoro con la fitocenosis toma varias generaciones, ya que los vegetales son, en parte, el resultado de la presión evolutiva del herbívoro y sus consortes.

Neutralismo o o

Existe neutralismo entre dos o más especies que cohabitan cuando la acción de cualquiera de ellas sobre las otras no es beneficiosa ni perjudicial para la otra. Es, probablemente, la relación más difícil de encontrar en forma absoluta, pues directa o indirectamente cualquier organismo interfiere con los demás. En relación directa se pueden citar varios ejemplos de organismos que se comportan como neutrales: una lagartija y una tórtola que cohabiten en un ecosistema se comportan como neutrales, aunque en forma indirecta puedan interferir entre sí.

Comensalismo +o

La relación de comensalismo es aquella en la cual una de las poblaciones no se afecta, en tanto que la otra se beneficia a consecuencia de la interferencia. Los ejemplos más comunes de comensalismo se relacionan con el transporte de diséminulas.

El transporte de diséminulas ingeridas, pero no digeridas, recibe el nombre de endozoocoras. Algunas especies desarrollan frutos vistosos y de sabor agradable que son consumidos frecuentemente por aves, que las transportan a lugares alejados (McAtee, 1947). Algunas especies de los géneros *Fragaria* (fresas, frutillas), *Rubus* (zarzamora), *Ribes* (zarzaparrilla), *Phrygilanthus* (quintral), son transportadas por aves. El ganado también transporta alguna de las semillas que ingiere tales como *Acacia caven* (espino) *Prosopis chilensis* (algarrobo), *Atriplex repanda* (sereno). Los insectos y la fauna silvestre también transportan diséminulas, pudiéndose destacar entre los primeros a las hormigas.

Las *epizoocoras* son aquellas que se transportan en el exterior del animal. Algunas diséminulas han desarrollado, a través del proceso evolutivo, mecanismos que les permite ser más eficientes en su traslado. El desarrollo de estructuras anatómicas tales como ganchos o la secreción de sustancias pegajosas que les permiten adherirse a la piel de los animales, quienes durante el período

en que deambulan por el campo las diseminan en lugares apartados. Entre ellas puede mencionarse *Madia sativa* (meloza), *Centaurea melitensis* (cizaña), *Hordeum murinum* (cebadilla), *Erodium cicutarium* (alfilerillo) y muchas otras.

Algunas epizoocoras no presentan mecanismos especializados pero, en cambio, las condiciones del hábitat tales como el barro, el agua o la simple casualidad hace que luego de adherirse al cuerpo del animal logren ser transportadas a otros lugares; uno de los principales diseminadores ha sido el hombre.

El transporte casual de organismos tales como parásitos internos o externos en los intestinos o piel de los animales, larvas y huevos en frutas y semillas que se transportan en forma casual por animales o por el hombre mismo, son también ejemplos de comensalismo. Muchas plagas se introducen en esta forma a través de importaciones de alimentos en estado sanitario defectuoso.

El tamaño de las semillas de algunas malezas se puede adaptar para usufructuar de relaciones de comensalismo con algunos cultivos. Este es el caso de *Agrostema githago,* cuyo tamaño es superior en siembras polifitas de la maleza con el cultivo, en este caso trigo, logrando así ser diseminada con éste (Harper y Gajic, 1961).

Protocooperación + +

Protocooperación es la resultante de acciones benéficas recíprocas entre dos poblaciones diferentes que se encuentran cohabitando, las cuales al dejar de hacerlo presentan relaciones de neutralismo.

El pastoreo y ramoneo de praderas disclímax es una forma de protocooperación, donde bajo la acción del ganado doméstico o de algunos mamíferos mayores silvestres, la pradera disclímax y los cultivos forrajeros son favorecidos. El mal manejo debido a la utilización de la pradera con una intensidad excesiva, con una frecuencia de utilización muy alta, con excesivo pisote y otras acciones que terminan por originar daño muy marcado es en realidad una relación del tipo + − en la cual la zoocenosis se beneficia y la fitocenosis se daña o muere.

La polinización por animales es considerada un caso de protocooperación. En el proceso de coevolución de plantas y animales, algunos vegetales evolucionan desarrollando estrategias que les permiten atraer y utilizar insectos y otros animales tales como picaflores, murciélagos, ratones, culebras y efectuar el proceso del transporte de polen. La polinización entomófila, ornitófila o cualquier otra realizada por animales es una ventaja para el vegetal, pues le significa mayores probabilidades de éxito en el proceso de fecundación y menor costo que con otros tipos de polinización tal como ocurre con la anemófila donde una alta proporción de la energía debe ser utilizada en la producción de flores y polen, ya que las probabilidades de éxito son menores. Los vegetales producen flores y néctar que sirve de alimento al animal que cumple la función de transporte del polen. El mayor costo para la planta proviene del desarrollo de flores vistosas, de fragancia, de néctar y de formas y tamaños que, además de atraer al animal, lo obligan a realizar el proceso.

En su grado máximo de coevolución, la relación entre el vegetal y el polinizador se transforma en mutualismo. En este, el grado de especialización de las dos partes es tan alto que se hacen mutuamente indispensables, siendo negativa la separación de ambos, tanto para la planta y como para el animal, pueden coexistir a menos que estén cooperando mutuamente.

Los estudios de evolución de los diversos grupos de mamíferos han enfatizado la adaptación bucal y dental a los diversos tipos de alimentos. Los mamíferos herbívoros terrestres tienen una estructura dental que implica que sus antecesores se alimentaban de especies más tiernas que las gramíneas, probablemente de hojas de algunos árboles y arbustos, ya que tanto las hojas como los tallos de gramíneas contienen más sílice que el equivalente de las latifoliadas. Los culmos de las gramíneas tienen una lámina subepidérmica de esclerenquina la cual es, a menudo, altamente silificada, en tanto que las hojas de las latifoliadas casi no tienen sílice (Isley, 1944). En tiempos modernos, sin embargo, las especies domésticas de ganado se alimentan de preferencia de gramíneas, pues su sistema dental les permite su utilización sin perjudicarse. Al mismo tiempo, la posición de los meristemas basales, la altura del punto de crecimiento o meristema apical y otras características de las gramíneas, las hacen resistentes al pacimiento, el cual también es necesario para mantener la salud ecológica del pastizal. Muchas de las especies latifoliadas se dañan al ser utilizadas por mamíferos herbívoros.

La estructura de la mandíbula de las langostas de tierra son también el resultado de la coevolución del insecto con su alimento. De acuerdo con Isley (1944) los grupos estructurales principales de mandíbulas de langostas son: herbívoras, graminívoras, carnívoras, seminívoras, lignívoras y seminívoras-carnívoras. Las subfamilias de langostas están adaptadas a hábitats de alimentos diferentes, no correspondiendo, a menudo, a los de las especies taxonómicamente relacionadas.

Las relaciones de consortismo correspondientes al pastoreo, pueden ser de variada naturaleza; pero el buen manejo del pastizal corresponde a protocooperación.

	Animal	*Pradera*
Buen manejo y utilización pastizal	+	+
Mal manejo y utilización pastizal	+	−
Buen manejo pastizal, pero composición pastizal no adaptada al pacimiento y ramoneo	+	−
Buen manejo y utilización pastizal pero ingestión de plantas tóxicas al ganado	−	+

La adaptación y coevolución entre el suministro de alimentos por la planta y el consumo por los animales, demora algún tiempo antes de alcanzar el equilibrio. De ello se desprende que las interacciones tróficas entre el herbívoro y la planta, el parásito y el hospedal y el predator y su presa, son importantes en la determinación y programación de la estructura de la comunidad (Pimental, 1968).

Mutualismo + +

Mutualismos es la resultante de acciones benéficas recíprocas obligadas entre dos poblaciones diferentes que cohabitan, las cuales al dejar de interactuar se perjudican mutuamente teniendo en ese caso relaciones del tipo − −. Se trata de relaciones muy especializadas entre organismos que se requieren mutuamente.

Uno de los ejemplos clásicos de mutualismo son los líquenes que no son otra cosa que la unión entre uno o más hongos generalmente pertenecientes a los ascomicetes y una o más algas verdes o azulverdes. Cuando se les separa, la relación es comúnmente negativa para ambos organismos, pero también puede ser del tipo o − ya que el alga puede vivir libre pero no así el hongo. El hongo obtiene los alimentos energéticos del alga que los fotosintetiza. El alga se beneficia del hongo del cual obtiene agua, algunas substancias que éste secreta y los nutrientes inorgánicos. Las diversas poblaciones pueden presentar toda una gama de relaciones que van desde el mutualismo completo hasta la protocooperación, e incluso el parasitismo.

La fijación simbiótica de nitrógeno es también un caso de mutualismo. Algunos grupos de bacterias son capaces de penetrar las raíces de ciertas plantas, formar estructuras anatómicas denominadas nódulos, agallas o bacteriorriza y vivir estableciendo relaciones de mutualismo con el hospedal. Las bacterias fijadoras de nitrógeno son del género *Rhizobium*, las cuales, en algunas estapas de su vida o bajo ciertas condiciones ambientales se comportan como parásitas. Extraen nutrientes de la planta, energía y agua y pueden aportar el nitrógeno del aire que ellas fijan. Viven en mutualismo con las leguminosas y con especies de algunos géneros pertenecientes a otras familias, tales como *Alopecurus, Casuarina, Podocarpus, Dioscorea* y otras (Cuadro VI-3).

Cuadro VI-3. *Rendimiento del fréjol soya sometido a fertilización con nitrógeno, fósforo y potasio y a la inoculación con el rizobio específico en ciudad Delicias, Chihuahua, Méjico, durante 1968 (García y Moncada, 1970).*

Fertilización N - P - K	*Con inoculante*	*Sin inoculante*
	---------kg/ha----------	
0 -0 - 0	1914	1211
0 -40 - 0	2373	1172
30 -40 - 0	2617	1680
60 -40 - 0	2764	1992
90 -40 - 0	2823	2354
120-40-0	2969	2031
150 - 40 - 0	3154	2451
60-0-0		
60 -0 -0	1983	1602
60 - 80 - 0	2735	2158
60 - 120 - 0	2363	2217
60 - 40 - 0	2764	1992
60 - 40 - 40	2441	2168
60-40-80	2490	2336

La cantidad de nitrógeno fijado por leguminosas puede ser muy elevada (Donald, 1960), indicándose en la literatura que la fijación por hectárea puede ser hasta de 500 kg al año (Russell, 1950). Hay otros autores, como Erdman (1959) que menciona un ejemplo en el cual la fijación fue de 106 kg/ha, en una mezcla de gramíneas y leguminosas, 45 kg/ha en una pradera de secano con *Trifolium subterraneum* (Williams, Lenz y Murphy, 1954), 53 kg/ha en una de *Vicia benghalensis* (Williams *et al.*, 1954) y 60 kg/ha en una de *Trifolium hirtum* también en secano (Martin, Williams y Johnson, 1957).

Las especies de rizobio son específicas para ciertos grupos de leguminosas. *Rhizobium trifolii* por ejemplo, es específico para las diversas especies de tréboles, pudiendo inocular a *Trifolium alexandrinum, T. incarnatum, T. repens, T. pratense, T. hirtum, T. fragiferum* y *T. subterraneum*. *Rhizobum meliloti* puede inocular a especies de los géneros *Medicago, Trigonella* y *Melilotus*. Lo más importante es, sin embargo, que cada estirpe de rizobio dentro de cada especie puede fijar cantidades variables de acuerdo a la especie, variedad, suelo y clima donde se desarrolle (Cuadro VI-4).

Cuadro VI-4. *Contenido de nitrógeno y peso verde de* Trifolium subterraneum y Trifolium hirtum *inoculados con diferentes estirpes de rizobio, en condiciones de laboratorio (Holland, Street y Williams, 1969).*

Tratamiento	*Trifolium subterraneum*		*Trifolium hirtum*	
	Contenido de Nitrogeno	*Peso verde follaje*	*Contenido de Nitrógeno*	*Peso verde follaje*
	%	mg/planta	%	mg/planta
Testigo	3,05	239	2,67	317
RH 32	3,09	213	...	...
RH 24	2,55	153	1,27	57
RH 36	2,86	145	2,83	134
RH 45	2,16	124	...	...
RH 51	1,81	76	....	....
RH 48	1,52	70	0,55	49
RH 39	...	...	1,93	115
RH 21	...	...	0,93	55
Testigo sin fertilizar	0,94	54	1,06	43

Los factores que afectan la fijación de nitrógeno han sido agrupados por Holland, Street y Williams (1969) en siete categorías: nutrición mineral deficiente (Blaser y Brady, 1950; Anderson y Spencer, 1950; Loneragan, 1959; Anderson, 1956; Van Schreven, 1958; Riceman y Jones, 1960; y Delwiche, Johnson y Reisenauer, 1961), estirpes de rizobio inefectivas, temperaturas demasiado altas o bajas (Gibson, 1963), baja intensidad luminosa (Nutman, 1956), variaciones genéticas de mutualismo específico, humedad excesiva o deficiente y concentraciones tóxicas de elementos (Rorison, 1958).

El efecto de las leguminosas en las praderas mixtas de gramíneas y leguminosas, puede expresarse en aumento de la productividad de materia seca o de nitrógeno por unidad de superficie (Cuadro VI-5). Kleter y Bakhuis, 1972, siguiendo la metodología de Cowling (1961), calculó el efecto del trébol comparándolo con la cantidad de nitrógeno que debe ser aplicado a la pradera para obtener la misma productividad que con el trébol. En su estudio, el efecto del trébol expresado en términos de productividad de materia seca, fue equivalente a una dosis de 110 a 120 kg/ha de nitrógeno por año. Tomando como base la productividad de nitrógeno, el efecto del trébol es equivalente a una aplicación de entre 188 kg/ha a 216 kg/ha. El porcentaje de nitrógeno del forraje también varía como consecuencia del mutualismo del rizobio y de la protocooperación entre la gramínea y la leguminosa (Cuadro VI-6).

Cuadro VI-5. *Aumento en la productividad de nitrógeno como consecuencia de la inclusión de* Trifolium repens *(Trébol blanco) en diferentes niveles de aplicación nítrica y aumento debido a la dosis de nitrógeno en presencia y en ausencia de trébol (Chesnutt, 1972).*

Causa del aumento cosecha de nitrógeno	*Dosis de N aplicado en kg/ha*			
	0	*67*	*134*	*201*
	------kg/ha------			
Inclusión *Trifolium repens*	199	146	107	86
Aplicación N pradera gramíneas	____	1	17	49
Aplicación N pradera mixta	____	53	110	162

Lepiz (1971) estudió la asociación de maíz con fréjol, y llegó a la conclusión de que los rendimientos de las dos poblaciones en cultivos polífitos, superan en productividad a los cultivos monófitos y que las densidades frecuentemente usadas por los agricultores son inferiores a las óptimas calculadas por el autor citado (Cuadro VI-7).

La nutrición de plantas vasculares en mutualismo con hongos se denomina micotrofia, lo cual constituye un tipo de simbiosis común en algunas plantas vasculares. El hongo puede

Cuadro VI-6. *Contenido medio de nitrógeno en gramíneas creciendo en praderas monófitas de gramíneas y de mezclas de una gramínea con* Trifolium repens *(Trébol blanco). Efecto de la aplicación de nitrógeno y de la inclusión de la leguminosa (Chestnutt, 1972).*

Pradera	*Familia analizada*	*Dosis de N aplicado en kg/ha*			
		0	*67*	*134*	*201*
		%			
Gramíneas (monofitas)	Gramínea	1,64	1,93	2,30	2,57
Gramíneas (asociadas con trébol)	Gramínea	2,58	2,63	2,78	2,96
Trifolium repens (asociado con gramíneas)	Leguminosa	4,24	4,20	4,17	4,19

vivir fuera de la raíz del vegetal y en ese caso la micorriza o asociación hongo-raíz recibe el nombre de ectotrófica. En caso contrario, las micorrizas internas de las raíces son denominadas endotróficas. Puede existir una gradiente que va desde el mutualismo perfecto hasta la protocooperación y el parasitismo; bajo condiciones extremas el hongo puede hacerse muy virulento y transformarse en parásito, aunque la relación normal es de mutualismo (Harley, 1959).

Las hifas fungosas se encuentran con frecuencia dentro o fuera del tejido vegetal de las plantas vasculares, pero en la mayoría de los casos las células circundantes están dañadas o muertas debido a la acción del hongo. Por otro lado, las raíces de las plantas que albergan micorrizas son vigorosas, sanas y de larga vida. Las raíces con micorriza se reconocen por tener además de la presencia del hongo, ramificaciones radicales abundantes, gruesas y cortas, y en algunos casos una lámina de hifas en zonas de absorción. Las raíces de algunos pinos, donde se encontraron por primera vez, no presentan células radicales especializadas de absorción, creciendo frecuentemente en suelos ricos en humus y pobres en nutrientes (Went y Stark, 1968).

Cuadro VI-7. *Rendimiento de la asociación maíz-fréjol en Chapingo, Méjico (Lepiz, 1971).*

Dosis de siembra parcela		*Rendimiento*		
Fréjol	Maíz	Fréjol	Maíz	Total
kg/ha				
110	0	1459	0	1459
0	40	0	2454	2454
20	20	947	1676	2623
20	60	1196	1471	2676
20	90	1296	1405	2701
30	20	764	2109	2873
30	60	1122	1901	3023
30	90	1266	1867	3133

El hongo obtiene alimentos energéticos y otras sustancias de las raíces del huésped, al mismo tiempo que le aporta algunos nutrientes, sustancias de crecimiento y agua (Harley y McCready, 1950; Melin y Nilsson, 1957; Harley, 1959; y Ulrich, 1960). El tipo de consortismo es muy variable de acuerdo al hábitat en el cual el organismo se desarrolla. Un ejemplo de ello son las introducciones de pinos en Puerto Rico y Australia, donde su comportamiento inicial fue deficiente debido a que no se introdujo simultáneamente las micorrizas específicas (Briscoe, 1960).

Los ciclos biogeoquímicos casi cerrados que existen en algunas comunidades naturales, se mantienen gracias a la participación de micorrizas. El hongo aporta a la planta vascular, a través de sus raíces, las sustancias orgánicas que contienen los minerales e incluso minerales libres, sin dejarlos en contacto con el suelo donde el poder de fijación de aniones y cationes puede reducir las disponibilidades para la planta (Went y Stark, 1968).

La evolución de una población debe ser considerada en el contexto general de la biocenosis y del ecosistema. Una población no evoluciona aislada y, cuando lo hace simultáneamente se modifica el ambiente de las otras especies. Por ello se les induce una presión evolutiva siendo, en esta forma, la biocenosis entera la que coevoluciona.

Un ejemplo de coevolución es el de una planta del desierto de Norteamérica, *Yucca filamentosa* y una polilla *Pronuba yuccasella*. Estos dos organismos tienen una relación especializada. La proboscis de la polilla se ha modificado en tal forma que no se puede alimentar ni del néctar ni del polen del vegetal. Luego de colectar el polen pegajoso hace un bolo de varios milímetros de diámetro para luego volar a otra flor de otra planta a depositar sus huevos en el ovario, trepando posteriormente hasta el estigma del pistilo, donde depo-

sita el polen. Este proceso le proporciona a la larva el alimento necesario, que obtiene de las semillas maduras, las cuales sobrepasan las necesidades de las larvas. El proceso de coevolución termina en el desarrollo de mutualismo entre ambas especies (Ehrlich y Raven, 1964).

Parasitismo + −

Es el consortismo en el cual una especie se beneficia a expensas de otra que se perjudica, pero cuando no interactúan, la población que se beneficiaba se perjudica, en tanto que la otra tiene una reacción neutra o −. El parasitismo es una de las formas más comunes de consortismos.

En las biocenosis, se encuentran diversas formas de parasitismo. Algunas de ellas son beneficiosas y otras perjudiciales para el usuario o cosechador final del ecosistema, el hombre. Los parásitos beneficiosos son aquellos que usufructúan de las plagas u otros organismos perjudiciales o competitivos con las cosechas. Los parásitos de vida libre afectan negativamente al huésped pero no viven en él. Entre ellos cabe destacar a los parásitos ladrones que roban el alimento almacenado o recolectado por otros animales, y los que utilizan los nidos de otros animales para la incubación de sus huevos.

Las lianas tienen una relación de consortismo del tipo + −, o en algunos casos + o. Son plantas vasculares arraigadas en el suelo que utilizan como soporte para trepar a otros organismos. A estos últimos su forma vital les permite alcanzar los horizontes superiores de la vegetación, interceptar la luz solar y utilizar una parte considerable de la energía luminosa que, de otra forma, no estarían en condiciones de alcanzar. Al trepar, utilizan como soporte a otros vegetales. En términos ecológicos, su relación con los vegetales, a los cuales substraen la luz que de otra forma usarían y que, además, utilizan como soporte, es en general de 'parasitismo, siendo ocasionalmente de comensalismo.

Algunos de los vegetales que se comportan como lianas no tienen tejido especializado para trepar, tal como ocurre con algunas especies de los generos *Melica* y *Chusquea* que trepan corrientemente en árboles y arbustos. Algunas especies de lianas tienen espinas, lo cual les permite adherirse al huésped, a pesar de no ser órganos especializados. Otras lianas, en cambio, rodean al soporte vegetal y se enrollan alrededor del huésped tal como ocurre con *Convolvulus arvensis*. Finalmente, otro grupo de lianas tiene tejido especializado en adherirse, tal como ocurre con especies de los generos *Vitis, Hedera, Pisum* y *Vicia*.

Cualquier estructura anatómica o de comportamiento de un organismo que le permita utilizar recursos o hábitats que de otra forma serían utilizados por otros organismos constituyen, en sentido ecológico, formas de parasitismo. Si la forma vital de una planta o su altura le permite utilizar un recurso que de otra forma sería utilizado por otro es, desde el punto de vista del ecosistema, una acción de parasitismo. En esta acepción, el concepto de parasitismo se confunde con el de amplitud del nicho.

Los factores ambientales que estimulan o inhiben a los parásitos se agrupan en externos o internos (Wallace, 1961; Thorson, 1969). Entre los factores externos de estímulo del microambiente se encuentra el oxígeno, la temperatura, la humedad relativa, pH, tipo de suelo y vegetación (Silverman y Campbell, 1959; Rogers, 1949; Parker y Haley, 1960; Knapp, 1964). El estímulo interno puede deberse a factores celulares, nutricionales, genéticos, químicos, fisiológicos, temperatura, direccional, interacciones intra e interespecíficas.

Los parásitos del cuerpo pueden ser internos o externos. Los internos son altamente especializados tanto respecto a la especie que parasitan como al tipo de tejido y al hábitat donde viven: intestinos, músculos, cerebro, u otros. Los externos viven fuera del huésped.

El ambiente externo donde el ectoparásito se desarrolla es muy variable, con un rango que va desde el medio acuático hasta el mésico e incluso el árido y desde el ártico al tropical. Además del microambiente donde el parásito se desarrolla, el cual difiere grandemente del macroambiente del estómago, intestino delgado, intestino grueso y la diversidad de órganos donde el parásito puede vivir, la gama de ambientes es también amplia (Thorson, 1969).

Los parásitos, en el curso de la evolución, han desarrollado estructuras que les permiten comportarse como tales, aceptándose, en general, que la tendencia de la coevolución entre hospedal y parásito es hacia la homostasis (Pimentel, 1968). Las adaptaciones reproductivas son fundamentales para el éxito del parásito, pues sin ellas las posibilidades de sobrevivencia de la población serían mínimas. Esto es válido tanto para los parásitos animales como para los vegetales. Las formas de penetrar y adherirse al huésped son también fundamentales para el éxito del parásito.

La mayor dificultad de los parásitos radica en las probabilidades de encontrar al huésped; por ello, han evolucionado hacia una alta capacidad de reproducción, tanto respecto a su potencial de producir huevos y semillas como al hecho de tener a menudo reproducción hermafrodita. En el caso de animales, los huevos pueden permanecer inactivos durante largo tiempo, en forma de quiste, hasta que encuentren al hospedal.

El origen del parasitismo es la evolución desde otras relaciones de simbiosis, donde la presión evolutiva hacia el parasitismo de algunas especies hizo que abandonaran sus relaciones primitivas de mutualismo, protocooperación y comensalismo. Los atributos del parasitismo no son propios de algún grupo de organismos, ya que en la naturaleza se encuentran parásitos de alguna clase en casi cualquier grupo de organismos. En general, los endoparásitos provienen de grupos inferiores, en tanto que los ectoparásitos corresponden a organismos superiores.

Algunas plantas vasculares se comportan como parásitos, lo cual es el resultado de un largo proceso evolutivo, que tuvo su origen en organismos diversos que concluyeron por transformarse en parásitos. Uno de los ejemplos más característicos en agricultura es el de las especies del género Cúscuta que parasitan a cultivos y plantas naturales (Figura VI-12). Las especies de Cúscuta no son parásitos en su etapa plantular; se reproducen por semilla, las cuales germinan en el suelo, al igual que las semillas de alfalfa y otros cultivos. Mientras le duran las reservas energéticas y de nutrientes de las semillas, la plántula crece y busca su huésped, pero una vez que lo encuentra se establece en él y comienza la relación parásito-hospedal. La planta crece y se desarrolla enrollándose alrededor del hospedal. A medida que crece va introduciendo los haustorios hasta alcanzar el tejido conductor del alimento elaborado de la planta hospedal y, a través de ellos, sustrae el alimento y el agua que utiliza para su crecimiento y desarrollo. En esta etapa, el contacto con el suelo se ha perdido y la planta se comporta enteramente como parásito (Lee y Timmons, 1958).

Los injertos naturales de raíces entre organismos de varias especies, pueden concluir en el establecimiento de relaciones parasitarias,

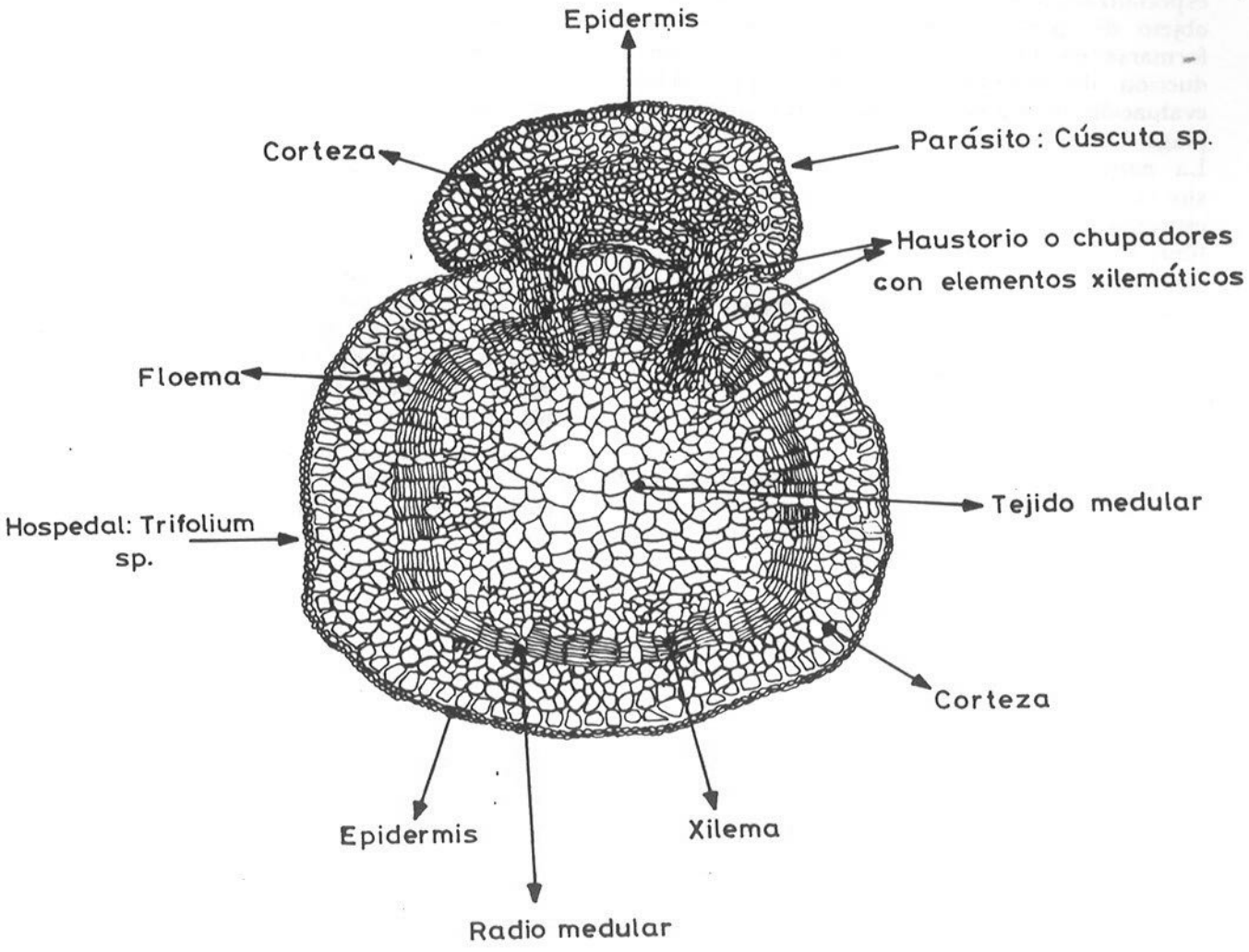


Figura VI-12. *Sección transversal de un tallo de trébol y de Cúscuta (Cabello de ángel), con los haustorios que utiliza para extraer los nutrientes desde el trébol (Lee y Timons, 1958, modificado).*

en el caso que una de las partes usufructe de los alimentos elaborados por la otra. La relación puede ser también de mutualismo o de comensalismo.

Alternanthera philoxeroides es una maleza acuática emergente o flotante de la familia *Amaranthaceae* que se introdujo a Norteamérica desde Sudamérica a fines del siglo pasado. Causa grandes daños a la navegación, ocasiona inundaciones al obstruir el flujo de agua en los canales, elimina peces y otros tipos de fauna silvestre al reducir el oxígeno disuelto y a otras plantas productoras de alimento. Contribuye a la polución del agua y a crear hábitats favorables para zancudos y otros organismos dañinos para la salud humana, siendo de difícil control con herbicidas o medios mecánicos. Se ha tratado de controlarle siguiendo las siguientes etapas a través del control biológico: descubrimiento de enemigos naturales en los lugares donde la maleza se originó o tiene su mayor área de distribución; especialización del nicho del organismo con el objeto de que no pueda posteriormente transformarse en una plaga de plantas útiles; introducción de enemigos naturales y por último, evaluación de su efectividad en el control de la plaga en el medio natural donde se desarrolla. La naturaleza del daño, la biología del parásito y las adaptaciones al hospedal deben ser estudiadas en cada caso. La evaluación preliminar del control confirman el éxito de la introducción (Maddox *et al.*, 1971) que aunque no erradica la maleza le reduce su habilidad competitiva.

Predación + −

La predación, al igual que el parasitismo, es la relación de consortismo en la cual una de las partes se beneficia a expensas de la otra. Existe, sin embargo, una diferencia fundamental entre las dos. En el primer caso, el parásito no mata al hospedal sino que sólo usufructa de él; en cambio, en la predación el predator mata a la presa, aunque frecuentemente no destruye la población a la cual la presa pertenece.

La predación se diferencia del parasitismo en otras características fundamentales. El tamaño del predator es, generalmente, superior al de la presa, en cambio, el del parásito es inferior al del hospedal, por lo cual cada predator requiere de muchas presas para obtener la cantidad de alimento necesario para su subsistencia. Los parásitos, en cambio, operan a la inversa, pues su estrategia defensiva es el tamaño. Este, por ser tan pequeño, se transforma en indestructible para los hospedales los cuales le atacan en densidades muy elevadas.

Los parásitos debido a su tamaño y a otras características evolutivas, son más especializados que los predatores, siendo en general, específicos para su hospedal o grupo muy relacionado de ellos. Su historia vital es también más compleja que la de los predatores, involucrando diversidad de huéspedes, hábitats y nichos en sus diferentes etapas del ciclo vital. La relación de predación es característica de los animales y salvo en casos muy contados ocurren algunos vegetales predatores. El parasitismo, en cambio, es general tanto para plantas como para animales.

Los predatores son generalistas en relación al nicho-alimento que desempeñan. Utilizan una amplia gama de alimentos o presas, que tienen algunas características en común: una de ellas está relacionada con su anatomía, de la cual deriva su estrategia de captura. Algunos animales son de movimientos y reacciones más rápidas que otros, lo cual les da una ventaja sobre sus adversarios, en este caso la presa. La facultad de correr o volar determina también las estrategias de captura o de escape de acuerdo a la parte de que se trate. El tamaño de los individuos y el hábitat donde se hallan, también define las estrategias defensivas de las presas y de ataque del predator. Algunos predatores sólo operan en ambientes acuáticos mientras otros lo hacen en terrestres. Las especies trepadoras pueden buscar su presa sobre los árboles; las que construyen sus madrigueras cavando en el suelo logran escapar de los predatores de mayor tamaño; y las presas voladoras escapan de aquellas que están inhabilitadas para hacerlo. El hábito nocturno, diurno o crepuscular y la época del año o periodicidad de la especie, también limitan la selección de la dieta por el predator.

La predación establece una relación poblacional entre dos grupos de organismos, que comen y son comidos. Es un fenómeno de poblaciones, y por lo tanto, la destrucción de algunas presas no significa necesariamente la destrucción de la población. La destrucción de la población sólo ocurre cuando la tasa mortalidad de la presa se incrementa a tal grado que logra sobrepasar a la de natalidad, manteniendo la situación por un período muy largo, hasta que la densidad poblacional de la presa se hace igual a cero. Esta situación raramente ocurre en poblaciones naturales, pero se presenta con frecuencia en sistemas silvoagropecuarios.

El esfuerzo de captura o costo de cosecha se puede evaluar en términos de la energía utilizada por el predator en la búsqueda y captura de sus presas, incrementándose a medida que la densidad de la presa baja, a consecuencias del aumento del trabajo de captura. Si la densidad de la presa es muy alta, el esfuerzo de captura del predator por unidad de presa capturada

aumenta y, a la inversa, si la densidad es muy baja el esfuerzo de captura puede sobrepasar los beneficios que se logran con la cosecha. Por lo tanto, la población del predator comienza a perjudicarse y su tasa de natalidad, mortalidad y migración se altera, bajando su valor de r o tasa de cambio poblacional hasta alcanzar valores negativos o iguales a cero.

Frecuentemente se utiliza el análisis de la dieta como una medida de evaluación del efecto del predator sobre alguna presa determinada; ello, sin embargo, no es indicativo del impacto sobre la población removida. La cantidad de presas capturadas no es de valor a no ser que se le relacione con la población de la cual provienen y se exprese en proporción a la población predada.

La corta de algunos árboles tales como *Araucaria araucana* (araucaria), *Fitzroya cupresoides* (alerce), *Jubeae chilensis* (palma) y otras no es de por sí dañina, siéndolo sólo cuando la eliminación de los ejemplares cosechados no va acompañada del reemplazo natural o artificial de otros de la misma población. Ello significa que a la densidad poblacional óptima, la natalidad natural más la artificial debe ser igual a la mortalidad natural más la artificial; si esto último es mayor se termina por destruir al bosque o la población; en caso contrario, la población aumenta.

Los organismos útiles que componen las poblaciones animales y vegetales de los ecosistemas silvoagropecuarios, deben cosecharse al alcanzar cierto tamaño y edad, siendo esta cosecha un acto de predación. Si no se hace, los organismos sobremaduran, se tornan decrépitos, disminuyen su tasa de crecimiento y son finalmente utilizados por otros organismos que producen cadenas laterales que no conducen al hombre, o bien mueren de muerte natural por senilidad, siendo luego transformados por saprófitos. Si se tiene, por ejemplo, una población de 5000 conejos y de 5 zorros y al estudiarlos se calcula que en promedio cada predator captura 100 conejos por año, el impacto de la población en ese caso es de 500 conejos al año, lo cual equivale al 10 por ciento de la población total. Ahora bien, si se tiene otra población en la cual existen 2000 conejos, 50 zorros y una frecuencia de captura de 20 conejos por zorro, el impacto del predator sobre la población de la presa sería de 1000 conejos, lo cual representa una captura del 50 por ciento de la población. En el segundo caso el porcentaje de la dieta es menor que en el primero, pero el impacto sobre la población es mayor.

El análisis de las relaciones de predación requiere considerar tres parámetros diferentes: el número de presas, el número de predatores y la frecuencia de muerte de presas por predator. Ello, unido a las tasas de cambio de cada una de las poblaciones proporciona los valores que permiten calcular el impacto de una población sobre la otra. Las relaciones entre el predator y su presa no son bien conocidas, al menos desde un punto de vista poblacional. En algunos casos, la eliminación del predator puede significar un incremento de la población de la presa; si se trata de animales de caza u otros organismos útiles, puede ser una medida acertada.

La destrucción de semillas y plántulas por aves, mamíferos o invertebrados es un caso de predación, en la cual el organismo que ingiere o utiliza al vegetal se beneficia a expensas del organismo utilizado. Varias especies de animales tales como insectos, aves, ardillas, mamíferos pequeños, se han especializado en ocupar estos nichos de la biocenosis.

Las plantas carnívoras son otro caso de predación que, a menudo se presentan en la naturaleza. Ellas tienen mecanismos de atracción mediante los cuales el animal se aproxima al órgano de la planta que le atrae, en este caso la flor. El mecanismo de captura, incluido en la morfología y anatomía floral se caracteriza, a menudo, por presentar los pétalos soldados con un angostamiento y pilosidad, dispuestos en tal forma que permiten el ingreso pero no la salida de la presa desde la flor. Finalmente, tienen un mecanismo de digestión que consta de un recipiente lleno de un líquido secretado por la flor, que contiene las enzimas proteolíticas que le permiten disolver y digerir a la presa. Además, algunos protozoos resistentes a la acción de la enzima viven en el líquido. Otros mecanismos de captura y retención pueden ser la presencia de paredes verticales lisas que eviten que el organismo trepe o escape, la proliferación de micelios que lleva a la presa a enredarse en el hongo y a lograr escapar sin ser digerida, y las sustancias mucilaginosas que pueden coadyuvar en este aspecto.

Los enemigos naturales de los mamíferos pequeños contribuyen a mantener el equilibrio de la población a un nivel más bajo. A menudo, no son suficientes para reducir la densidad hasta el nivel que el buen manejo del recurso natural recomienda (Storer, 1958). Otras prácticas de control tales como captura con trampas, caza, exclusiones y envenenamiento, también se recomiendan, pues los predatores naturales raramente eliminan a la población de la presa. Con el transcurso del tiempo y del desarrollo tecnológico, el hombre se ha transformado en el principal predator de la naturaleza; la acción sistemática sobre algunas poblaciones naturales le ha permitido cosechar íntegramente algunas poblaciones hasta

hacerlas desaparecer e, incluso, extinguirlas de la faz de la tierra.

La predación antropogénica es necesaria para la sobrevivencia del hombre, no siendo condenable si se hace de acuerdo a las normas conservacionistas y de buen manejo. Bajo esas circunstancias, no sólo se obtiene un producto de valor, sino que se logra incluso mejorar la biocenosis y aumentar la producción en el futuro. La cosecha de los organismos maduros evita que sobremaduren y se tornen decrépitos; simultáneamente, la competencia disminuye y el espacio puede ser ocupado por otros organismos más jóvenes que requieren de mayor disponibilidad de recursos y territorio para alcanzar su pleno desarrollo y ocupar integralmente el nicho disponible en el sistema.

Amensalismo −o.

Relaciones de amensalismo ocurren cuando una de las partes se perjudica sin que la otra sea afectada. Varios ejemplos de este tipo de consortismo pueden mencionarse, entre los cuales se tiene a la relación que existe entre los organismos productores de antibióticos y las bacterias u otros organismos que sufren la acción del ectocrino.

La destrucción de plántulas por el pisoteo de animales mayores es una relación de amensalismo. Asimismo, la destrucción de sitios de germinación para algunas especies y de insectos o plantas por pisoteo, el daño mecánico causado por animales, árboles, ramas o frutos que caen, son también relaciones de amensalismo.

La sola presencia de algunos organismos puede inhibir la germinación o sobrevivencia de organismos de otras especies, un ejemplo de lo cual se encuentra en el estudio de Went, Juhren (1952), quienes llegaron a la conclusión de que el éxito en la germinación y sobrevivencia de varias especies de plantas perennes nativas, disminuyó considerablemente en los sectores donde se sembró *Brassica nigra*, una maleza crucífera (Cuadro VI-8).

Competencia — —

Es la categoría de consortismo en la cual las dos unidades orgánicas se perjudican mutuamente. Existe competencia cuando el suministro de un factor es mayor que las necesidades combinadas de dos organismos. Donald (1963) y Williamson (1957), definen competencia como la relación que existe cuando dos especies tienen un factor regulador en común. Para que exista competencia, las relaciones deben ser mutuas o recíprocas, deben ser perjudiciales y la acción de una especie u organismos sobre el otro debe ser del mismo tipo que a la inversa.

La productividad es el valor de importancia más indicativo que se puede utilizar para comparar especies (Whittaker, 1970). Los diversos organismos que integran una comunidad tienen capacidad diferente de extraer o utilizar los elementos del medio. Si el suministro es limitado o intermitente, aquellos organismos capaces de utilizar los recursos a una tasa mayor o en niveles extremos de exceso o defecto, son los más exitosos. Al contrario, si la capacidad competitiva de los organismos es similar, las disponibilidades limitadas de recursos y hábitat se comparten en partes iguales, por lo cual la conducta de cada organismo es similar. El primer caso se presenta frecuentemente en comunidades polífitas, en tanto que el segundo ocurre en comunidades monófitas.

En biocenosis antropogénicas, la densidad poblacional de cada uno de los componentes está en alguna forma regulada artificialmente. La competencia interespecífica por el ambiente y recursos limitados, depende de la densidad original y de su capacidad competitiva.

En biocenosis reguladas en forma natural, tales como bosques, praderas, plagas y otros, el

Cuadro VI-8. *Germinación y sobrevivencia de especies residentes en sectores quemados con y sin siembra de una maleza crucífera* Brassica nigra *(Went, Juhren y Juhren, 1952).*

Especie residente	*primer año*		*Segundo año*	
	con	*sin*	*con*	*sin*
Adenostoma fasciculatum	23,2	58,6	1,4	20,5
Spartium junceum	9,0	20,0	3,6	16,2
Ceanothus crassiplius	19,0	23,4	10,2	12,0
Lotus scoparius	2,8	12,8	1,6	14,0
Rhus laurina	1,4	33,0	1,2	15,4
Salvia mellifera	34,0	218,6	27,0	116,2
Brassica nigra	585,6	0,6	452,2	0,0

mecanismo es más complejo. La capacidad competitiva inicial entre dos o más poblaciones obedece a las características competitivas innatas de cada una de las poblaciones involucradas en un ambiente dado y a la magnitud de biomasa o densidad competitiva, lo cual está representado por el tamaño de cada una de las poblaciones competitivas.

El tamaño de la población se puede representar por la densidad poblacional multiplicado por la biomasa de cada organismo. Para un tamaño dado de la población, la tasa de cambio r de cada una de las poblaciones que comparten un hábitat y un nicho, es diferente. Cuando la suma del tamaño de las poblaciones que comparten un ambiente en un ecosistema copa la capacidad, el valor de r de cada población puede ser diferente para cada una de las poblaciones competitivas. Bajo esas circunstancias las poblaciones con mayor valor de r comienzan en las generaciones siguientes, a ocupar una proporción mayor de la limitada capacidad sustentadora disponible, y con el transcurso del tiempo, y a medida que nuevas generaciones van ocupando el ambiente dentro del ecosistema, se va produciendo un mejor ajuste poblacional que termina por alcanzar un equilibrio interespecífico y en relación a la proporción inicial algunas poblaciones aumentan y otras disminuyen; pero al alcanzar el equilibrio interespecífico, en cada población, el producto de la tasa de cambio por la densidad poblacional es igual a cero, ya que r se hace igual a cero.

$$r_1N_1 = r_2N_2 = r_3N_3 = \ldots r_iN_i = 0$$

El valor de N_i o densidad de cada una de las poblaciones que tiene éxito en la comunidad, es mayor de cero.

Dos o más especies diferentes pueden cohabitar cuando sus poblaciones están reguladas por mecanismos independientes, los cuales pueden tomar varias modalidades de acción tales como: requerimientos de nutrientes diferentes, diferentes causas de mortalidad, sensibilidad a toxinas y a los mismos factores reguladores de la población, pero en diferentes épocas (Harper y Clatworthy, 1963). Es necesario que exista un factor controlador al existir competencia entre dos o más organismos o poblaciones, los cuales ejercen su acción de manera más severa cuando la población aumenta, siendo, por lo tanto, factores dependientes de la densidad (Williamson, 1957).

Los riesgos de mortalidad de los individuos en mezclas de dos o más especies, aumenta al aumentar la densidad, lo cual fija un límite superior de la población independientemente de la densidad inicial de establecimiento. Los ejemplares de la especie mayoritaria tienen una mortalidad alta cuando la densidad sobrepasa a la capacidad sustentadora del ambiente, al contrario de los ejemplares de la especie minoritaria que están relativamente favorecidos. Este efecto, según Harper (1961) limita cualquier especie que alcance predominancia numérica en una mezcla de varias especies, al mismo tiempo que origina mayor estabilidad.

La capacidad competitiva de una población en un ambiente determinado no es una característica estática inscrita en su estructura genética. El medio en el cual se desarrolla la población ejerce una presión evolutiva; las poblaciones dominantes desarrollan su capacidad competitiva intraespecífica en tanto que las poblaciones dominadas sufren una presión evolutiva conducente a un incremento de su capacidad competitiva interespecífica. En ese caso, la competencia intraespecífica es de escasa importancia dada la menor densidad poblacional.

Una demostración de este principio se obtiene con el estudio que Pimentel *et al.* (1965) realizado en laboratorio con dos poblaciones sinecéticas de moscas. En la primera parte del estudio donde cohabitaron durante varias generaciones dos especies de moscas, una de ellas *Musca domestica* dominó sobre la otra (*Phaenica sericata).* Durante las 19 primeras generaciones la especie dominante desarrolló su capacidad competitiva intraespecífica. La otra especie evolucionó en dirección de una mayor competencia interespecífica hasta que finalmente, después de 19 generaciones, logró transformarse en dominante (Figura VI-13). El tiempo y eficiencia de esta transformación de dominante en dominada puede ser muy variable, dependiendo del tamaño y de la complejidad de las poblaciones y del ecosistema en general.

La competencia entre dos o más especies u organismos puede interpretarse como originada en la existencia de un factor controlador común o bien en que una especie actúa como controladora de la otra (Williamson, 1957). La superioridad competitiva de una especie sobre otras le permite compartir una mayor proporción de recursos y ambiente. La capacidad de utilizar el recurso limitado le hace desplazar a las otras especies (Cuadro VI-9), y termina finalmente por utilizar los otros recursos para los cuales no tiene ninguna capacidad competitiva que le proporcione una superioridad sobre las demás (Donald, 1958).

La productividad combinada de dos o más especies sinecéticas puede ser superior la de una especie creciendo aisladamente. Ello es indicativo de que una parte de la capacidad sustentadora no puede ser utilizada por las especies integran-

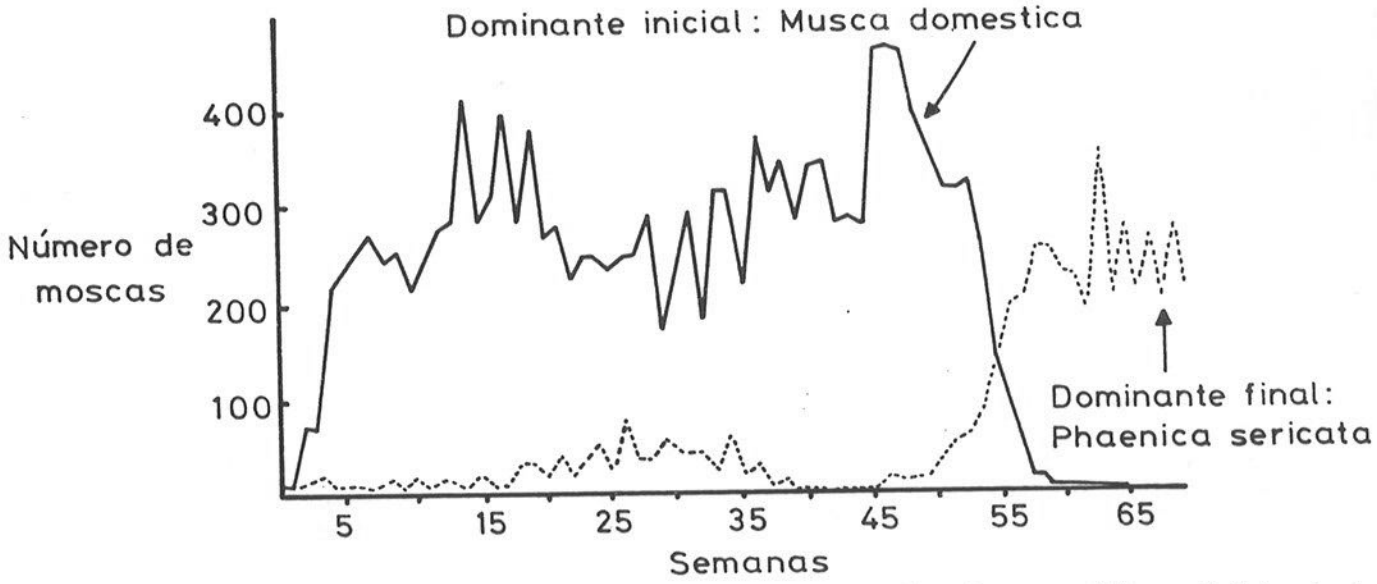


Figura VI-13. *Densidad poblacional de dos especies de moscas cohabitando en condiciones de laboratorio e inversión de la dominancia después de 19 generaciones (Pimentel et al., 1965).*

Cuadro VI-9. *Esquema de la competencia por dos factores entre una Especie Agresiva A y una Sometida B (Donald, 1958).*

Efecto	*Competencia por luz*	*Competencia por nutrientes*	*Competencia por luz y nutrientes*
Directos	a) Introducción de A en el ambiente luz de B. Reducción del suministro de luz a B.	c) Introducción de A en el suministro de nutrientes de B. Reducción en el suministro de nutrientes de B	a) B sufre una reducción del suministro de luz y c) de nutrientes
Indirectos	b) Como resultado de la reducción del suministro de luz, B tiene una reducida capacidad de explotar su propia disponibilidad de nutrientes.	d) Como resultado de la reducción de nutrientes, B tiene una capacidad reducida de utilizar sus propias disponibilidades de luz.	b) Reducción de la capacidad de explotar los nutrientes. d) Reducción de la capacidad de explotar la luz.
Interacciones	Interacción de (a) y (b)	Interacción de (c) y (d)	Interacciones (a) (b), (a) (c), (a) (d), (bc), (bd) y y (c) (d) además de cualquier interacción de nivel superior.

tes de la mezcla, pero que la combinación de varias especies permite utilizar más integralmente los nichos y hábitats disponibles (Cuadro VI-10).

En las comunidades poliestratificadas, las diversas estratas varían en extremo en su capacidad extractiva de recursos, especialmente de energía. Las estratas vegetacionales superiores obstruyen el paso de la luz hacia las estratas inferiores, por lo cual tienen ventajas sobre éstas. Asimismo, la estratificación subterránea permite a la estrata dominante alcanzar la fuente de nutrientes inorgánicos e hídricos y competir en desmedro de otras estratas dominadas que no tienen acceso a las limitadas disponibilidades de recursos, cuyo remanente no utilizado por la estrata dominante llega a menudo a ser

igual a cero o cercano a esa cantidad. La proporción de utilización de los recursos o del hábitat por la estrata dominante, es máxima, y el remanente disponible para ser utilizado por las estratas dominadas es mínimo.

Las biocenosis naturales correspondientes a estratificaciones forestales presentan frecuentemente una alta dominancia de las estratas arbóreas, cercana a la absoluta, dejando un remanente muy reducido para las estratas herbáceas y arbustivas. La regulación natural de la población converge en fitocenosis de fisionomía forestal, donde el valor de r de las estratas arbóreas tiende a hacerse igual a cero en densidades muy altas, por lo cual el remanente de la capacidad sustentadora disponible para las estratas inferiores es muy limitado.

Cuadro 6-10. *Rendimiento de dos gramíneas,* Phalaris tuberosa (Falaris) *y* Lolium perenne (Ballica inglesa *creciendo en mezclas y en cultivos puros (Donald,* 1958*).*

Nivel de fertilidad	*Cultivo puro*		*Mezcla*		
	Lolium	*Phalaris*	*Lolium*	*Phalaris*	*Total*
Bajo nitrógeno	2,45	2,00	2,77	0,18	2,95
Alto nitrógeno	4,71	4,67	4,72	0,32	5,04

El manejo antropogénico de biocenosis permite regular la densidad de las estratas leñosas en valores fluctuantes desde cero hasta el valor original o incluso superior a éste. La disminución de la densidad va compensada con un incremento de la tasa de natalidad de la estrata, incremento que se puede compensar con un aumento de la mortalidad juvenil, lográndose en esta forma mantener un valor bajo la densidad y una tasa de cambio de la estrata cercana a cero. La destrucción de la estrata dominante significa liberación de recursos que pueden ser utilizados por otras estratas, originalmente dominadas. Un ejemplo de ello está contenido en el estudio de Clary y Folliott (1966), donde la reducción antropogénica de la estrata arbórea significó un incremento del valor de importancia de la estrata herbácea inferior, originalmente dominada (Figura VI-14).

La competencia interestrata por recursos y hábitats se manifiesta en la natalidad y mortalidad poblacional y tamaño de los organismos jóvenes. El estudio de Schultz, Launchbaugh y Biswell (1955) presenta resultados que relacionan la competencia interestrata, entre la vegetación herbácea y plantular de las especies arbustivas leñosas (Figura VI-15). Las densidades crecientes de la estrata herbácea dominante aumentan la mortalidad plantular de especies leñosas e inducen una reducción en el tamaño de las mismas. La relación entre la cubierta de follaje de las especies herbáceas anua-

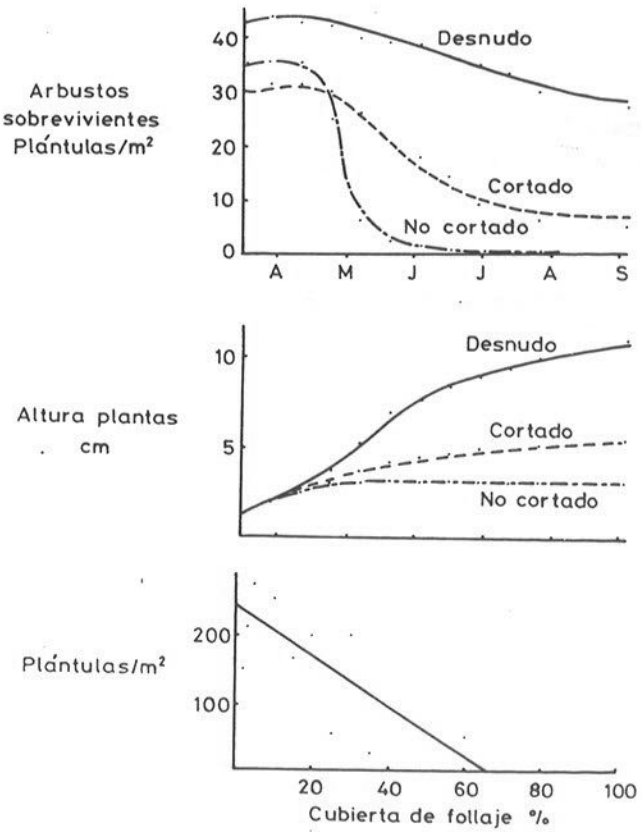


Figura VI-15. *Efecto de la dominancia de especies anuales sobre: a) la sobrevivencia de plántulas de arbustos; b) su tamaño, y c) relación entre la dominancia foliar y la densidad (Shultz, Launchbaugh y Biswell, 1955).*

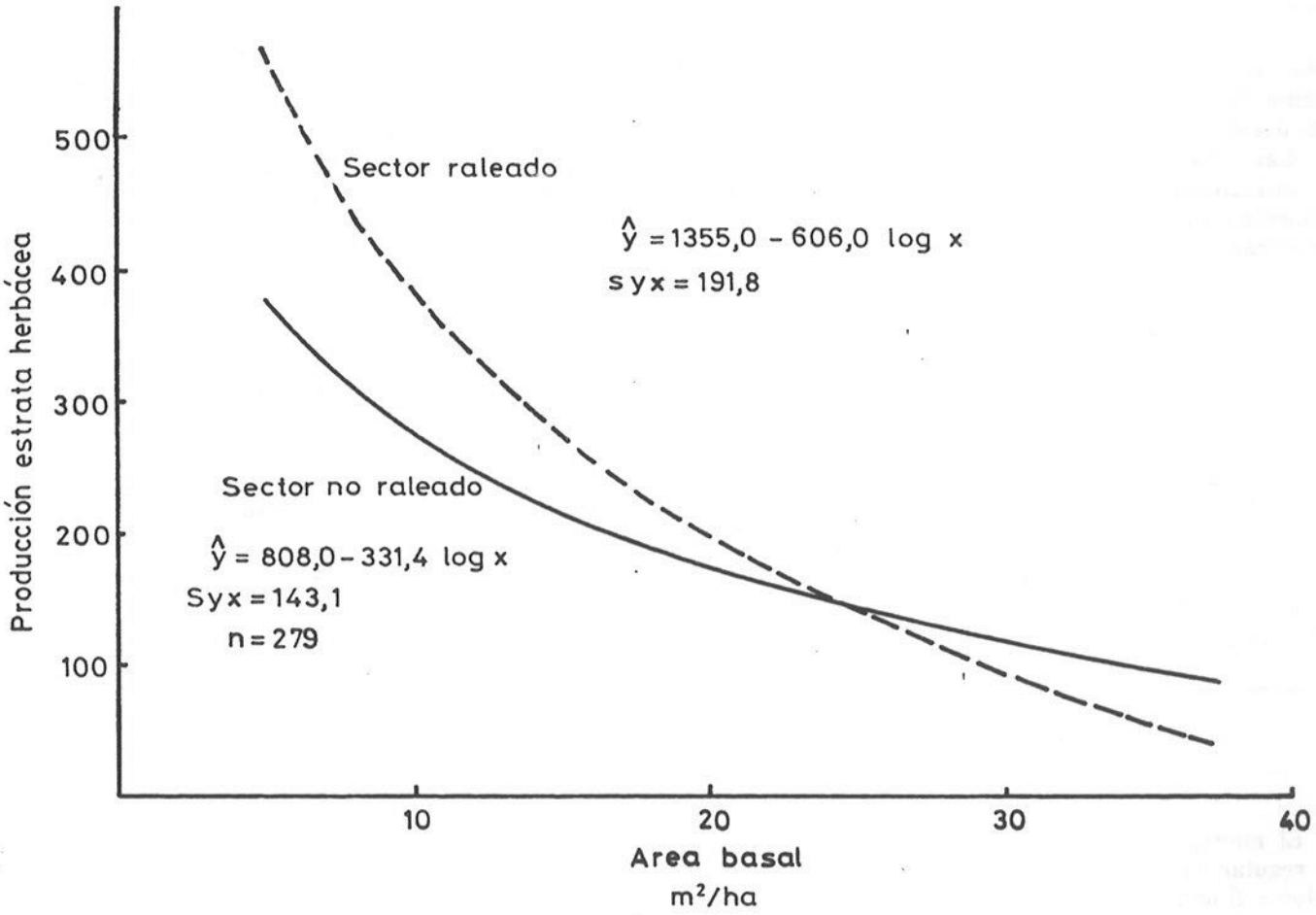


Figura VI-14. *Relación en área basal de la cubierta forestal (x) y producción de la estrata herbácea (ŷ) según Clary y Ffolliott (1966).*

les y la densidad de plántulas de arbustos ŷ y x, en el estudio citado obedece a la ecuación:

$$y = 2{,}45 - 0{,}037\ x$$

El mejoramiento de los recursos y del hábitat puede estimular el desarrollo de la vegetación anual, la cual reacciona rápidamente a la adición de fertilizantes y agua de riego. La mortalidad de plántulas de arbustos es mayor al aumentar la competencia de la estrata de herbáceas anuales. En suelos donde el nivel de fertilidad es superior y las características hídricas son más favorables, las anuales se comportan mejor y, por consiguiente, los arbustos se encuentran en densidad baja o ausentes. Los suelos de baja fertilidad o de características hídricas deficientes se invaden rápidamente por arbustos (Litav, Kupernik y Orshan, 1963).

Harper y Gajic (1961) estudiaron la competencia entre una maleza, *Agrostema ghitago* y cultivos en función de la densidad y de la proporción entre ambos. El incremento de la densidad de siembra de la maleza mostró una relación rectilínea con la densidad de plantas al momento de la cosecha (Figura VI-16), cuando se le cultivó en estands puros; sin embargo, cuando se le cultivó asociada con una alta densidad de trigo, la mortalidad aumentó al aumentar la dosis de siembra del cultivo.

El número de cápsulas de *A. ghitago* producidas por metro cuadrado disminuyó al aumentar la densidad. En siembras polífitas con trigo, la disminución fue aún mayor, aunque la diferencia entre las siembras en densidades altas o bajas fue escasa. Al aumentar la densidad de siembra de la maleza se incrementó proporcionalmente el número de plantas, pero disminuyó el número de cápsulas por planta.

La reacción del trigo, en presencia de la maleza, afectó tanto al macollaje como a la cantidad de granos por tallo. El número de espigas de trigo por unidad de superficie, como asimismo el peso medio del grano, disminuyó al aumentar la densidad de la maleza (Figuras VI-17 y VI-18).

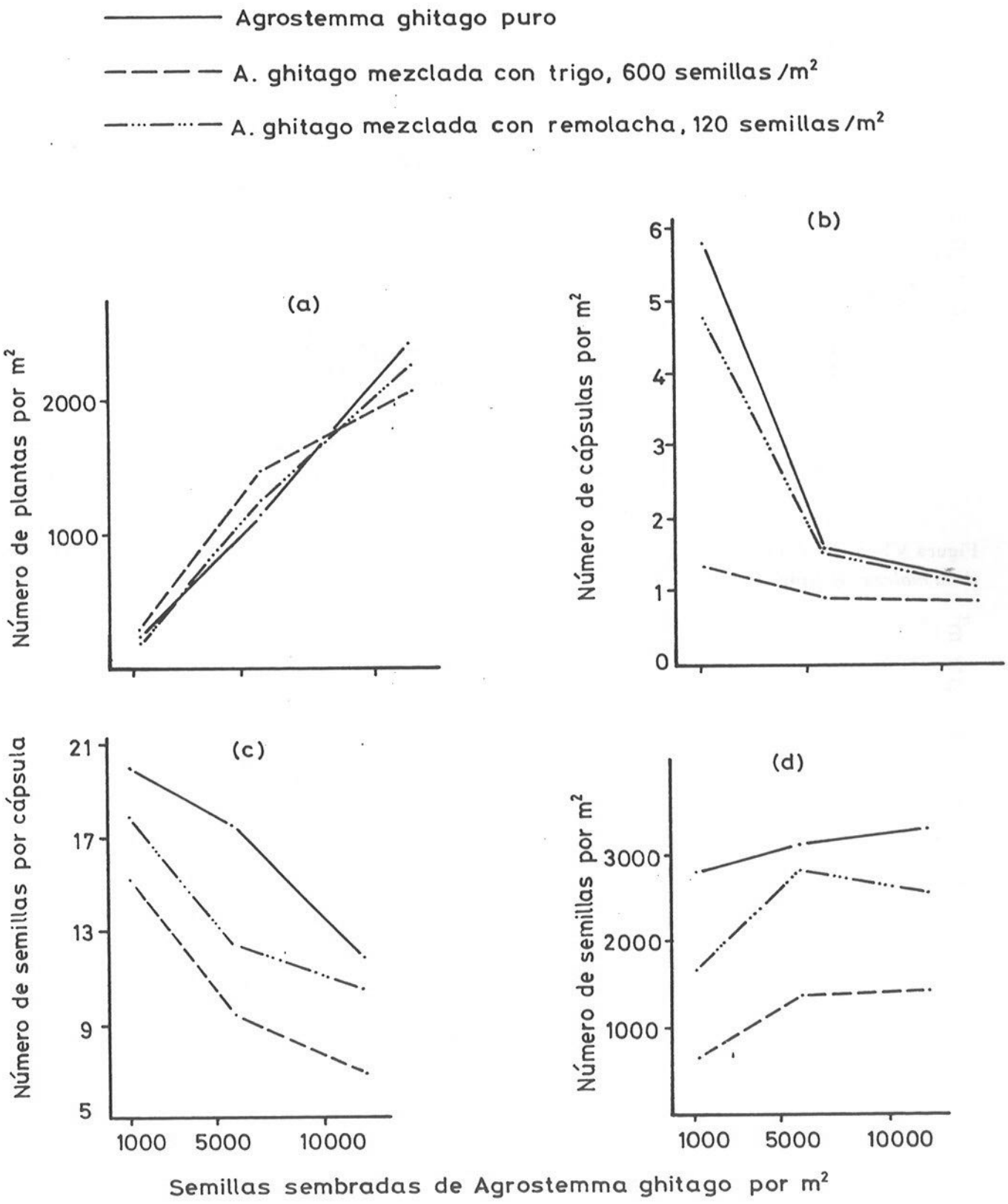


Figura VI-16. *Reacción de una maleza,* Agrostemma ghitago *en varias dosis de siembra en presencia de trigo sembrado en dosis de 600 granos por metro cuadrado y remolacha en dosis de 120 frutos por m²: a) número de individuos de la maleza producidos; b) número de cápsulas frutales por planta; c) número de semillas por cápsula, y d) número semillas de la maleza por metro cuadrado (Harper y Gajic, 1961).*

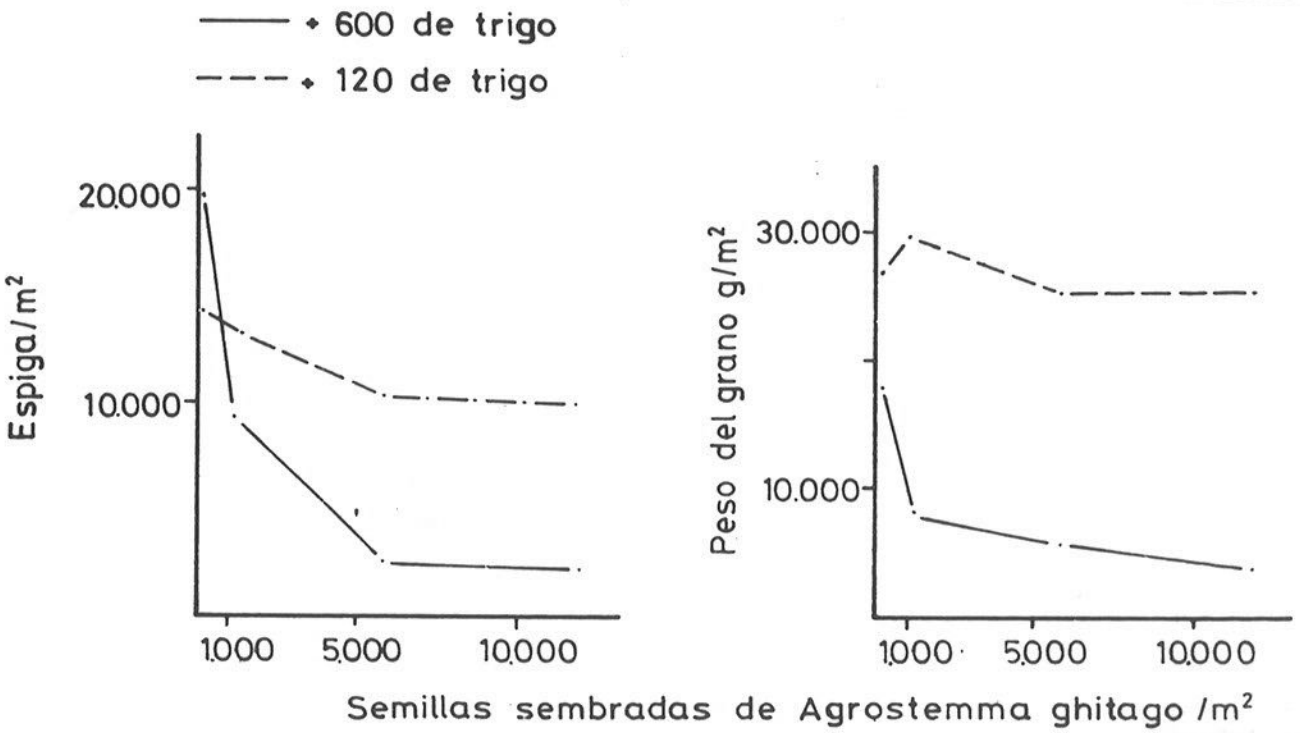


Figura VI-17. *Producción de espigas y granos de trigo por metro cuadrado al variar la densidad de siembra de la maleza: a) espigas por m², y b) peso del trigo producido (Harper y Gajic, 1961).*

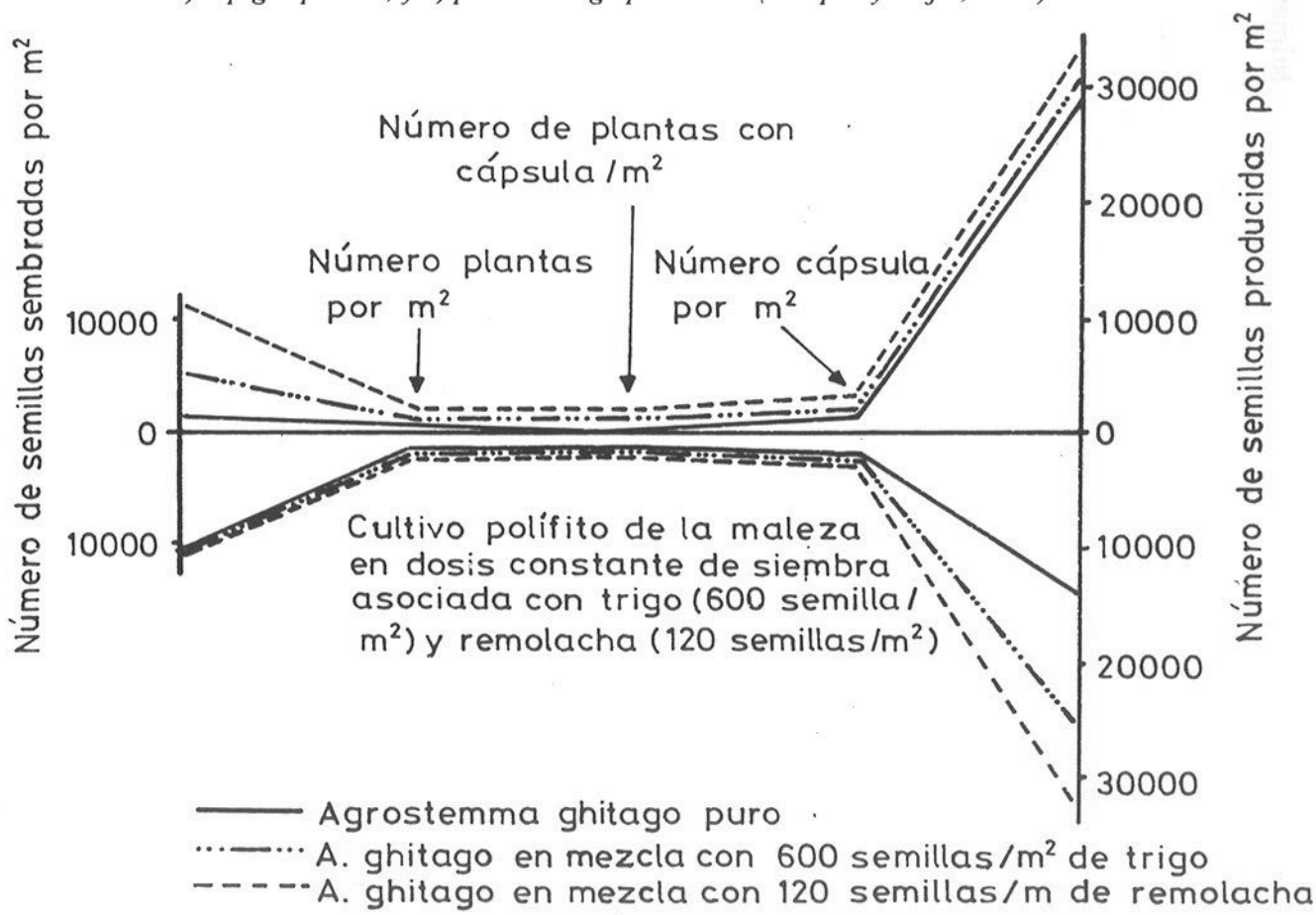


Figura VI-18. *Ingreso y egreso de semillas, siembra y cosecha de* Agrostemma githago *al variar la dosis de siembra (gráfico superior) y producción de semillas en la siembra polífita con trigo y remolacha en una sola dosis de siembra y comparado con el cultivo puro (gráfico inferior), según Harper y Gajic, 1961.*

La capacidad competitiva de una especie no es una característica genética invariable, sino que, además, es la resultante de la reacción de la población en el ambiente. El estudio de Dewit (1960) presenta los resultados de la competencia entre dos especies de cereales, avena y cebada, en suelos de distintos pH (Figura VI-19).

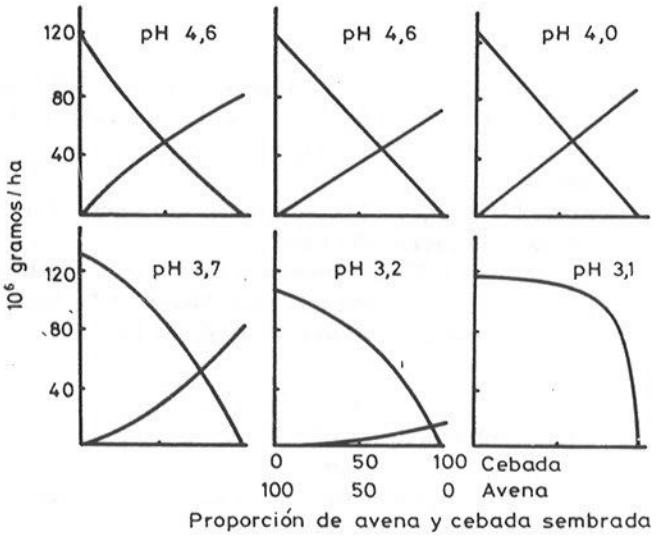


Figura VI-19. *Productividad de una mezcla de avena y cebada sembrada en suelos de distinto ph (De Wit, 1960).*

La competencia por luz de tres especies de tréboles anuales fue estudiada por Williams (1963) en relación a la posición y área foliar del follaje. La máxima eficiencia de utilización de la radiación solar total en comunidades monófitas fue de 2,0 % en *Trifolium subterraneum*, 2,2% en *T. incarnatum* y de 1,7% en *T. hirtum;* las comunidades polífitas más eficientes sólo lograron igualar a las monófitas. La competencia por luz ocurre en los centímetros superiores del follaje, de manera que las hojas inferiores sufren de deficiencia en la recepción de energía luminosa.

El área y la posición foliar caracterizan a las especies dominantes. Las diferencias en la estratificación del tejido fotosintetizador de las especies en un momento dado, como asimismo sus cambios en el tiempo, son importantes en la regulación de la dominancia en la biocenosis (Cuadro VI-2).

Tansley (1917) cultivó dos especies de *Galium, G. saxatile y G. sylvestre* en mezclas de las dos y en cultivos puros, tanto en suelos ácidos como en calcáreos. Las dos especies se desarrollaron en ambos suelos en forma aislada, pero en mezclas una de ellas suprimió a la otra. Esto demuestra que la presencia de una especie en un lugar no es necesariamente la resultante de su tolerancia al medio sino que, además, una consecuencia de su capacidad competitiva bajo las condiciones donde se desarrolla.

Trifolium fragiferum (Trébol frutilla) tiene cotiledones más grandes pero menor tasa de crecimiento relativo que *T. repens* (Trébol blanco), el cual produce hojas con mayor rapidez y tiene además mayor tolerancia a la sombra que el primero. La siembra de mezclas de las dos especies hace que *T. fragiferum* que tiene mayor porcentaje de semillas duras, sea inicialmente dominado por *Trifolium repens* que crece ocupando la estrata superior de la pradera e intercepta la mayor proporción de la luz. En ningún momento existe una ventaja acumulada de una de las especies sobre la otra ya que trébol frutilla puede tener algo de crecimiento de los tallos y mayor crecimiento peciolar (Harper, 1960).

Cuadro VI-11. *Tasa de crecimiento relativo (TCR) y tasa neta de asimilación (TNA) de comunidades monófitas de* Trifolium *(Trébol) entre los 79 y 99 días de edad (Williams, 1963).*

Componentes	*Radiación solar utilizada. %*	*Tasa de crecimiento relativo*	*Tasa neta de asimilación*	
		mg g^{-1} día $^{-1}$	*mg dm^{-2} día $^{-1}$*	*mg g^{-1} día $^{-1}$*
T. hirtum	2,0	28	20	71
T. incarnatum	1,7	27	18	63
T. subterraneum	2,2	29	25	66
T. hirtum	1,6*	35	8	91
T. incarnatum	2,1*	39	27	23
T. hirtum		12	9	92
T. incarnatum		24	15	29
T. incarnatum	2,2*	24	15	56
T. subterraneum		34	25	58

*Mezcla

Palmblad (1967) estudió la reacción de dos especies de malezas íntimamente relacionada, *Senecio sylvaticus* y *S. viscosus*, al reducírseles la competencia. Las dos especies reaccionaron de manera similar, disminuyendo la producción de semilla de la población y aumentando la producción por individuo, reduciendo la producción de inflorescencias, disminuyendo el peso vegetativo y aumentando la estatura de la planta.

Bibliografía

Allard. 1961. *Relationship between genetic diversity and consistency of performance.* Crop Sci. 1: 127-133.

Allee, W.C. 1932. *Animal life and social growth.* Williams and Williams, Baltimore. 159 p.

Allee, W.C., A.E. Emerson, O. Park, T. Park and K.P. Schmidt. 1949. *The principles of animal ecology.* Saunders, Philadelphia. 837 p.

Allee, W.C. y K.P. Schmidt. 1951. *Ecological animal geography.* John Willey and Sons. 715 p.

Anderson, A.J. 1956% *Molybdenum deficiencies in legumes in Australia.* Soil Sci. 81: 173-258.

Anderson, A.J. y B. Spencer. 1950. *Sulphur in-nitrogen metabolism of legumes and non-legumes.* Australian J. Sci. Res. Ser. B., 3: 431-449.

Andrewartha, H.G. y L.C. Birch. 1954. *The distribution and abundance of animals.* Univ. Chicago Press. 782 p.

Baushbaum, R. 1937. *Readings in ecology.* Univ. Chicago Bookstore. Chicago. 43 p.

Blaser, R.E. y N.C. Brady. 1950. *Nutrient competition in plant associations.* Agron. J. 42: 128-135.

Briscoe, C.B. 1960. *The early results of mycorrhizal inoculation of pine in Puerto Rico.* Caribbean Forester. 20: 73.

Cain, S.A. y G.M. Castro. 1959. *Manual of vegetation analysis.* Harper & Brothers, N. York. 325 p.

Clarke, G.L. 1954. *Elements of ecology.* John Wiley y Sons. 534 p.

Clary, W.P. y P.F. Ffolliott. 1966. *Differences in herbage-timber relationships between thinned and unthinned pine stands.* U.S. Forest Service Res. Note. RM-74. 4 p.

Clements, F.E. y V.E. Shelford. 1939. *Bio-ecology.* John Wiley & Sons. N.Y. 426 p.

Cole, L.C. 1949. *The measurement of interspecific association.* Ecology. 30:411-424.

Culver, D.C. 1972. *A niche analysis of Colorado ants.* Ecology 53: 127-131.

Chestnutt, D.M.B. 1972. *The effect of white clover and applied nitrogen on the nitrogen content of various grass-clover mixtures.* J. Br. Grass. Soc. 27: 211-216.

Delwiche, C.C., C.M. Johnson y H.M. Reisenahuer. 1961. *Influence of cobalt on nitrogen fixation by* Medicago. Plant Physiol. 36: 73-78.

Dewit, D.T. 1960. *On competition.* Versl. Landbouwk. Onderz. 66: 1-82.

Dix, R.L. y F.E. Smeins. 1967. *The prairie, meadow, and marsh vegetation of Nelson county, North Dakota.* Canada. J. Bot. 45: 21-58.

Dobzhansky, T. 1955. *Evolution, genetics and man.* John Wiley and Sons. N.Y.

Donald, C. 1958. *The interaction of competition for light and for nutrients.* Australian Journal Agricultural Rsearch 9: 421-435.

Donald, D.M. 1960. *The impact of cheap nitrogen.* J. Australian Inst. Agr. Sci. 26: 319.

Donald, C.M. 1963. *Competition among crop and pasture plants.* Adv. Agron. 15: 1-118.

Ehrlich, P.R. y P.H. Raven. 1964. *Butterflies and plants: a study in coevolution.* Evolution 18: 586-608.

Elton, C. 1927. *Animal ecology.* Sidgwick and Jackson. London. 209 p.

Elton, C. 1933. *The ecology of animals.* Methuen and Co. London. 97 p.

Elton, C. 1933. *Animal ecology.* MacMillan. N.Y. 209 p.

Elton, C. 1946. *Competition and structure of ecological communities.* J. Animal Ecol. 15: 54-68.

Erdman, L. 1959. *Legume inoculation: what it is what it does.* U.S. Depto. Agric. Farm. Bul. 2003. 16 p.

Fenner, F. 1965. En: Baker, H.K. y G.L. Stebbins. Academic Press. N.Y. : 485-499.

Fisher, R.A., A.S. Corbet y C.B. Williams. 1943. *The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population.* J. Animal Ecol. 12: 42.

García, B., A. y J. Moncada. 1970. *La fertilización e inoculación como factores determinantes en el rendimiento de la soya en la región de Delicias.* Agric. Téc. Méjico. 2: 554-556.

Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence.* Williams and Williams, Baltimore. 163 p.

Gerard, R.W. 1965. *Intelligence, information and education*. Science 148: 762-765.

Gibson, A.H. 1963. *Physical environment and symbiotic nitrogen fixation*. I. *The effect of root temperature on recently nodulated* Trifolium subterraneum *L. plants*. Australian J. Biol. Sci. *16*: 28-42.

Godron, M., P. Daget, L. Emberger, G. Long, E. Floch, E.J. Poissonet, Ch. Sauvage y J.P. Wacquant. 1968. *Code pour le relevé methodique de la vegetation et du milieu*. CNRS. Paris. 292 p.

Grant, V. 1963. *The origin of adaptations*. Columbia Univ. Press. N.Y. 606 p.

Greig-Smith, P. 1964. *Cuantitative plant ecology*. 2nd ed. Butterworth & Co. London, England.

Grinnell, J. 1904. *The origin of adaptations*. Columbia Univ. Press. N.Y. 606 p.

Grinnell, J. y T.I. Storer. 1924. *Animal life in the Yosemite*. Univ. Calif. Press., Berkeley. 725 p.

Grinnell, J. 1928. *The presence and absence of animals*. Univ. Calif. Chronicle 20: 429-450. Reprinted in Joseph Grinnell's philosophy of nature. Berkeley. 1943, pp. 187-208.

Gustafsson, A. 1951. *Mutations, environment and evolution*. Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 16:263-280.

Harding, G. 1960. *The competitive exclusion principle*. Science 131: 1292-1297.

Harlan, A.V. y M.L. Matrini. 1938. *The effect of natural selection on a mixture of barley varieties*. J. Agric. Res. 57: 189-199.

Harley, J.L. y C.C. McCready. 1950. *Uptake of phosphate by excised mycorrhiza*. I. New Phytologist. 49: 388-397.

Harley, J.L. 1959. *The biology of mycorrhiza*. Plant Sci. Monographs. Leonard Hill Ltd. London. 233 p.

Harper, J.L. 1961. *Approaches to the study of plant competition*. Symp. Soc. Exp. Biol. 15: 1-39. En: F.L. Milthorpe (ed.). *Mechanisms in biological competition*. Symposium 15 of the Society for Experimental Biology. Academic Press, N.Y.

Harper, J.L. 1970. *The population biology of plants*. En: A.Allison. *Population Control*. Penguin Books, Harmondsworth, England. 32-44.

Harper, J.L. y A.P. Chancellor. 1959. *The comparative biology of closely related species living in the same area*. IV *Rumex: interference between individuals in populations of one and two species*. J. Ecol. 47: 679-695.

Harper, J.L. y J.N. Clatworthy. 1963. *The comparative biology of closely related species living in the same area*. VI. *Analysis of growth of* Trifolium repens *and* T. fragiferum *in pure and mixed populations*. J. Exper. Bot. 14: 172-190.

Harper, J.L. y D. Gajic 1961. *Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed*. Weed Res. 1: 91-104.

Hollond, A.A., J.E. Street y W.A. Williams. 1959. *Range legume inoculation and nitrogen fixation by root nodule bacteria*. Univ. Calif., Calif. Agric. Exp. Sta. Bul. 842. 19 p.

Hubbard, E.C. 1942. *The collective species Glyceria fluitans*. J. Ecol. 30: 233.

Hutchinson, G.E. 1953. *The concept of pattern in ecology*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 105: 1-12.

Hutchinson, G.E. 1957. *Concluding remarks*. Cold Spring Harbor Symposium. 22:415-427.

Hutchinson, G.E. 1965. *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale Univ., New Haven. 139 p.

Isely, F.B. 1946. *Differential feeding in grasshoppers*. Ecology 27: 128-138.

Knapp, S.E. 1964. *Relationships of different species of forage to the survival and infectivity of* Haemonchus contortus *in lambs*. J. Parasitol. 50: 144-148.

Lack, D. 1940. *Habitat selection and speciation in birds*. Brit. Birds. 34: 80-84.

Lamphrey, H.F. 1963. *Ecological separation of the large mammals in the Tarangire Game Reserve, Tanganyica*. E. Afr. Wildlife Jour. 1:63-92.

Lee, W.O. y F.L. Timmons. 1958. *Dodder and its control*. U.S. Dept. Agric. Farmers Bul. 2117. 20 p.

Leven, H. 1953. *Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available*. Amer. Natur. 87: 331-333.

Lewis, H. 1966. *Speciation in flowering plants*. Science 152: 167-171.

Lewis, H. 1969. *Evolutionary processes in the ecosystem*. Bioscience 19: 223-227.

Litav, M., G. Kupernick y G. Orshan. 1963. *The rol of competition as a factor in determining the distribution of dwarf shrub communities in the mediterranean territory of Israel*. J. Ecol. 51: 467-480.

Loneragan, J.F. 1959. *Calcium in the nitrogen metabolism of subterranean clover*. Aust. J. Biol. Sci. 12: 26-39.

MacArthur, R. 1955. *Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability*. Ecology 36: 533-536.

MacArthur, R.H. 1957. *On the relative abundance of bird species*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S. 43: 293-295.

Maddox, D.M., L.A. Adrés, R.D. Hennessey, R.D. Blackburn y N.R. Spencer. 1971. *Insects to control alligatorweed. An invader of aquatic ecosystems in the United States*. Bioscience 21: 985-991.

Maelzer, D.A. 1965. *A discussion of components of environment in ecology* J. Theoret. Biol. 8: 141-162.

Margalef, R. 1958. *Information theory in ecology*. Gen. Systems. 3: 36-71.

Margalef, R. 1963. *On certain unifying principles in ecology*. Am. Naturalist. 97: 357-374.

Margalef, R. 1969. *Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence*. Brookhaven Bump. Biol. N° 22: 25-37.

Martin, W.E., W.A. Williams y W.H. Johnson, 1957. *Refertilization of rose clover*. California Agric. 11 :7-9, 14.

Mather,.K. 1953. Symp. Soc. Exp. Biol. 7: 186.

Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press. N.Y.

McAtee, W.L. 1947. *Distribution of seeds by birds*. Amer. Midl. Nat. 38: 214-223.

McIntosh, R.P. 1967. *An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity*. Ecol. 48: 392-404.

McNaughton, S.J. 1967. Nature 216: 168.

McNaughton, S.J. y C.L. Wolf. 1970. *Dominance and the niche in ecological systems*. Science 107: 131-139.

Melin, E. y H. Nilsson. 1957. *Transport of C^{14} labelled phosphate to the fungal associate of pine mycorrhiza*. Svensk Botan. Tidskr., 51: 166-186.

Nutman, P.S. 1956. *The influence of the legume in root-nodule symbiosis. A comparative study of host determinants and functions*. Bio. Rev. 31: 109-151.

Odum, E.P. 1953. *Fundamentals of ecology*. W. B. Saunders. Philadelphia. 384 p.

Odum, E.P. 1963. *Ecology*. Holt, Rinehat and Winston, 139 p.

Paine, R.T. 1966. *Food web complexity and species diversity*. American Naturalist 100: 65-76.

Palmblad, I.G. 1967. *Comparative response of closely related species to reduced competition*. I. Senecio sylvaticus *and* S. viscosus. Canad. J. Botany. 46: 225-228.

Park, T. 1955. *Experimental competition in beetles, with some general implications*. En: The numbers of man and animals J.B. Cragg and N.W. Piried. Edimburgo.

Parker, J.E. y A.J. Haley. 1960. *Phototatic and thermotatic responses of the filariform larvae of the rat nematode* Nippostrongylus muris. Exptl. Parasitol. 9: 92-97.

Pimentel, D. 1961. *Species diversity and insect population out-breaks*. Ann. Entomol. Soc. Amer. 54: 76-86.

Pimentel, D. 1968. *Population regulation and genetic feedback*. Science 159: 1432-1437.

Pimentel, E., E.H. Feinberg, P.W. Wood and J.T. Hayes. 1965. *Selection, spatial distribution and the coexistence of competing fly species*. Amer. Natur. 99: 97.

Preston, F.W. 1948. *The commones and rarity of species*. Ecology 29: 254-283.

Prout, T. 1968. *Sufficient conditions for multiple niche polymorphism*. Amer. Naturalist. 102: 493-496.

Riceman, D.S. y J.B. Jons. 1960. *Distribution of zinc in subterraneum clover during the onset of zinc deficiency, as determined by the use of radioactive isotope ^{65}Zn*. Australian J. Agr. Res. 11: 162-168.

Rogers, W.P. 1949. *On the relative importance of aerobic metabolism in small nematode parasites of the alimentary tract. The utilization of oxygen at low partial pressures by small nematode parasites of the alimentary tract*. Aust. J. Sci. Res. Ser. B. 2: 166-174.

Rorison, I.H. 1958. *The effect of aluminum on legume nutrition*. En: E.G. Hallsworth (ed). *Nutrition of the legumes*, pp 43-58. Butterworths Scientifics Publications. London.

Ross, H.H. 1957. *Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations*. Evol. 11: 113-129.

Ross, H. 1958. *Further comments on the niches and natural coexistence*. Evolution 12: 112-113.

Russell, E.J. 1950. *Soil condition and plant growth*. Longurans, Green and Co. London. 688 p.

Savage, J.M. 1958. *The concept of ecological niche, with reference to the theory of natural coexistence*. Evolution 12: 111-112.

Schultz, A.M., J.L. Launchbaugh y H.H. Biswell. 1955. *Relationship between grass density and brush seedling survival*. Ecology 36: 226-238.

Silverman, P.H. y J.A. Campbell. 1959. *Studies on parasitic worms of sheep in Scotland*. I. *Embrionic and larval development of* Haemonchus conturtus *at constant conditions*. Parasitology. 49: 23-38.

Simpson, E.H. 1949. *Measurement of diversity*. Nature. 163: 688.

Solomon, M.E. 1949. *The natural control of animal populations*. Journal Animal Ecology. 18: 1-35.

Stebbins, G.L. 1958. *The inviability, weakness and sterility of interspecific hybrids*. Adv. Genet. 9: 147-215.

Storer, I.I. 1958. *Controlling field rodents in California*. Calif. Agric. Exper. Sta. Circular 434-50 p.

Tansley, A.G. 1917. *On competition between* Galium saxatile L. (G. hercynium Weig.) *and Galium silvestre Poll.* (G. asperum

Schreb.) on different types of soil. J. Ecol. 5: 173-179.

Tansley, A.G. 1917. *On competition between Galium saxatile L. (G. hercynium weig.) and Galium sylvestre Poll. (G. asperum Schreb.) on different types of soil.* J. Ecol. 5: 173-179.

Tansley, A.G. 1949. *The British isles and their vegetation.* Cambridge.

Thoday, J.M. 1958. *Effects of distruptive selection, the experimental production of a polymorphic population.* Nature 181: 1124-1125.

Thorson, R.E. 1969. *Environmental stimuli and the response of parasitic helminths.* Biosciencie 19: 126-130.

Udvardy, M. 1959. *Notes on the ecological concepts of hábitat. biotope and niche.* Ecolog. 40: 725-728.

Ulrich, J.M. 1960. *Auxin production by mycorrhizal fungi.* Physio. Plantarum. 13: 429.

Van Schreven, A. 1958. *Some factors afecting the uptake of nitrogen by legumen.* En: E.G. Hallsworth (ed) pp. 137-163. Butterworths Scientific Publications, London.

Wallace, J.B. 1964. *Populations genetics.* Amer. Inst. Biol. Sci. Pamphlets 12. 36 p.

Wallace, B. y M. Adrian. 1961. *Adaptation.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Watt, K.F. 1973. *Principles of environmental science.* McGraw-Hill N.Y.

Went, F.W. y N. Stark. 1968. *Mycorrhiza.* Bioscience. 18: 1035-1039.

Went, F.W., G. Juhren y M.C. Huhren. 1952. *Fire and biotic factors affecting germination.* Ecology 33: 351-364.

White, M.J.D. 1968. *Models of speciation.* Science 159: 1065-1070.

Whittaker, R.H. 1960. *Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. col. Monogr.* 30: 279-338.

Whittaker, R.H. 1970. *Communities and ecosystem.* Macmillan. London. 158 p.

Whittaker, R.H. 1965. *Dominance and diversity in land plant communities.* Science. 147: 250-260.

Whittaker, R.H., S.A. Levin y R.B. Root. 1973. *Niche, hábitat and ecotope* Amer. Nat. 107: 321-336.

Williams, W.A. 1963. *Competition for light between annual species of* Trifolium *during the vegetative phase.* Ecology 44: 475-485.

Williams, C.B. 1964. *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology.* Academic Press. Londres. 324 p.

Williams, W.A., J.V. Lenz y A.H. Murphy. 1954. *Nature of beneficial effect of subterranean clover straw on establishment of subterranean clover.* Agron. J. 46: 95-96.

Williams, W.A., D. Rine, H.L. Hall y F.J. Hills. 1954. *Preliminary comparison of the effect of leguminous and non-leguminous green manures on sugar beet production.* Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. 8: 90-94.

Williamson, M.H. 1957. *A simple theory of interspecific competition.* Nature. 180: 422-425.

Wilson, J.A. 1968. *Increasing entropy of biological systems.* Nature 219: 534.

Workman, J.P. y N.E. West. 1969. *Ecotypic variation of* Eurotia lanata *populations in Utah.* Botanicol Gazette 130: 26-35.

Cuarta Parte
FUNCIONAMIENTO

Las expresiones matemáticas tienen todas las ventajas de precisión, claridad y brevedad requeridas en la manipulación de complejidad, sin incurrir en una simplificación excesiva.

C.W.R. SPEDDING, 1971.

El modelo arquitéctónico diseñado para cada biotopo en particular, puede hacerse funcionar a diversas intensidades de acuerdo a los objetivos perseguidos y al nivel en que se logre su optimización. Es por ello que en la modelación de ecosistemas silvoagropecuarios debe considerarse conjuntamente arquitectura y funcionamiento. Algunos modelos que presentan un funcionamiento óptimo, pero que sean de una arquitectura no adecuada al biotopo silvoagropecuario, no corresponden, por lo tanto, a ecosistemas optimizados.

En la presente sección se analiza el funcionamiento general del ecosistema en relación a las disponibilidades de recursos, discutiéndose con mayor detalle el agua, los nutrientes minerales y la energía. El objetivo perseguido en la presentación de estos capítulos no es repetir conceptos particulares de otros textos relacionados con el tema, sino que presentar los aspectos de mayor realce en la modelación ecológica del funcionamiento del sistema.

La respuesta ρ del ecosistema es función de los estímulos adicionados al sistema $\mathcal{E}$ y de su comportamiento β, el cual es a la vez una función de la arquitectura del ecosistema $\wedge$. Los estímulos que pueden adicionarse al ecosistema son: materia, energía e información. La respuesta del sistema está relacionada con dichos estímulos.

En la primera parte de esta sección se discuten los aspectos fundamentales de la materia en relación con los estímulos, su comportamiento dentro del sistema y su respuesta una vez sometida a un cierto grado de transformación antrópica. El comportamiento de la materia dentro del ecosistema es de naturaleza muy variada de acuerdo al elemento que se trate. Es posible, sin embargo, categorizarla en los siguientes grupos: agua, nitrógeno, nutrientes sedimentarios, anhídrido carbónico, oxígeno y sustancias orgánicas e inorgánicas más complejas. Los factores de mayor incidencia en el manejo del sistema son los tres primeros.

Los estímulos, respuestas y comportamiento de la energía y nutrientes inorgánicos en ecosistemas de una arquitectura definida no se discuten específicamente en esta sección, pero sí de manera general, en otros acápites del texto. Además debe considerarse que el aporte constante de nutrientes inorgánicos y de energía luminosa y térmica, es fundamental para el normal funcionamiento del sistema.

La materia y la energía no pueden ser tratadas de manera totalmente independiente, aunque por razones docentes sea conveniente tener una visión formal e independiente del ciclo de la materia y del ciclo energético. Es necesario, además, presentar en estos capítulos una visión general del movimiento simultáneo de materia y energía. Un aspecto importante de este proceso son las cadenas y redes tróficas, donde se discute la transferencia de energía desde el sistema solar hasta los vegetales y los consumidores herbívoros y carnívoros.

En el proceso de funcionamiento del ecosistema, no sólo ocurre un movimiento simultáneo de materia y de energía, sino que también procesos de transformación del arreglo topológico de la materia, lo cual involucra necesariamente un cambio en el contenido de información o entropía del ecosistema. Este cambio en el contenido de información de los componentes del ecosistema, y del sistema en sí, es lo que se denomina productividad silvoagropecuaria, ya que de acuerdo con las leyes de conservación de la energía y de la materia, en la naturaleza la materia y la energía no se pierden, sólo se transforman.

La organización topológica que se le dé al sistema debe tener como objetivo principal regular la transformación de la información por el sistema. Además, debido a razones de orden práctico, una parte de esta energía y materia ya transformada se acumula en el ecosistema para luego ser descargada a intervalos mayores de tiempo. A pesar de la importancia de este tema en el manejo y transformación de ecosistemas, no existe, por razones de orden docente, un capítulo dedicado exclusivamente al tema, sino que se encuentra diseminado en otros capítulos.

Se incluye, finalmente, un capítulo para analizar un modelo general de funcionamiento del ecosistema, donde se integra la materia y energía con la arquitectura general del sistema. El objetivo de ello es presentar una visión general e integral del funcionamiento del ecosistema. El modelo, en la forma presentada en este trabajo, puede ser cuantificado una vez que se determinen las funciones β de comportamiento entre los parámetros. La cuantificación, sin

embargo, requiere de un estudio más detallado, lo cual no es el objetivo aquí perseguido.

La modificación de los estímulos de funcionamiento: especialmente de agua y de nutrientes minerales, es una de las formas más eficientes de aumentar la productividad de los ecosistemas. Dado el esfuerzo monetario y de otra índole que ello significa, y de la escasez cada día mayor de estos recursos y de la energía fósil necesaria para producirlos, su utilización se restringe cada día en grado mayor a los suelos y climas de buena calidad. En los ambientes más desfavorables, en cambio, la estrategia principal es la transformación de la arquitectura, pues sólo se requiere de la aplicación ocasional de operadores de transformación del arreglo topológico σ o de su tamaño η.

Debido a limitantes de espacio se ha debido eliminar de la presente edición, entre las materias relacionadas con el funcionamiento del ecosistema, los capítulos de nutrientes inorgánicos y energía, los cuales se pretende incluir en otra oportunidad.

VII
AGUA

Mientras el progreso de configuraciones más simples a otras más complejas sea la base metodológica de la ciencia, la biología se apoyará en la física y no recíprocamente. Las propiedades específicas de la materia viva han de estudiarse dentro de las leyes generales válidas para toda la materia; hemos de rechazar el punto de vista holista de que primero viene la teoría de la vida y, a partir de ella, se desciende hacia la materia inorgánica.

WEYL, 1965.

Una vez diseñada la arquitectura del modelo optimizado del ecosistema, de acuerdo a las circunstancias y construido siguiendo las especificaciones determinadas en el proceso de simulación, debe hacérsele funcionar. Cualquier modelo arquitectónico de ecosistema, por muy bien diseñado que esté, para que produzca, debe hacérsele funcionar de acuerdo a las especificaciones que le optimicen. Así como la arquitectura de un modelo varía de un lugar a otro, el funcionamiento debe también ajustarse de acuerdo a las circunstancias.

Es difícil distinguir entre arquitectura y funcionamiento del sistema. La arquitectura impartida al ecosistema al momento de diseñársele y construírsele, puede ser de naturaleza muy variada. Los modelos pobremente construidos, no permiten, aunque su funcionamiento sea óptimo, maximizar la productividad. El examen y análisis del funcionamiento del sistema no tiene valor a no ser que venga acompañado del estudio de su estructura y estado singenético.

A menudo ocurre que se tiene ecosistemas de funcionamiento óptimo, pero cuya arquitectura fisionómica, taxonómica, fenológica, y singenética y biotópica no corresponden al modelo optimizado. Cualquier modificación que se le aplique al funcionamiento no redunda necesariamente en el mejoramiento de la productividad neta del sistema, pues otras limitantes pueden evitar su aplicación en el modelo adecuado. Lo opuesto es también válido cuando se optimiza el modelo arquitectónico pero el funcionamiento y manejo se mantienen alejados del óptimo.

Proceso

El funcionamiento y operación del sistema ecológico requiere del continuo aporte de recursos bióticos y abióticos. Las categorías principales de recursos abióticos son:

agua
nitrógeno
nutrientes minerales
anhídrido carbónico
oxígeno y
partículas.

Entre los recursos bióticos se tiene:
vegetales
animales y
detritus.

La materia aportada, de acuerdo a su arreglo topológico intra e interorganismos, contiene también una cierta cantidad de energía que puede ser liberada al elevar su entropía. Asimismo, la energía puede ser incorporada en forma de ondas cortas luminosas u ondas largas térmicas.

Una parte de los recursos proviene de aportes naturales de la biósfera circundante al sistema, y otra parte de importaciones o aportes artificiales generados en procesos de intervención directa del hombre. Entre ellos cabe destacarse al agua de riego, los fertilizantes minerales y la energía cinética o mecánica proveniente de combustibles fósiles y aplicada por medio de maquinaria agrícola. A los aportes antrópicos, en conjunto, se les ha denominado importaciones.

La mecánica interna de utilización de los recursos provenientes de aportes o los provenientes de importaciones es fundamentalmente análoga. No ocurre lo mismo con la regulación del funcionamiento, pues los aportes no son modificables por el hombre, o si lo son, sólo una fracción muy pequeña de ellos puede ser controlada. La regulación de las importaciones de recursos es uno de los mecanismos más importantes en el mantenimiento y maximización de la productividad silvoagropecuaria.

El aporte e importación de estímulos cumple dentro del sistema dos objetivos fundamentales y de naturaleza muy diversa. Uno de ellos es aumentar las disponibilidades de los recursos necesarios en el proceso de producción o respuesta del ecosistema. El otro es modificar el hábitat. Aun cuando algunos recursos no son utilizados directamente por el organismo, pueden cumplir una acción positiva al modificar el medio donde el organismo se desarrolla o donde se cumple el proceso de comportamiento β. Los procesos bioquímicos, fisiológicos, psicológicos y de comportamiento animal y vegetal, están regulados directamente por la intensidad o nivel de los factores que componen el hábitat tales como: potencial hídrico, nivel térmico, concentración iónica, intensidad luminosa, viento, presión barométrica y otros.

Es difícil separar la acción del estímulo como modificador del hábitat de su acción como suministrador de los elementos que se necesita para hacer funcionar el ecosistema y construir sus estructuras vitales o biomasa. Sin embargo, desde el punto de vista de la comprensión del proceso de funcionamiento, es conveniente hacer tal distinción.

El funcionamiento del ecosistema antrópico considera frecuentemente importaciones de productos vegetales o partes de ellos, desde otros sistemas que pueden estar ubicados a distancias muy grandes, e incluso, en otros continentes. Algunos ejemplos bastan para ilustrar este caso. Las semillas empleadas en el mantenimiento de fitocenosis provienen, en la mayoría de los casos, de otros ecosistemas especializados en la producción de semillas. Son contados los casos de sistemas de cultivos que sean autosuficientes.

Debe también ser considerada la importación de suplementos de granos o de forrajes voluminosos, con el objetivo de mejorar el funcionamiento del sistema especialmente, en el caso de ecosistemas pecuarios. El análisis del funcionamiento de macroecosistemas regionales o nacionales demuestra que una parte considerable de las importaciones y aportes corresponde al rubro de productos provenientes de otras fitocenosis.

La operación del sistema ecológico también considera las importaciones de productos provenientes de otras zoocenosis, tales como ganado en estados iniciales de desarrollo y gordura que se importa al sistema con el objeto de transformarlo en otros tipos de productos.

La totalidad de los aportes e importaciones ingresan al sistema construido de acuerdo a ciertas especificaciones donde ocurren las transformaciones y procesos correspondientes a la arquitectura del modelo y a las características del manejo aplicado. La calidad del funcionamiento es el resultado de la modelación, arquitectura y manejo del sistema. Por muy buena que sea la modelación, si la construcción del modelo es inadecuada y el manejo ineficiente, el resultado es un funcionamiento defectuoso.

Los egresos del sistema ecológico son de la más variada naturaleza, pero con un criterio utilitario pueden ser clasificados en productos y subproductos. El análisis del sistema requiere, en cambio, un criterio más objetivo y una clasificación de acuerdo a sus características. Nos referimos a los siguientes: granos, raíces, hojas, savia, madera, corteza, leña, huesos, piel, músculo, grasa, vísceras, guano, agua, partículas de suelo, iones, energía luminosa, energía térmica, oxígeno, anhídrido carbónico, agua y otros.

De todos los productos enumerados, algunos son de mayor interés que otros y tienen, a su vez, un mayor valor específico. Todos ellos, aunque no sean de interés o valor local son de importancia al nivel de la biósfera. Desde el punto de vista silvoagropecuario, el mayor interés se centra generalmente en la producción de tejido vegetal y animal, aunque puede serlo también el agua o algún otro elemento mineral (Figura VII-1).

En el cálculo del funcionamiento del sistema interesa determinar los costos de operación en términos de la energía y de la materia empleadas. Ambos pueden ser conjugados en un común denominador de energía, puesto que la producción de recursos se hace a expensas de la energía.

Los altos rendimientos de un cultivo o ecocultivo en un lugar, se logran estableciendo el ajuste adecuado con el medio. El rango de las posibles transformaciones ambientales hasta optimizar el funcionamiento del ecosistema y de los requerimientos específicos de la fitocenosis, se puede lograr en cualquier ambiente. Pero a la vez ocurre que el esfuerzo requerido para lograr la transformación puede ser tan alto que haga aconsejable establecer otros cultivos o biocenosis con límites de tolerancia o requerimientos diferentes.

Siempre que se analice las transformaciones ecotópicas necesarias para optimizar el funcionamiento y maximizar la productividad por unidad de superficie debe, simultáneamente, enfocarse el problema desde el ángulo opuesto. En lugar de adaptar el ambiente al cultivo, frecuentemente es preferible adaptar el cultivo al ambiente. Ello puede lograrse a través de cultivos

Figura VII-1. *Esquema general del funcionamiento del ecosistema.*

de formas vitales diferentes, que requieran otras modalidades de manejo, o simplemente de especies y variedades que se adapten a otros ecotopos.

La resultante de establecer biocenosis bien adaptadas al ecotopo y de transformar algunos de los factores ecotópicos hasta inducir la optimización del cultivo es, lo que en términos ecológicos, corresponde a una buena agricultura, ganadería y silvicultura. Bajo tales circunstancias, la diferencia entre el esfuerzo de funcionamiento ecotópico y la resultante cuantificada a través de su efecto sobre la biocenosis, se maximiza.

A menudo, se trata obcecadamente de modificar el medio sin considerar que la solución más ventajosa reside en la modificación de la biocenosis; en reemplazar cultivos y modelos malamente adaptados por otros que desde el punto de vista antropogénicos correspondan en su tolerancia a la magnitud de los factores del ecotopo.

Las causas de los bajos rendimientos de los cultivos pueden ser muy complejas y de naturaleza muy variada. Solamente algunos de los factores son modificables en la práctica. Bórquez *et al.*, (1970) hacen un resumen de las principales deficiencias que presenta el cultivo del trigo y las analiza en detalle, dando al mismo tiempo recomendaciones para su corrección. Las principales categorías de deficiencias son análogas a las de otros cultivos. Se cita las siguientes:

Mala elección de la variedad que se va a sembrar.
Malas prácticas de abonadura.
Siembras tardías, especialmente en los suelos de secano.
Mala preparación de los barbechos e inadecuada cama de semilla.
Mala calidad de la semilla.
Siembra al voleo, lo que provoca mala distribución de la semilla y ubicación de fertilizantes.
Escaso o ningún control de malezas.
Cosecha tardía.

Las opiniones y el método que se siga al diagnosticar las causales de los bajos rendimientos de los cultivos pueden ser muy diversas entre los especialistas y a través de épocas diferentes. Cruz (1932) mencionaba a las siguientes:

aplicación de fertilizantes,
selección de semillas,
preparación de suelos.

Durante los últimos años se ha comprendido que los problemas de productividad de un cultivo son principalmente de naturaleza ecológica. Gacitúa (1950), luego de varios años de estudios del cultivo del maíz llegó a conclusiones interesantes referentes a variedades, pero ignoró las relaciones ecológicas más importantes. Los aspectos relacionados con fertilizantes los menciona indirectamente y las fechas de establecimiento las estudia para conocer la más tardía, pero no busca la función entre la época de siembra y el rendimiento. Sólo las variedades eran importantes en sus estudios.

Posteriormente, INIA (1972) enfocó la investigación en maíz desde un ángulo ecológico. Se analizaron todos los aspectos que pudieran tener relación con el cultivo estudiando aisladamente cada uno de los factores y las interacciones que existen entre ellos. Se estudió y comparó variedades, híbridos, fertilizantes, riego, enfermedades, preparación de suelo, densidad poblacional, valor nutritivo, transpiración, daño de aves, malezas e insectos. El resultado final de dicha etapa de estudio estableció las bases de la regulación de los factores ecotópicos y biocenósicos para alcanzar altos rendimientos.

Los factores que afectan los rendimientos del maíz y su composición química pueden agruparse, según Flynn *et al.* (1957), en cuatro categorías: condiciones climáticas, nivel de nitrógeno en el suelo, densidad de población y elección del híbrido o variedad.

En India y Paquistán (Rockefeller Foundation, 1964) se ha estudiado también los factores ecológicos que inciden en los rendimientos del cultivo concluyéndose que son los siguientes:

Aplicación de dosis fuertes de fertilizantes.
Utilización de variedades de altos rendimientos.
Mejoramiento de la preparación de la cama de semilla y nivelación del suelo con el objeto de mejorar la densidad poblacional y hacer una distribución más uniforme del agua de riego.
Siembra a las profundidades adecuadas, en dosis óptimas, y fechas de plantación adecuadas para cada variedad.
Riego en el momento y forma adecuada para cada variedad.
Control de plagas de malezas, invertebrados y roedores.

Algunos de estos factores son de naturaleza arquitectónica: variedades, cama de semilla, nivelación, densidad poblacional, profundidad de siembra, fecha de plantación y control de malezas y de plagas. El riego y la fertilización son factores reguladores del funcionamiento.

No basta que el cultivo se adapte para aconsejar su difusión. La elección del cultivo se hace considerando varios aspectos, algunos de los cuales son ajenos al cultivo mismo. Las necesidades del país, para consumo interno o de exportación, es uno de los factores de mayor importancia, pues no tiene sentido invertir recursos y esfuerzo en producir cultivos cuya producción no tiene demanda. En segundo lugar se consideran además las disponibilidades de ambientes adecuados para el cultivo y de territorios donde producirlo. Todo ello debe venir acompañado de la capacidad de lograr rendimientos compa-

tibles con la calidad del tejido y con el valor asignado al producto.

El funcionamiento del ecosistema puede evaluarse con diversos parámetros, de acuerdo al objetivo de la productividad y en relación al uso múltiple del sistema. Las modalidades de manejo y funcionamiento que se apliquen y las modificaciones a los factores ambientales, persiguen como objetivo final mejorar la eficiencia de funcionamiento y la productividad del sistema.

Esta última es el parámetro integrador del ecosistema y corresponde a la variable dependiente del funcionamiento dentro de la arquitectura del modelo. Cada uno de los parámetros ecosistémicos debe ser considerado holocenósicamente dentro de este contexto.

Es difícil, en casos muy complejos, determinar la productividad de un ecosistema. En el caso de los pastizales, por ejemplo, su productividad no se evalúa en un momento determinado, sino que puede ser la suma de dos o más cosechas o bien el proceso continuado de cosecha durante todo un ciclo de crecimiento. Otro problema que dificulta la evaluación de la productividad es que la cosecha es frecuentemente biológica, realizada por el animal mismo, y no se dispone con frecuencia de la información adecuada para evaluar la productividad primaria del pastizal (Burdick, 1957).

Esta puede interpretarse utilizándose diversos parámetros. Castle (1955) los ha agrupado en varias categorías:

Composición botánica.
Cantidad de forraje.
Días de pastoreo.
Producto animal.
Unidades standard de alimento.
Reemplazo de alimento.
Retornos monetarios.
Análisis bioquímico.

La productividad del pastizal debe relacionarse con la utilización por animales de pastoreo, a pesar de las dificultades que ello presenta. Los diversos individuos reaccionan diferentemente, sus preferencias son también diferentes, la ingestión diaria de forraje y la conversión individual de forraje a ganancia varía entre animales de acuerdo a su raza, especie, etapa de desarrollo, época del año y otras variables ambientales (Burdick, 1957).

En cultivos agrícolas, forrajeros o silvícolas el problema de la cuantificación de la productividad no es tan compleja. En bosques naturales, estuarios y en general en los ecocultivos el problema puede ser más complejo pues los cauces de canalización de la productividad son de mayor diversificación y, a menudo, sus parámetros son de difícil medición.

Los resultados experimentales de rendimiento de un cultivo creciendo en alguna gradiente ambiental de variada naturaleza, permiten calcular la regresión múltiple entre la productividad del cultivo y el medio donde se desarrolla. INIA (1972) presenta los resultados de un estudio seriado en trigo que cubrió desde Aconcagua a Curicó. En el estudio se midieron 42 factores y se calculó la correlación entre ellos. Otro estudio análogo se hizo con el maíz. Los estudios seriados permiten obtener información que, en forma aislada, es muy difícil de lograr. Del estudio de trigo se desprendió que era posible lograr resultados que permitieran:

Estimar la respuesta a varios nutrientes incluyendo su interacción.

Conocer y cuantificar la respuesta de los factores edáficos de tal manera que sea posible cuantificar el efecto, las necesidades específicas de fertilizantes y desarrollar una ecuación general de rendimiento.

Este tipo de estudios permite además correlacionar los análisis de suelo con el efecto de los fertilizantes en el rendimiento.

En una serie de 102 experimentos con fertilización de nitrógeno y fósforo, desde Aconcagua a Malleco, se trató de calcular las funciones de producción. Se aplicaron cinco dosis de nitrógeno y cinco de fósforo. Paralelamente se midió las disponibilidades de nutrientes antes de la siembra, pH, porcentaje de materia orgánica, conductividad eléctrica, carbonatos, textura, potasio, calcio, magnesio, capacidad de intercambio y aluminio extractable. Se midieron, además, algunas características morfológicas del suelo tales como profundidad de los distintos horizontes, profundidad del suelo y clase de drenaje. Asimismo se midieron algunas características del sitio tales como ubicación, altitud, pendiente, precipitación y finalmente los factores de manejo del cultivo entre los que se incluyen fecha de siembra, lapso entre la primera y última labor y disponibilidades de agua en el suelo (INIA, 1972).

Los resultados que se analizaron por regresión múltiple, se hizo en tres etapas. En la primera se ajustó cada experimento a un modelo polinomial de segundo grado que permitio describir la respuesta a los fertilizantes y calcular la significación estadística. En la segunda se calculó la matriz de correlación entre parámetros del modelo polinomial de cada experimento y de cada sitio. A través de ello fue posible conocer cuáles eran los factores de mayor incidencia. En la tercera etapa se propusieron y verificaron varias ecuaciones generalizadas de respuestas que incluyen combinación de factores (Figura VI-2). Como procedimiento, se agregaron y quitaron sucesivamente términos en cada una de las funciones para predecir los rendimientos.

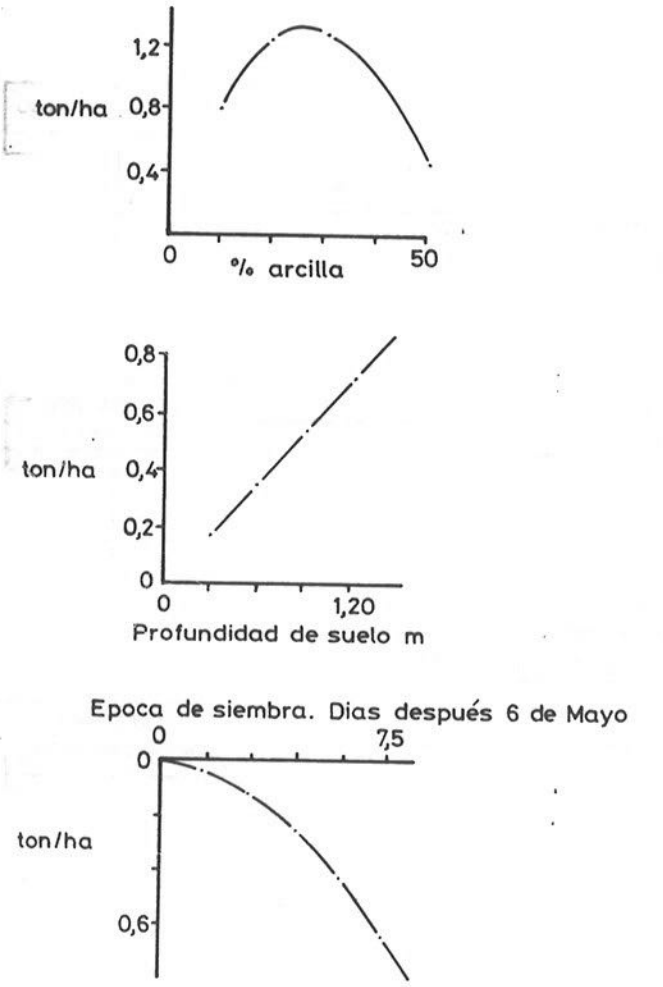


Figura VII-2. *Contribución al rendimiento de algunos factores del suelo y manejo del cultivo de trigo en el llano central de las provincias de Aconcagua a Curicó (INIA, 1972).*

Finalmente, se llegó al modelo polinomial que demostró estar mejor ajustado (INIA, 1972):

$$Y = b_0 + b_1 N + B_{11} N^2 + b_2 P + b_{12} NP$$

donde Y es rendimiento de trigo en qq/ha, N dosis de nitrógeno y P dosis de P_2O_5. El coeficiente b_0 es la magnitud de la ordenada en el origen y corresponde al testigo absoluto observado. Los coeficientes b_1 y b_2 representan la respuesta lineal a N y P respectivamente, en tanto que b_{11} y b_{12} representan la respuesta cuandrática del N y del P aplicados, o sea la tendencia a apartarse de la recta a medida que la dosis de fertilizante aumenta, siendo b_{12} la interacción nitrógeno-fósforo (INIA, 1972).

El ecosistema antropogénico de cultivos constituye una unidad ecológica. Las alteraciones que se recomienden para mejorar su funcionamiento, estructura u ordenamiento, deben ser analizadas en su contexto ecosistémico. Las ecuaciones que se establezcan para describir al sistema, deben ser de valor holocenósico y su funcionamiento ha de comprobarse en igual forma. De allí deriva el valor del enfoque que INIA (1972) le ha dado al estudio del cultivo del trigo y del maíz. En ambos casos se han estudiado simultáneamente y en conjunto decenas de factores de posible incidencia en el cultivo.

El modelo final establece correlaciones entre los parámetros causales de modificaciones en los cultivos. Los parámetros que demuestran no estar correlacionados con la productividad del sistema, se eliminan del modelo que define su funcionamiento. La relación matemática final debe ser aquella que optimice la descripción de la relación entre las causas múltiples y el efecto en la productividad, calidad y estabilidad del sistema.

En la Figura VII-3 se presenta un diagrama de las relaciones ecológicas y de manejo del agrosistema. En el costado izquierdo aparecen los componentes del ecosistema donde se incluye la comunidad animal o zoocenosis y la vegetal o fitocenosis, las que en conjunto integran la biocenosis. Se incluyen además los recursos y el hábitat como componentes abióticos del ecotopo. Además del ecosistema original mismo, intervienen los factores de producción del cultivo, que son aquellos en que el hombre interviene directa o indirectamente. Fuera de ello, se incluye la adición de recursos y de elementos modificadores del hábitat. El conjunto de acciones, reacciones y coacciones regula la productividad del agrosistema. La organización y manejo arquitectónico regulan el tipo de intervención que se ejerce sobre el sistema.

El aporte hídrico natural del sistema ocurre principalmente a través de la precipitación. La precipitación efectiva o índice pluviométrico corresponde aproximadamente al agua aprovechable por las plantas. Puede ser calculada siguiéndose el procedimiento de cálculo de los varios autores, discutidos en el estudio de Di Castri y Hajek (1961).

Indice de aridez de Martone:

$$\text{Indice mensual} = \frac{P}{T + 10}$$

$$\text{Indice anual} = \frac{P}{T + 10} \cdot 12$$

donde P = precipitación media anual o mensual en mm

T = temperatura media anual o mensual en °C

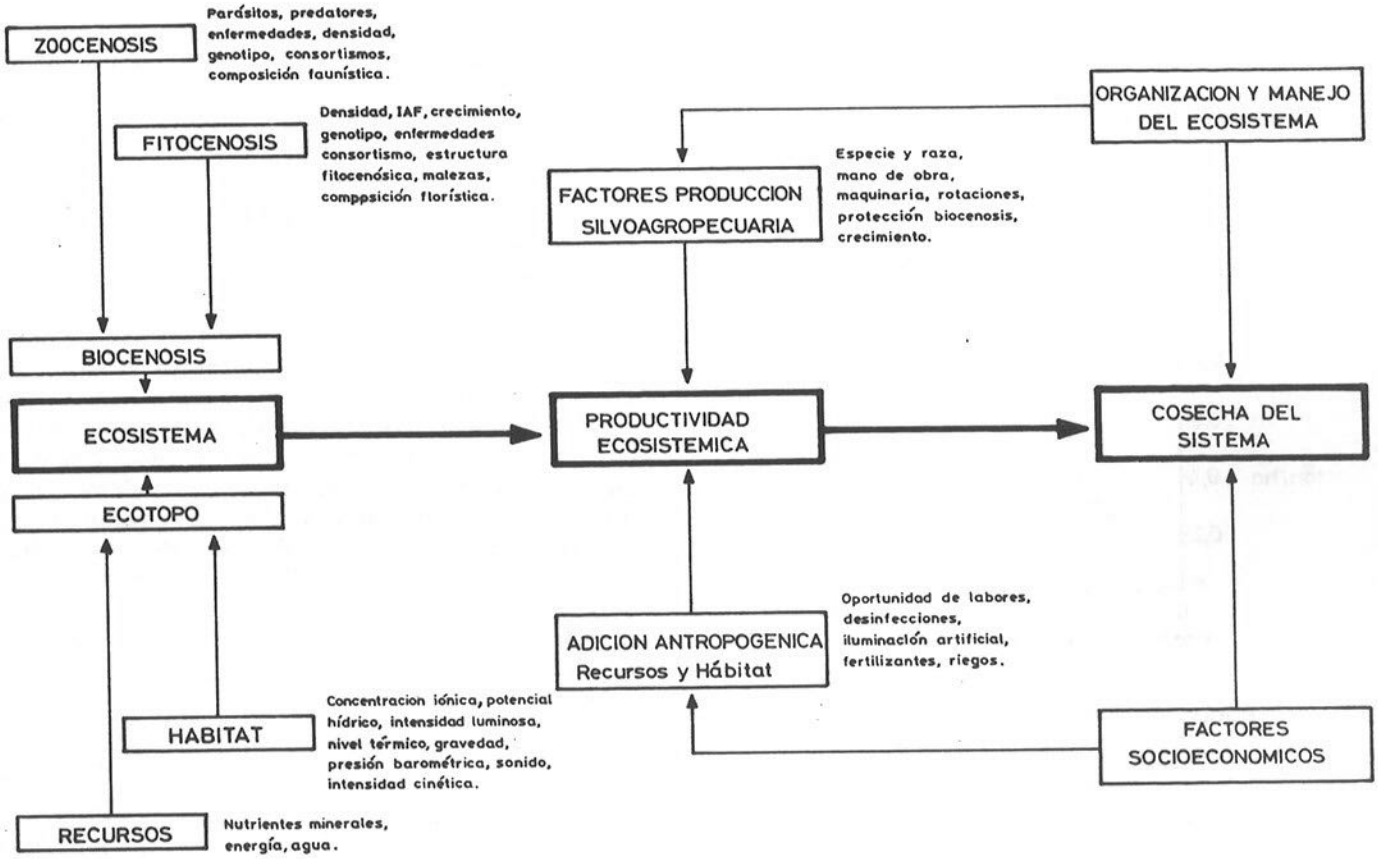


Figura VII-3. *Esquema de las relaciones entre el ecosistema silvoagropecuario y los factores reguladores de la productividad.*

Coeficiente de Emberger (Q) :

$$Q = \frac{P}{\frac{M+m}{2}(M - m)}$$

donde: M = temperatura máxima-media de meses más calurosos en °C
m = temperatura mínima-media del mes más frío en °C
p = precipitación media anual en mm

La duración del período o estación de crecimiento se puede calcular según los mismos autores de la siguiente forma:

Período de potencialidad térmica vegetativa (N)

$$N = 12\,\frac{M - 10}{M - m}$$

donde: M = temperatura media del mes más calurosa en °C
m = temperatura media del mes más frío en °C

Período de aridez:
número de meses con índice de aridez mensual de Martone inferior a 20.

El índice mensual de precipitación efectiva de Thornthwaite (PE) corresponde a:

$$PE = \left(\frac{P}{T - 10}\right)^{\frac{10}{9}}$$

donde: P = la precipitación en pulgadas y
T = la temperatura media mensual en °F

Indice anual de PE = Σ PE

El índice mensual de temperatura efectiva corresponde a:

$$TE = \frac{\Sigma(T - 32)}{4}$$

Para cada mes se sustrae de la temperatura media 32° F. Luego se divide por 4 para hacerlo equivalente a los índices de precipitación. Luego se suman los valores de los 12 meses.

Indice anual de TE = ΣTE

De acuerdo a la humedad, los climas se clasifican en las siguientes categorías (Figura VII-4):

	PE
Superhúmedos	>128
Húmedo	64 - 128
Subhúmedo	32-64
Semiárido	16-32
Subhúmedo	32-64
Semiárido	16-32
Arido	<16

De acuerdo a la temperatura se clasifican en:

	TE
Macrotermal	>128
Mesotermal	64-128
Microtermal	32-64
Taiga	16-32
Tundra	0-16
Hielo perpetuo	0

Balance hídrico

La canalización y cuantificación de los aportes y pérdidas hídricas es más compleja que el simple cálculo de los índices de precipitación. El balance general del agua en el sistema se puede presentar por la ecuación (Figura VII-5):

$$P + R = T + E + I \pm S \pm L - M - C \pm \Delta W$$

donde: P = precipitación
R = riego
T = transpiración
E = evaporación
I = intercepción
S = pérdidas o aportes por escurrimiento superficial

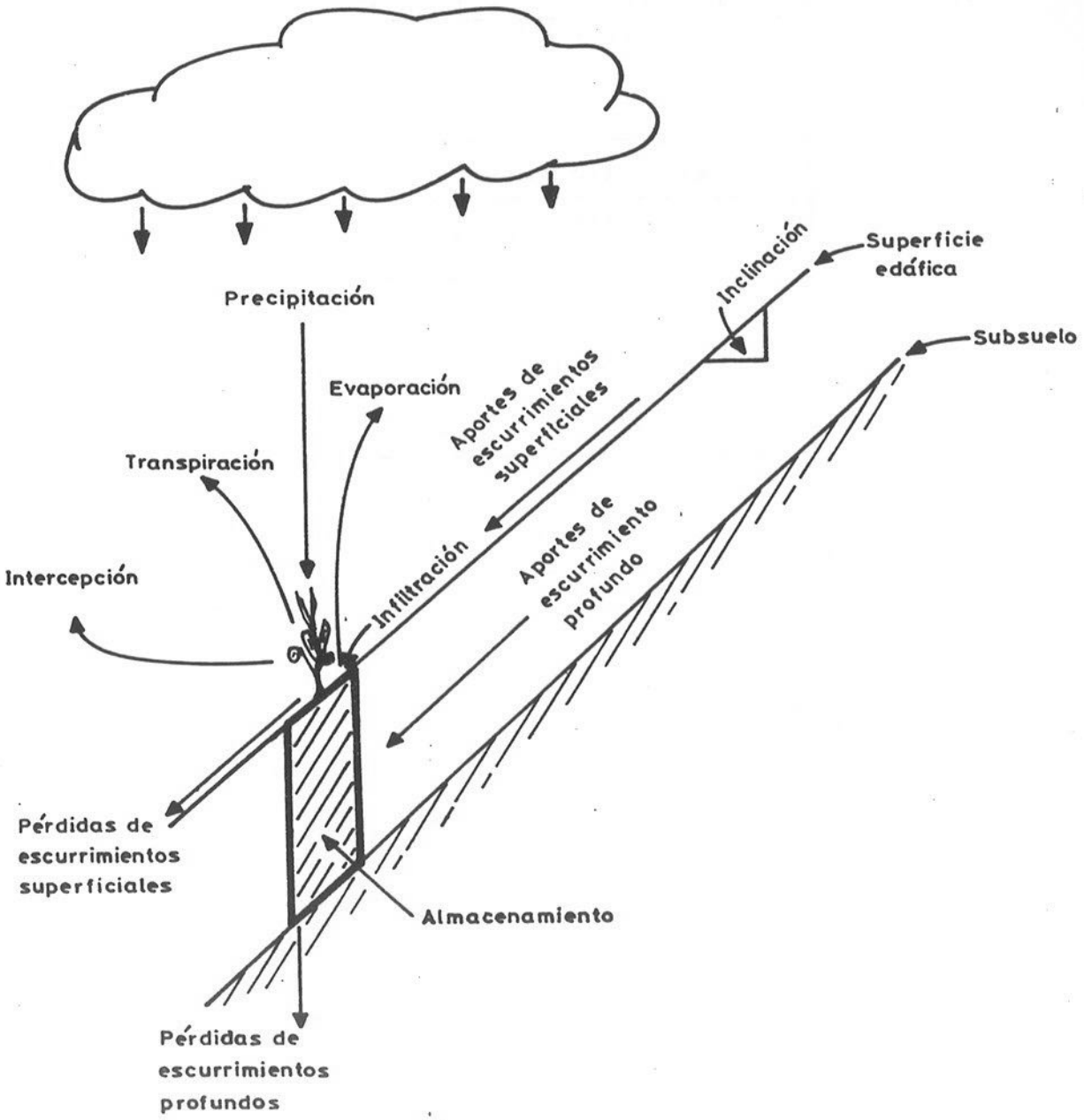
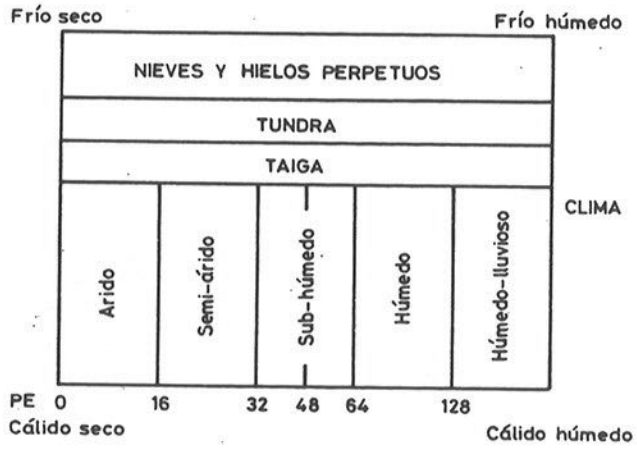
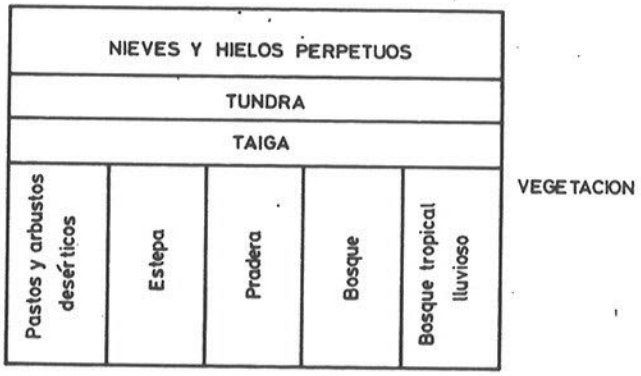


Figura VII-5. *Esquema de los aportes y pérdidas hídricas del ecosistema.*





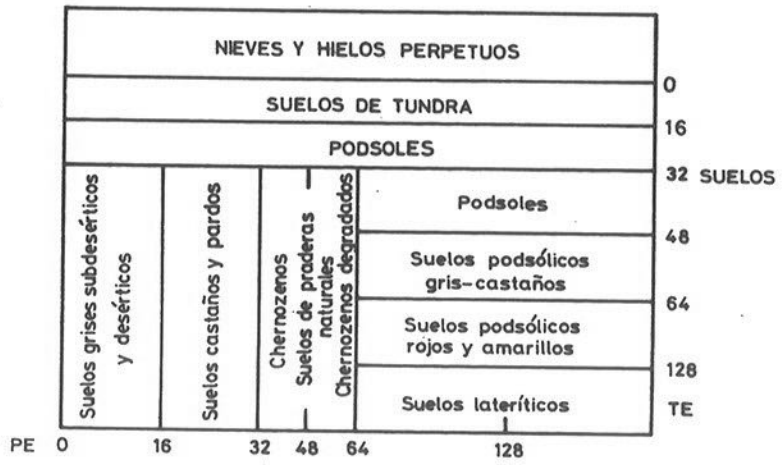


Figura VII-4. *Esquema de la clasificación del clima, suelo y vegetacion, según Thornthwaite (*1948).

L = pérdidas o aportes por escurrimiento profundo
M = agua metabólica
C = condensación, rocío y captación de gotitas
ΔW = diferencia en la cantidad de agua almacenada.

Los mecanismos de aporte hídrico son, por lo tanto, la precipitación, el riego, escurrimiento superficial, escurrimiento subterráneo, el agua metabólica y la condensación, rocío y captación de las gotitas de agua en suspensión en el aire. Las pérdidas hídricas ocurren por evaporación, transpiración, escurrimiento superficial y escurrimiento profundo. La diferencia entre el aporte y las pérdidas hídricas al sistema se expresa en las diferencias en el contenido de humedad del sustrato y de la biocenosis.

Si se considera, por ejemplo, a una zona árida donde la precipitación sea de 300 mm al año, el agua recibida corresponde a 3.000 m^3 por hectárea (Keller, 1971). La transpiración de las diversas especies estudiadas por Briggs y Shantz (1914) por Shantz y Piemeisel (1927) y McGuinnies y Arnold (1939), fluctúa en promedio entre un rango de 300 y 1000 veces superior a la biomasa producida. Algunos grupos de plantas son más eficientes en la utilización del agua que otros, además de que en épocas diferentes del año su utilización también varía. Si la relación entre agua transpirada y biomasa producida se mantiene en 800 kg de agua por kg de biomasa se tiene que los 3.000.000 de litros de agua deberían producir 3.750 kg/ha. La productividad media en estas regiones es de sólo 450 kg/ha (Keller, 1971), lo cual corresponde sólo a un octavo de su potencial. Esto significa que sólo un 12,5% del agua aprovechable, o su equivalente que corresponde a 38 mm, son realmente utilizados en la producción de materia seca.

Las pérdidas hídricas ocurren por cuatro cauces principales:

transpirada por la vegetación menos deseable.
pérdida por escurrimiento superficial,
pérdida por percolación profunda, y
pérdida por evaporación desde el suelo o la vegetación.

Las pérdidas debido a escurrimiento superficial o a infiltración profunda varían de un lugar a otro, como asimismo los aportes debido al escurrimiento superficial y profundo de biomas contiguos. Es por ello que las fitocenosis y cultivos ubicados en depresiones del terreno, a pesar de estar bajo las mismas isoyetas que las biomas de laderas, se encuentran en zonas de aridez diferentes pues los aportes y pérdidas hídricas producen, en el caso de las depresiones, un balance final más elevado.

El escurrimiento superficial de una cuenca, luego de recibida una cierta cantidad de precipitación se ajusta a la ecuación:

$$Q = \frac{(P - 0{,}25\,S)^2}{P + 0{,}8\,S}$$

donde: Q es el escurrimiento en mm
P es la precipitación en mm
S es un factor de la cuenca que está relacionado con sus características infiltración (Soil Conservation Service, 1972).

$$W = \frac{25.000}{250 + S}$$

donde: W es el número de la curva de escurrimiento o índice de la cuenca, que depende del tipo de suelo, condición hidrológica, cubierta y contenido de humedad inicial.

El poceo de la superficie del suelo en ecosistemas naturales eleva la tasa de infiltración y la capacidad sustentadora del sistema y el efecto del tratamiento se prolonga por períodos largos de tiempo (Rauzi y Lang, 1956). La productividad de un pastizal sometido a poceo sobrepasó entre un 32% y 68% al no tratado (Lang, 1958) y las características físicas y químicas del suelo también mejoraron (Soiseth, Wight y Aase, 1974).

Las pérdidas por transpiración de la vegetación indeseable en un ecosistema de pastizal con 300 mm de precipitación al año, pueden estimarse en promedio como equivalente entre 13 mm a 25 mm al año. Las cifras del escurrimiento superficial son en extremo variables pero, en promedio, corresponderían a 13 mm al año, aunque valores más realistas serían de 25 mm. Las pérdidas por percolación profunda, aunque variables en extremo de una pradera a otra, no serían superiores a 13 mm al año. El resto de las pérdidas corresponde a evaporación, lo cual totaliza 200 mm (Cuadro VI-1).

El agua, a pesar de ser un recurso material, su balance debe ser estudiado en conjunto con el de la energía. Las pérdidas hídricas desde el sistema por transpiración, evaporación y escurrimiento requieren diferencias de potenciales, diferencias que se producen al generarse potenciales hídricos diferentes en el sistema.

La energía disponible para la evapotranspiración puede ser calculada en el balance energético (Penman, 1963), de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$R_n = LE + A + S + P + R$$

Cuadro VII-1. *Balance teórico del agua en un ecosistema de pastizal con 300 mm de precipitación anual, según valores de Keller (1971).*

Fuente	*Cantidad*	*Proporción*
Estímulos	mm	%
Precipitación	300	100
Respuestas		
Transpiración sinusias útiles (pastizal)	38	12,5
Transpiración sinusias indeseables	13-25	8,3
Escurrimiento superficial	13-25	8,2
Percolación profunda	13	4,3
Evaporación	200	66,7
Total		100,0

donde:

R_n = radiación neta
LE = calor latente de evaporación que es igual a 585 cal/g de agua
A = transferencia de calor al aire
S = almacenamiento de calor en el suelo y vegetación
P = fotosíntesis. Energía
R = respiración. Energía.

La energía calórica del sistema y su flujo son responsables de un alto porcentaje de las pérdidas. El escurrimiento superficial ocurre, en cambio, debido a diferencias en energía potencial que puede ser liberada al descender en el perfil o en la pendiente.

Los índices de precipitación efectiva ya citados u otra diversidad de índices que se encuentra en la literatura, consideran tanto a la precipitación y otros aportes de agua como a algunos parámetros energéticos, especialmente a la temperatura. El poder desecante de la atmósfera considera también la diferencia de potencial en el sistema suelo-planta-atmósfera.

Rozenzweig (1968) correlacionó la evapotranspiración real con la productividad neta de la parte aérea del sistema y encontró que se ajusta a la siguiente ecuación:

$$\text{Log}_{10}\,\text{PNPA} = (1{,}66 \pm 0{,}27)\,\text{Log}_{10}\,\text{ER} - (1{,}66 \pm 0{,}07)$$

donde ER es la evapotranspiración real y PNPA es la productividad neta de la parte aérea de la fitocenosis (Figura VII-6 y Cuadro VII-2). La evapotranspiración real es inversa al aporte hídrico. En sistemas naturales de secano (Sellers, 1965):

ER = Precipitación − (Escurrimiento superficial + Percolación profunda)

Una de las fuentes principales de pérdida de los aportes hídricos debido a las precipitaciones es por la intercepción de la fitocenosis (Law, 1958; Rone y Hendrix, 1951 y Kontorshikov y Eremina, 1963). Intercepción es la habilidad de la vegetación para colectar y retener la precipitación (Cuadro VII-3). Una de las ecuaciones propuestas para calcular la intercepción es la de Horton, que establece lo siguiente:

$$I = C + et$$

donde: I = pérdida por intercepción para una tormenta dada
C = capacidad de intercepción de la cubierta vegetal
e = tasa promedio de evaporación durante la tormenta
t = tiempo de duración de la tormenta

El cálculo de la intercepción (I) puede hacerse de manera directa, lo cual suele ser más exacto, aunque representa un mayor esfuerzo. La forma

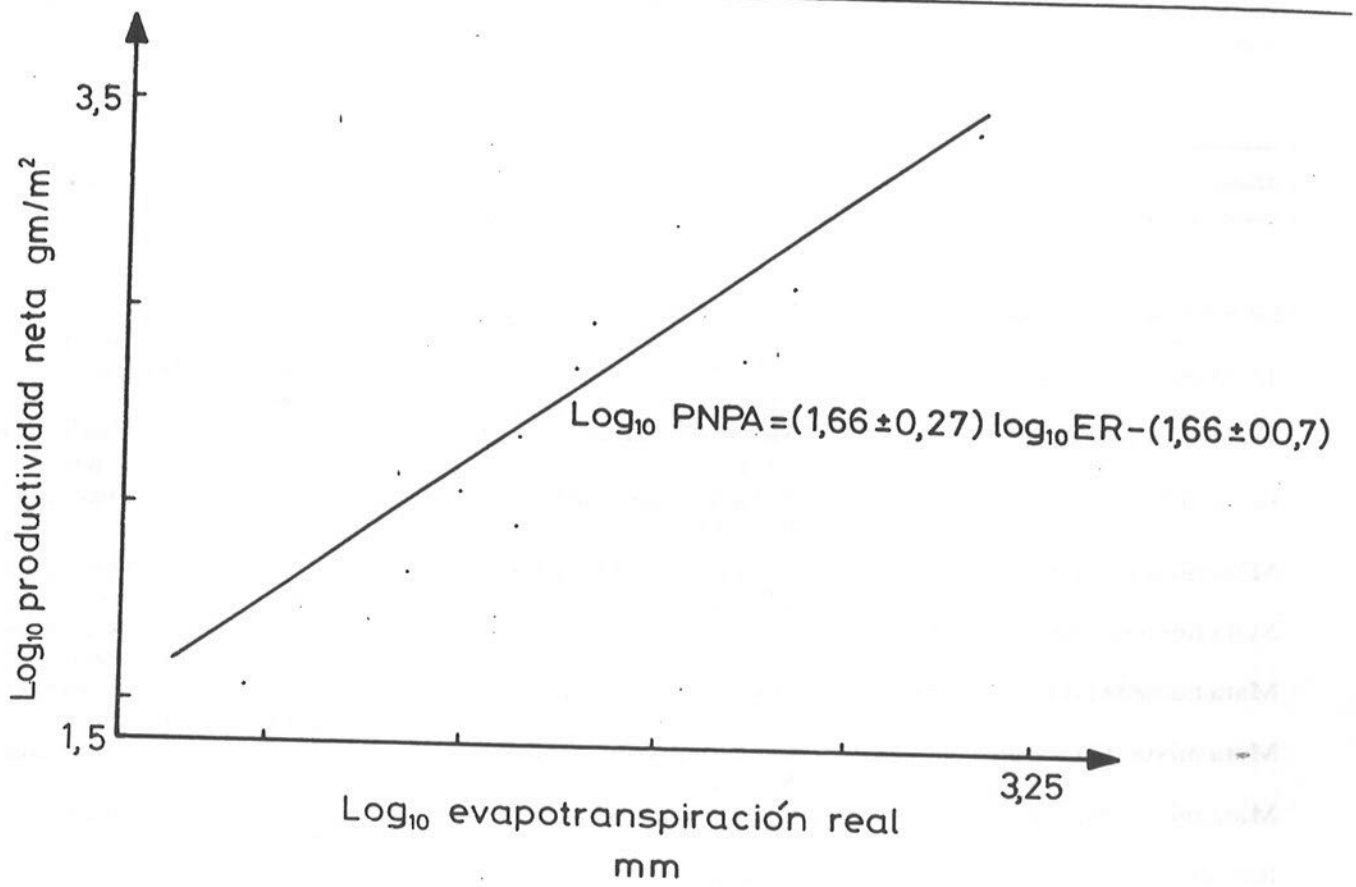


Figura VII-6. *Relación entre la evapotranspiración real (ER) y la productividad aérea neta (PNPA) según Rosenweig*, 1968).

habitual de hacerlo es medir la precipitación sobre la cubierta vegetal con un pluviómetro (R), la precipitación registrada bajo la copa vegetal, es decir la que cae al suelo $(Rg)_2$ y el flujo por el tallo (S):

$$I = R - (Rg + S)$$

La precipitación neta (Pn), es decir, la precipitación total menos la intercepción fue ajustada por Johnston (1971), a la siguiente ecuación:

$$Rg = 0{,}9346\,R - 0{,}016$$

donde: R es la precipitación bruta o total sobre la vegetación

La cantidad total de agua recibida en un bosque (TW) fue estimada por Collings (1966), de la siguiente forma:

$$TW = 0{,}87\,P^{1{,}16} + 0{,}09^{1{,}25}$$

donde P es la precipitación. Si se considera la intercepción por el mantillo, la ecuación modificada corresponde a (Gifford, 1975):

$$TW = 0{,}87P^{1{,}16} + 0{,}09^{1{,}25} - 0{,}03$$

Los valores de los exponentes y coeficientes pueden variar de acuerdo a la biocenosis y al ecotopo.

La cantidad de partículas cosechadas como sedimentos de lluvia es equivalente a:

$$A = 95\,(q_P + Q)^{0{,}56}\,KCPLS$$

donde: S es la cosecha de sedimentos, en toneladas
Q es volúmen de escurrimiento superficial, acre-pie
q_P flujo máximo en pies cúbicos por segundo
K factor de erobilidad del suelo
C factor de manejo del cultivo
P factor de control de erosión
LS longitud de la pendiente y factor gradiente (Fogel, 1975).

Cuadro VII-2. *Valores utilizados por Rosenzweig (1968) en la regresión de productividad, según varias fuentes.*

Medio	*Lugar*	*Log_{10} PNPA*	*Log_{10} ER*	*Referencia*
Desierto de *Larrea divaricata*	Nye, Nevada EE.UU.	1,60	2,10	Odum, 1959
Tundra ártica húmeda	Cabo Thompson, Alaska, EE.UU.	2,16 2,16	2,30 2,37	Rickard, 1962
Tundra alpina húmeda	Monte Washington, N.H. EE.UU.			Hadley y Bliss, 1964
Pradera de pastos altos	Norman, Oklahoma, EE.UU.	2,75	2,79	Penfound, 1964
Mata húmeda (*Leiophyllum)*	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	2,66	2,58	Whittaker, 1963
Mata húmeda *(Rhododendron)*	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	2,61	2,58	Whittaker, 1963
Mata húmeda (*Rhododendron*)	Great Smoky Mts., Tenn. EE. UU.	2,69	2,58	Whittaker, 1963
Mata mixta (Cumbre)	Great Smoky Mts., Tenn., EE.UU.	2,58	2,78	Whittaker, 1963
Mata mixta (Rocoso)	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	2,80	2,69	Whittaker, 1963
Bosque de arce y haya	Toronto, Ontario, Canadá	2,98	2,75	Bray, 1964
Bosque secundario tropical	Kade, Gana	3,34	3,09	Nye, 1961
Bosque tropical	Yangambi, Leopoldville, Congo	3,46	3,12	Bartholomew, Meyer y Laudelout, 1953
Dunas arenosas del desierto frío	Rexburg, Idaho, EE.UU.	2,24	2,34	Pearson, 1966
Encinar	Oak-Ridge, Tenn. EE.UU.	3,08	2,92	Whittaker, 1966
Bromus tectorum (Gramínea anual de resiembra)	Hanford, Wash. EE.UU.	2,01	2,25	Rickard, 1962
Bosque de coníferas	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU	2,75	2,61	Whittaker, 1966
Bosque de coníferas (Mt. Mingus)	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	2,97	2,68	Whittaker, 1966
Bosque de coníferas (Mt. Collins)	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	3,01	2,64	Whittaker, 1966
Bosque de haya	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	2,96	2,96	Whittaker 1966
Bosque de haya	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	2,82	2,69	Whittaker, 1966
Bosque mixto	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	3,07	2,82	Whittaker, 1966
Bosque de depresión superior	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	3,04	2,74	Whittaker 1966
Bosque deciduo de depresión superior	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	3,09	2,85	Whittaker, 1966
Bosque mixto de árboles-arbustos	Great Smoky Mts., Tenn. EE.UU.	3,01	2,75	Whittaker, 1966

Cuadro VII-3. *Algunos valores de intercepción de la precipitación registrados en condiciones diversas, según varias fuentes.*

Vegetación	*Referencia*	*Capacidad de intercepción*	*Intercepción de la precipitación*
		mm	%
Alfalfa	U.S. Dept. Agr. (1941)		35,8
Bosque de encino y pino	Wood, 1937		12,8
Pinus ponderosa	Connoughton, 1934		31,7
Populus tremuloides (sin hojas)			7,0
Populus tremuloides	Dunford y Niederhof, 1944		15,7
Populus tremuloides	Johnston, 1971	35,75	10,3
Juniperus osteosperma	Skau, 1964		17,0
Matorral	Townsend, 1966	0,25-1,75	
Matorral	Hamilton y Rowe, 1949		8,0
Adenostoma fasciculatum	Hicks, 1943	1,25-1,50	
Cercocarpus ledifolius	Hicks, 1943	1,00	
Maíz	U.S. Dept. Agric. (1941)		15,5
Andropogon gerardi	Clark, 1940	2,30	
Lolium multiflorum	Corbett y Crouse, 1968	0,25-5,00	
Agropyron elongatum	Corbett y Crouse, 1968	0,25-5,00	
Gramíneas naturales	Kantorshikov y Eremina		32,00
Mantillo de gramíneas	Corbett y Crouse, 1968		2-5
Mantillo de chaparral	Kittredge, 1939	1,00-7,25	
Gramíneas	Corbett y Crouse, 1968		5-14
Matorral	Corbett y Crouse, 1968		9-20
Mantillo de gramíneas	Corbett y Crouse, 1968		2-9
Fréjol soya	U.S. Dept. Agric. (1941)		14,6
Avena	U.S. Dept. Agric. (1941)		6,8

Meeuwig (1971) estudió la relación existente entre varios parámetros y la erobilidad del ecosistema (Figura VII-7). Aunque la ecuación es de naturaleza empírica, explica bajo circunstancias definidas, el 74% de la varianza del logaritmo de la erosión.

La ecuación resultante corresponde a:

$$y = -0{,}6935 - 6{,}456A^3 + 17{,}483A^5 - 12{,}403A^6 - 0{,}0582A^3L + 0{,}0306g - 0{,}0217A^3G + 8{,}12C - 10{,}59C^2 - 8{,}45M + 0{,}651M/C - 1{,}38CD + 35{,}48M^2D$$

donde:
- A es la proporción de la superficie edáfica cubierta por plantas o mantillo, siendo equivalente a la proporción del suelo protegido del impacto directo de las gotas de agua
- L peso seco del mantillo en libras por miliacre
- G pendiente en porcentaje
- C es la proporción de arcilla de la pulgada superficial de suelo
- D es la proporción de arena de la pulgada superficial de suelo

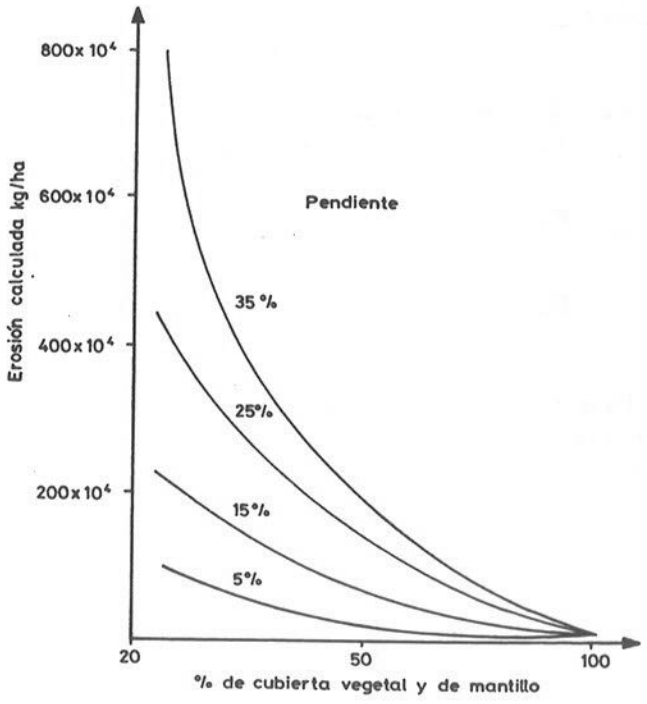


Figura VII-7. *Erosión calculada en función de la gradiente de la ladera y porcentaje de superficie edáfica cubierta de vegetación y mantillo (Meeuwig, 1971), dejándose fija la arcilla, arena y materia orgánica del suelo.*

M es la proporción de materia orgánica de la pulgada superficial de suelo
Y es la variable dependiente y corresponde al logaritmo del peso del material erosionado, expresado en libras por miliacre.

La ecuación descrita en los párrafos anteriores fue calculada para 460 parcelas de un miliacre ubicadas en sectores diversos que recibieron una precipitación simulada de 125 mm por hora durante 30 minutos.

Los suelos más erosionables de acuerdo a la ecuación, son aquellos con un alto contenido de arcilla y bajo contenido de arena y de materia orgánica. Las combinaciones menos erosionables son:

—Alto contenido de arcilla, bajo de arena y alto de materia orgánica.
—Bajo contenido de arcilla, alto de arena y bajo de materia orgánica.
—Bajo contenido de arcilla y arena, y cualquier contenido de materia orgánica.

Aparentemente, la generalización que un alto contenido de materia orgánica favorece la estabilidad del suelo no es totalmente válida; pues en suelos muy arenosos es posible que la erodibilidad aumente al aumentar la materia orgánica.

La cantidad de agua perdida en forma de vapor desde una superficie, es proporcional a la diferencia de presión de vapor, de acuerdo a la ley de Dalton:

$$E = C(P_w - P_a)$$

donde: E = evaporación en mm por día
C = constante que depende de varios factores ecosistémicos
P_w = máxima presión de vapor superficie evaporante
P_a = presión de vapor del aire que rodea a la biocenosis y ecotopo (Branson, Gifford y Owen, 1972).

Una forma de determinar la evapotranspiración es a través de la ecuación de Eisenlohr (1966) que establece lo siguiente:

$$ET = N(M(e_o - e_a))$$

donde: ET es la evapotranspiración
N es un coeficiente experimental del área
M velocidad del viento
e_o presión de vapor en saturación en la temperatura de la superficie.
e_a presión de vapor del aire

La tasa de transpiración disminuye a medida que el potencial hídrico de la planta o del suelo disminuye (Figura VII-8). Tanto las especies mesófitas (Slatyer, 1956 y 1957) como las hidrófitas (Morre, White y Caldewell, 1972) disminuyen su tasa de transpiración al reducirse el potencial hídrico del suelo, lo cual ocurre incluso entre −1 y −15 bares (Gavande y Taylor, 1967, Babaloa, Boersma y Youngberg, 1967). Esta relación se encontró en un estudio (Palmer, Trickett y Linacre, 1964), que sigue una relación rectilínea entre el logaritmo del potencial hídrico del suelo y la tasa de transpiración.

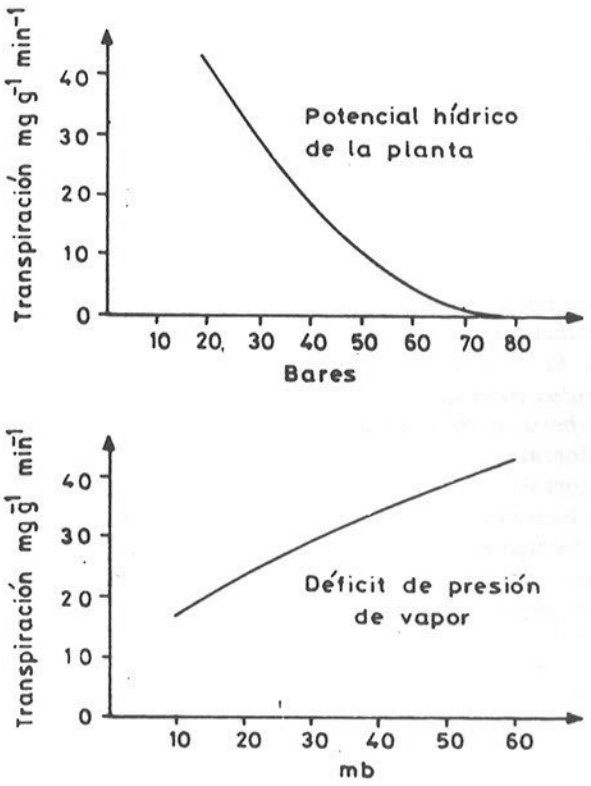


Figura VII-8. *Transpiración de* Eurotia lanata *en función del potencial hídrico de la planta (gráfico superior) y del déficit de presión de vapor de la atmósfera (gráfico inferior), según Moore, White y Caldwell, 1972.*

A menudo se han buscado especies capaces de resistir en mayor grado las condiciones de aridez que pudieran existir en algún medio determinado. Afanosamente se pretende lograr producir variedades de cultivos, de pastizales y arbóreas, capaces de sobrevivir y producir cantidades mayores de materia seca en ambientes áridos y semiáridos. Independientemente de algunos logros modestos que pudieran lograrse en este campo, se trata de ignorar la relación entre el proceso termodinámico de pérdida hídrica y el del intercambio gaseoso del CO_2 necesario para la fotosíntesis. Una mayor resistencia a la sequía significa simultáneamente condiciones menos favorables para la producción, y por ende, menor productividad

(Figura VII-9). En la práctica se debe buscar introducirle a la planta tanta resistencia a la sequía como sea requerida para sobrevivir en el medio, de manera que, además de sobrevivir sea capaz de producir al máximo (Cuadro VII-4). Organismos con mayor resistencia a la sequía que los requerimientos del medio presentan productividades menores que su potencial (Levitt, 1963).

Eficiencia

No basta, sin embargo, sólo conocer la productividad neta del sistema, sino que es necesario también determinar la proporción de la biomasa neta producida que puede ser canalizable, hacia el hombre y la calidad y valor y de esta biomasa. Fundamentalmente es este un problema de la arquitectura del sistema que puede ser modificado dentro de límites restringidos por su manejo y funcionamiento.

No todos los estudios han demostrado que existe una correlación muy estrecha entre la precipitación del lugar y su productividad, pero algunos lo confirman. Hutchinson y Stewart (1953) demostraron que existe una estrecha correlación entre la precipitación y la productividad de forraje en la región pratense intermontana de Norteamérica (Figura VII-10), como asimismo en otras regiones (Shiflet y Dietz, 1973; Rauzi, 1964; Rogler y Haas, 1947 y Dahl, 1963).

La correlación entre la precipitación anual y la productividad de la fitocenosis puede no ser muy estrecha. Las lluvias que se registran en algunas estaciones del año, debido al estado térmico del sistema y al estado fisiológico de la vegetación, se pierden en forma de evaporación o de escurrimiento. En ciertas épocas, en cambio, existe una correlación estrecha. Puede suponerse, entonces, que la eficiencia de la precipitación en términos de productividad de la fito-

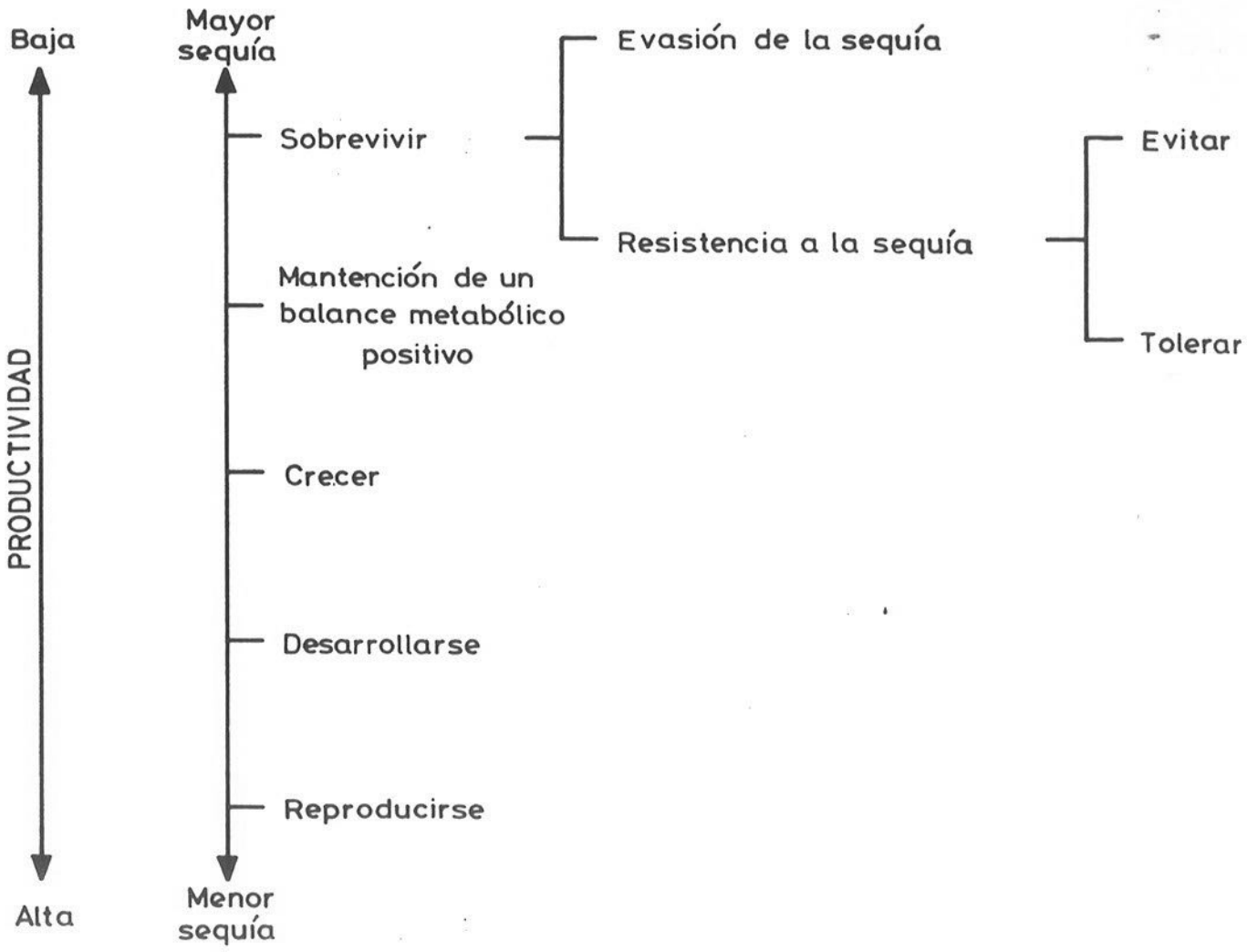


Figura VII-9. *Relación entre resistencia a la sequía y productividad (según Levitt, 1963, modificado).*

Cuadro VII-4. *Resistencia a la sequía de la fitocenosis.*

Naturaleza	*Causas*	*Mecanismo*
Morfológica	Economía de agua	Estomas: ubicación, tamaño y número
		Tallos de menor tamaño
		Cutícula más gruesa e impermeable
		Menor tamaño celular
		Láminas más pequeñas
		Poros intercelulares más pequeños
		Menor tamaño de la planta
		Células de xilema más pequeñas
	Captación de agua	Mayor tamaño radical
		Mayor área ocupada por las raíces
		Mayor superficie radical
		Regeneración radical más rápida
Fisiológica	Economía de agua	Mayor potencial osmótico
		Absición foliar
		Tasa de fotosíntesis
	Mayor eficiencia de uso del agua	Mayor tasa de crecimiento
		Metabolismo crasuláceo
Ecológica	Captación de agua	Epoca de crecimiento
		Dominancia poblacional
		Quiescencia
		Dormancia
		Competencia interespecífica (espaciamiento)
		Composición botánica
		Competencia intraespecífica (espaciamiento)
		Mulches
	Economía hídrica	Infiltración
		Escurrimiento
		Captación de neblinas
		Estratificación radical
		Densidad de siembra
		Crecimiento en época más fría
		Eliminación de malezas
		Relación de tamaño de parte aérea y subterránea
		Indice de área foliar
		Cortinas contraviento
	Suministro	Riego
		Escurrimientos adicionales
		Lluvia artificial

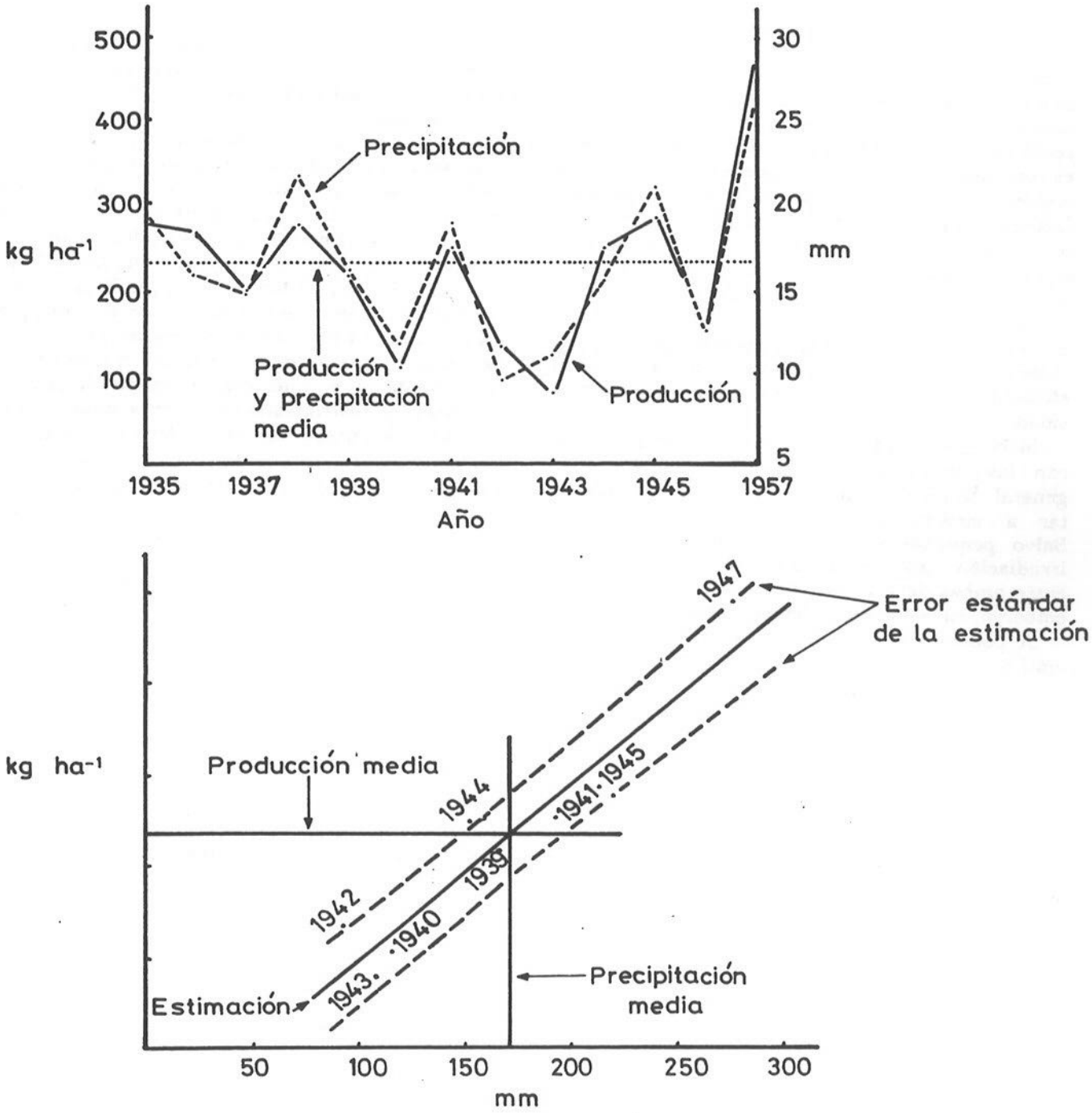


Figura VII-10. *Relación entre la producción de forraje y la precipitación en la región intermontana de Norteamérica, según Hutchings y Stewart (1953).*

cenosis es variable a través del año, siendo en algunas épocas altamente eficiente y en otras desperdiciándose casi en su totalidad.

Se ha dicho que, en general, en zonas áridas existe una correlación positiva entre la precipitación de un lugar y la productividad. Este principio no se aplica necesariamente al comparar localidades diferentes, pues la relación puede ser distinta o estar controlada por otros factores ambientales.

Las disponibilidades de agua pueden ser el factor de adaptación que limite la productividad de los cultivos. En zonas áridas, se presume frecuentemente que la causal reguladora de los rendimientos está centrada en forma directa en las disponibilidades hídricas. La causa mediata puede ser precisamente la escasez del líquido pero que se manifieste a través de otros factores que regulen a la productividad a niveles inferiores.

El rendimiento del trigo en secano debería aumentar a medida que la aridez disminuye y su tendencia debería, por lo tanto, ser la de rendir más de norte a sur del país (Cuadro VII-5). La precipitación indicada en el cuadro no corresponde necesariamente a la media de la zona, pero es un índice aproximado que caracteriza a la región. Los rendimientos del cereal se mantienen casi constantes desde Valparaíso a Chiloé, que se encuentran ubicados entre rangos de precipitación muy amplios, y que fluctúan entre 205 mm y 2.184 mm al año. En el primer caso, los rendimientos alcanzaron a 1,15 ton/ha y en el último a 1,13 ton/ha. Más al norte, las precipitaciones son excesivamente bajas, por lo cual el efecto de la aridez se hace sentir con mayor intensidad.

Si el factor limitante de la productividad fueran las disponibilidades hídricas, la tendencia general de los rendimientos debería ser a aumentar a medida que la precipitación aumenta. Salvo pequeñas diferencias debido a la menor irradiación solar en la zona sur la correlación entre ambas debería ser alta, pero no ocurre, sin embargo, en esta forma (Figura VII-11).

Se podría concluir que si la limitante no es climática, lo cual probablemente resulta efectivo en este caso particular, la limitante posiblemente debe ser edáfica ya que los factores variables han sido adecuadamente solucionados con las variedades mejoradas. Osorno y Llanquihue presentan rendimientos más altos que las demás provincias debido, precisamente, al énfasis que se le ha dado a la solución de los problemas edáficos a través de la fertilización de parte de los agricultores que cultivan el trigo en secano.

No existe, sin embargo, una buena correlación general entre la productividad de biomasa y la precipitación del lugar (Cuadro VII-6). La razón de ello es que las disponibilidades hídricas son sólo uno de los factores que inciden en la productividad de materia seca vegetal o del peso vivo animal. Otros factores importantes son la estructura fisionómica, estructura taxonómica, fenológica y sinecológica, etapa singenética y otros. La distribución de la precipitación y la cantidad de precipitación y de crecimiento en los años anteriores son también de importancia. El cuadro entrega información de productividad y de eficiencia en la utilización del agua aportada en la cual no se observa ninguna correlación evidente.

En cultivos de riego, la cantidad de agua aplicada es uno de los factores que mayor incidencia tiene en la productividad, expresada en materia seca producida por unidad de superficie o en algunos de los constituyentes del grano (Cuadro VII-7). La respuesta del girasol a dosis

Cuadro VII-5. *Rendimiento de trigo en secano en diversas provincias de Chile. Se indica como referencia la precipitación correspondiente al período registrada en la capital de la provincia respectiva y la eficiencia hídrica que establece la relación entre el rendimiento del grano por milímetro de precipitación.*

Provincia	*Precipitación 1964*	*Rendimiento secano*	*Eficiencia hídrica*
	mm	ton/ha	kg/mm
Aconcagua	99	0,79	7,98
Valparaíso	205	1,15	5,61
Santiago	186	1,28	6,88
O'Higgins	272	1,44	5,29
Colchagua	336	1,20	3,57
Curicó	518	1,09	2,10
Talca	404	1,03	3,92
Maule	364	0,78	2,08
Linares	630	1,02	1,62
Ñuble	708	1,02	1,44
Concepción	988	0,83	0,84
Arauco	1092	0,95	0,87
Biobío	970	1,23	1,26
Malleco	661	1,48	2,24
Cautín	1055	1,37	1,30
Valdivia	1391	1,73	1,24
Osorno	1460	1200	1,53
Llanquihue	2138	2,36	1,10
Chiloé	2184	1,13	0,52

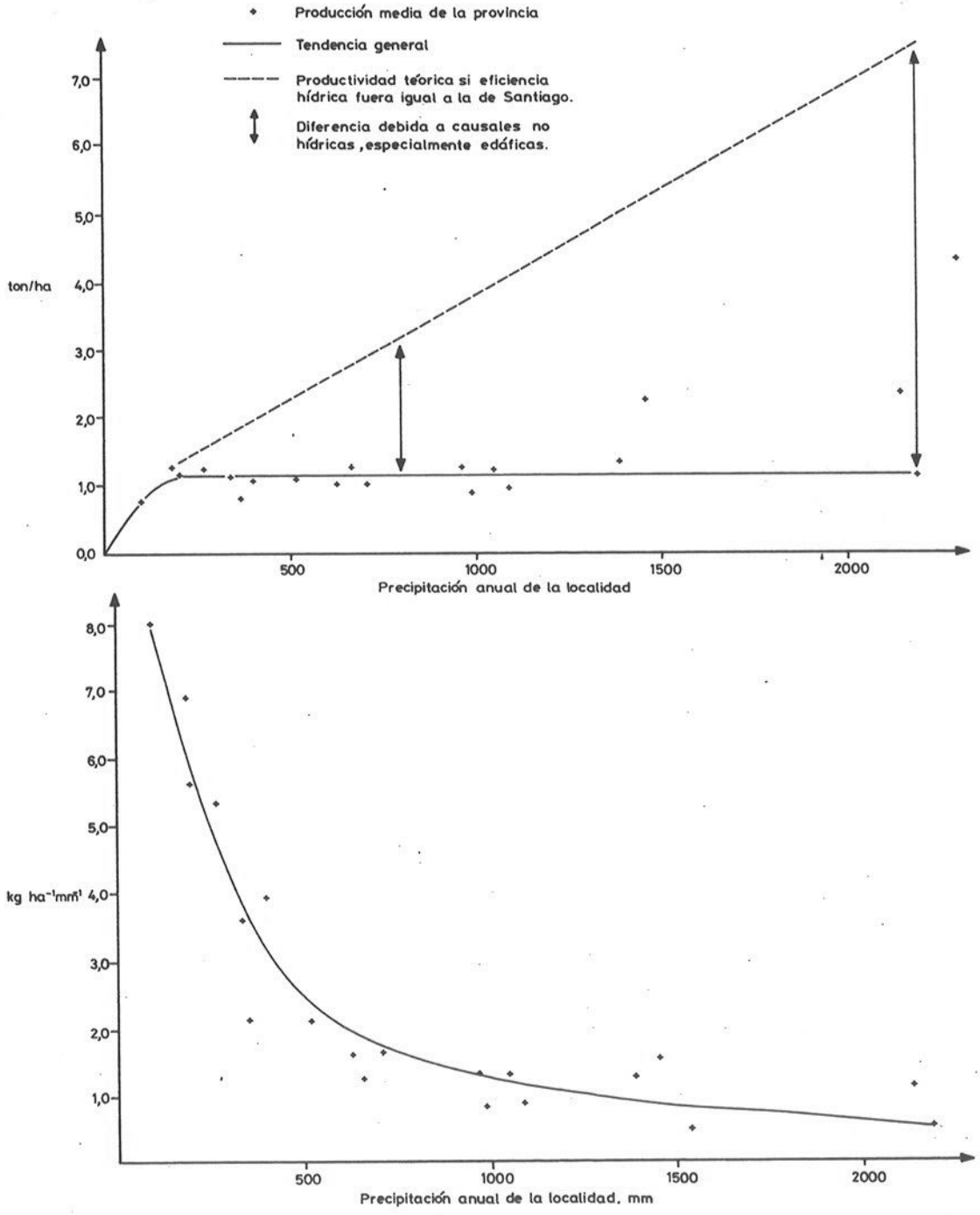


Figura VII-11. *Eficiencia de utilización del agua por el cultivo del trigo en* 1964. *Relación entre el rendimiento medio del cultivo en condiciones de secano y la precipitación del mismo año en la capital de la provincia (gráfico inferior). En el gráfico superior se indican los rendimientos absolutos y se grafican los rendimientos de otras regiones si la proporción de la precipitación se hubiera mantenido constante e igual a la de Santiago.*

Cuadro VII-6. *Productividades pratenses y precipitaciones registradas por varios autores, lugares, años y eficiencia ecológica de producción.*

Lugar	*Pastizal o especie*	*Precipitación*	*Productividad*	*Eficiencia*		*Autores*
				Por milímetro de precipitación	*Cantidad de agua (g) necesarios para producir 1 gramo de biomasa*	
		mm	*kg/ha*	*kg/ha/mm*	*g agua/g materia seca*	
Región Intermontana Norteamérica	Invernada	167	245	1,5	6.816	Hutchings y Stewart, 1953
Región Intermontana Norteamérica	Invernada (dada en milímetros extra de precipitación)	25	51	2,0	4.901	
Texas	*Dactylis glomerata*	500	1.803	3,9	2.773	Shuster y León, 1973
	Festuca arundinacea	500	2.384	4,6	2.097	
	Dactylis glomerata	500	1.153	2,3	4.336	
	Agropyron elangatun	500	2.004	4,0	2.495	
	A. elongatum	500	1.641	3,3	3.047	
	A. elongatum	500	1.950	3,9	2.564	
	A. intermedium	500	1.185	2,4	4.219	
	A. trichophorum	500	1.285	2,6	3.891	
	A. trichophorum	500	936	1,8	5.341	
	A. intermedium	500	1.121	2,2	4.460	
	A. trichophorum	500	1.068	2,1	4.682	
	A. smithii	500	532	1,1	9.398	
	Elynus canadensis	500	660	1,3	7.575	
Dakota del Norte	Pradera mixta	397	1.897	4,8	2.039	Lorez y Rogler, 1973
Columbia Británica	*Agropyron inerme* sin fertilizar	275	336	1,2	8.184	Mason y Miltimore, 1972.
	Agropyron inerme fertilizado	275	868	3,1	3.168	
Oregon	*(Bosque Pseudosuge-Abies-Pinus* transformado en pastizal)					Pumphrey, 1971
	Agropyron intermedum greenar, sin fertilizar	650	3.296	5,1	1.972	
	Fertilizada	650	5.582	8,6	1.164	
	A. elongatum. Alkar sin fertilizar	650	1.401	2,1	4.639	
	fertilizada	650	4.461	6,7	1.457	
	A. trichophorum. Topar sin fertilizar	650	2.410	3,7	2.697	
	fertilizada	650	4.349	6,7	1.494	
	Poa ampla. Sherman sin fertilizar	650	1.771	2,7	3.670	
	fertilizada	650	4.887	7,5	1.330	

Lugar	Pastizal o especie	Precipitación	Eficiencia			Autores
			Productividad	Por milímetro de precipitación	Cantidad de agua (g) necesarios para producir 1 gramo de biomasa	
		mm	kg/ha	kg/ha/mm	g agua/g materia seca	
	Arrhenatherum elatius Común					
	sin fertilizar	650	1.468	2,2	4.428	
	fertilizada	650	4.574	7,0	1.428	
	Bromus biebersteinii					
	Regar, sin fertilizar	650	2.186	3,4	2.973	
	fertilizada	650	4.417	6,8	1.471	
	Alopecurus pratensis					
	Hesa, sin fertilizar	650	1.400	2,1	4.639	
	fertilizada	650	4.405	6,8	1.475	
	Agropyron intermedium					
	Amur, sin fertilizar	650	2.074	3,2	3.134	
	fertilizada	650	3.688	5,7	1.762	
Idaho Sheep Sta. 1	*Agropyron desertorum*					Hull, 1972
	11 años	272	1.929	7,1	1.410	
Idaho Sheep Sta. 2	media 6 años	272	2.067	7,6	1.316	
	media 6 años	272	2.067	7,6	1.316	
Idaho Sheep Sta. 3	media 14 años	272	1.538	5,7	1.768	
Idaho, Dubois airport	media 14 años	252	1.512	6,0	1.667	
Idaho, Lidys	*Agropyron deserttorum* 15 años	277	1.866	6,7	1.484	
Idaho, Have	*A. desertorum*, media 5 años	187	1.030	5,5	1.815	
Idaho, Taber	media 16 años	197	1.425	7,2	1.382	
Idaho, Pocatello	media 11 años	272	1.412	5,1	1.926	
Idaho, Hollbrook	media 10 años	305	1.426	4,7	2.139	
Idaho, Raft River	media 20 años	242	1.290	5,3	1.876	
Idaho, Almo	media 10 años	300	1.337	4,5	2.893	
Idaho, Orchard	media 8 años	275	976	4,2	2.407	
Idaho, Arrow Rock	media 22 años	500	2.187	4,4	2.286	
Idaho, Regina	media 14 años	245	1.059	4,3	2.313	
Idaho, Reynolds Cr.	media 4 años	305	1.093	3,6	2.790	
Idaho, Media varios lugares		1.276	1.455	5,3	1.897	
Bailrigg, Gran Bretaña	*Lolium perenne*	829	10.789	13,0	769	Morris y Thomas, 1972

Lugar	Pastizal o especie	Precipitación	Eficiencia			Autores
			Productividad	Por milímetro de precipitación	Cantidad de agua (g) necesarios para producir 1 gramo de biomasa	
			kg/ha	kg/ha/mm	g agua/g materia seca	
	Lolium perenne	990	7.560	7,6	1.309	
	Cynosurus cristatus	829	8.420	10,1	984	
	Cynosurus cristatus	990	4.920	4,9	2.012	
	Anthoxanthus odoratum	824	9.530	11,5	870	
	Anthoxanthus odoratum	990	6.770	6,8	1.462	
	Festuca ovina	829	6.260	7,6	1.324	
	Festuca ovina	990	4.410	4,4	2.224	
	Agrostis stolonifera	829	**6.930**	8,3	1.196	
	Agrostis stolonifera	990	4.850	4,9	2.041	
Condiciones invernadero	*Eragrostis Lehmanniana* L - 38	---	---	---	135	Wright y Dobrentz, 1973
	L- 24	---	---	---	170	
	L - 4	---	---	---	178	
	L - 28	---	---	---	139	

Cuadro VII-7. *Efecto del riego en el rendimiento y en el porcentaje de aceite en maravilla o girasol* (Helianthus annus) *en La Platina, Santiago (INIA, 1972).*

Riegos	Uso-consumo agua*	Semilla		Aceite		
		Rendimiento	Eficiencia	Contenido	Rendimiento	Eficiencia
número	m^3/ha	kg/ha	kg/m^3	%	kg/ha	kg/m^3
3	4.156	1.700	0,409	39,31	668	0,160
6	6.339	2.800	0,442	40,60	1.137	0,179
12	8.274	4.180	0,505	42,85	1.791	0,216

* No se incluye el agua aportada por las precipitaciones

crecientes de agua de riego, fluctuantes entre 4.156 m^3/ha y 8.274 m^3/ha afecta a los rendimientos del cultivo. La productividad de semilla aumentó desde 1.700 kg/ha a 4.180 kg/ha y el contenido de aceite aumentó desde 39,3% hasta 42,85%. La eficiencia del uso del agua mejoró al aumentar el agua aportada, tanto en relación a la materia seca producida como en relación al aceite.

Más importante que la cantidad de agua aportada a un cultivo puede ser la oportunidad en que se haga el riego. Cortázar (1950) presenta resultados en que se comparó el riego del trigo en diversas etapas de su desarrollo fenológico. De sus resultados se desprende que existen enormes diferencias entre el efecto sobre el cultivo, de cantidades equivalentes de agua aplicadas en épocas y etapas fenológicas diversas.

Los mejores resultados, en el caso del trigo, se logran al regar en la espigadura, pues los riegos demasiado tardíos no alcanzan a producir su efecto, puesto que algunos procesos fisiológicos del cultivo ya han ocurrido. Los riegos demasiado tempranos, producen proporcionalmente efectos menores, pues las deficiencias hídricas no son aún tan marcadas en un cultivo que se desarrolla principalmente con las precipitaciones del invierno. Los mejores resultados se producen con riegos múltiples, que eliminan la limitante hídrica durante todo el período de crecimiento y desarrollo del cultivo (Cuadro VII-8).

El tiempo que transcurre entre la siembra y el primer riego puede ser de importancia en los rendimientos del cultivo. En un estudio realizado de fréjoles, donde se compararon interva-

Cuadro VII-8. *Comparación entre diferentes riegos del trigo de acuerdo a la época, y porcentaje de aumento o disminución en relación a otras épocas (Cortázar, 1950).*

Epoca de riego	%	*Comparación*
Macollaje	7	menos que el de encañado
Macollaje	17	menos que el de espigadura
Macollaje	9	más que el de 20 días después espigadura
Encañado	7	más que el de macollaje
Encañado	8	menos que el de espigadura
Encañado	18	más que el de 20 días después espigadura
Espigadura	17	más que el de macollaje
Espigadura	8	más que el encañado
Espigadura	27	más que el de 20 días después de espigadura
20 días después espigadura	9	menos que el de macollaje
20 días después de espigadura	18	menos que el encañado
20 días después espigadura	27	menos que el de espigadura

los variables se llegó a la conclusión de que los mejores resultados se lograban al regar a los 22 días después de la siembra. Este valor puede fluctuar entre rangos muy amplios para diversos cultivos y localidades, pero su efecto no debe ser ignorado (Cuadro VII-9).

Cuadro VII-9. *Rendimiento de fréjoles en función del tiempo transcurrido entre la siembra y el primer riego, en La Platina, Santiago. (INIA, 1972).*

Tiempo	*Rendimiento*
días	kg/ha
15	1.200
22	1.570
28	1.410

Las razones del efecto pueden ser de variada naturaleza. En el estudio que se hace mención se interpretó que la disminución de los rendimientos con el riego muy temprano debióse a la mayor incidencia de problemas fitosanitarios.

La importancia del agua de riego en el comportamiento de los cultivos ha sido ampliamente analizada en las estaciones experimentales. Además de los aspectos físicos relacionados con las modificaciones del potencial hídrico del sustrato, donde el organismo se desarrolla, debe considerarse la calidad química del agua en sí y el efecto ecológico que ésta puede tener en relación y de acuerdo a las modalidades de riego. El efecto acumulativo de iones en el sustrato luego de períodos prolongados de riego, puede ser diferente del que se produce en suelos de reciente habilitación.

En el Cuadro VII-10 se presentan resultados donde se comparan plantas de fréjoles regadas con agua de riego en relación a otras regadas con agua destilada. Los rendimientos de los tratamientos regados con agua de riego fueron inferiores a los de las macetas provenientes de los tratamientos regados con agua destilada. En el caso aludido, se trata de un efecto negativo debido a la acumulación de las sales acarreadas por el agua de riego, además de la de los fertilizantes.

En el caso del riego, es de importancia considerar la cantidad de agua aportada, la calidad del agua, considerada desde el punto de vista del crecimiento del cultivo, la oportunidad del riego en relación a la época del año y desarrollo del cultivo, y las modalidades de aplicación al cultivo, donde se incluye sistema de riego, tiempo de aplicación, profundidad del riego, hora del día y otras características que influyen en el comportamiento del cultivo.

El manejo del suelo puede hacerse siguiendo modalidades diferentes. Las prácticas de cultivo que se hagan y la época en que éstas se realicen afectan al control de las malezas y al desarrollo mismo del cultivo. De manera directa, modifican el contenido de humedad del suelo. En un estudio realizado en condiciones de secano en Cauquenes, Maule, se determinó el contenido de humedad de los cuarenta centímetros superiores del suelo, y se llegó a la conclusión de que algunas prácticas son más eficientes en relación a la conservación hídrica.

El máximo contenido de humedad se logró cuando el control de malezas se hizo mediante la aplicación de herbicidas. Las pérdidas hídri-

Cuadro VII-10. *Fertilización nitrogenada y fosforada de fréjoles en macetas regadas con agua de riego y destilada, en dos localidades de Santiago. Peso seco de las plantas, en gramos (INIA, 1972).*

Fertilización	La Platina		Pirque	
	Agua destilada	Agua de canal	Agua destilada	Agua de canal
$N_{256}P_0$	5,66	2,87	4,95	
$N_{256}P_0$	7,52	4,28	5,45	2,73
$N_{256}P_{400}$	8,38	5,78	6,81	4,26

cas se maximizaron al controlar las malezas mediante la siega (Figura VII-12). El contenido de humedad cuando se mantuvo la superficie removida con labores superficiales o con aradura corriente, fue intermedio entre el de control con herbicidas y el con segadora.

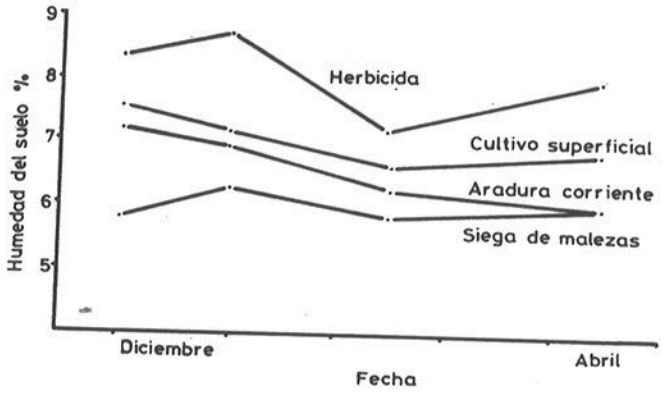


Figura VII-12. *Contenido de humedad del suelo en los 40 cm superficiales, en el secano de Cauquenes, Maule, con cuatro sistemas de manejo del suelo (INIA, 1972).*

La precipitación registrada en el período anterior a la estación de crecimiento está íntimamente relacionada con la productividad de la fitocenosis, pero no con la productividad individual de cada especie. Muchas especies se hallan individualmente relacionadas con los mismos factores ambientales que estimulan o afectan su crecimiento y desarrollo (Shiflet y Dietz, 1973). La reacción holocenósica, debido a la mayor agresividad de algunas especies, hace que al mejorar el macroambiente se produzca una reacción favorable para algunas pero desfavorable para otras. La precipitación está más altamente relacionada con la productividad total de la fitocenosis que con los grupos individuales de plantas (Figura VII-13). Es la comunidad en conjunto la que se equilibra con las disponibilidades hídricas y no la planta o población individual (Blaisdell, 1958).

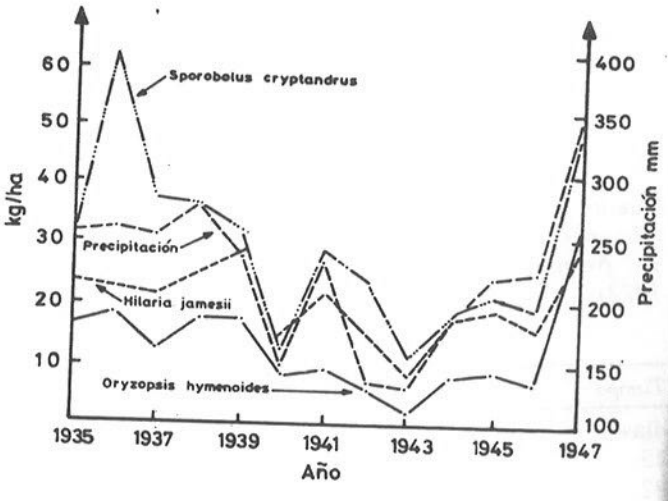


Figura VII-13. *Productividad media de forraje en 20 praderas experimentales de la región intermontana de Norteamérica, en relación a la precipitación registrada durante el período de 15 meses previos. Variaciones individuales de las tres especies principales de gramíneas (Hutchings y Stewart, 1953).*

La composición botánica varía también al cambiar la altitud y la precipitación. En la Figura VII-14 están los valores calculados por Martin (1966). En ella se puede observar que algunas especies son más afectadas que otras. En general, las especies de gramíneas del género *Bouteloua* aumentan su importancia relativa en altitudes superiores a los 1.219 m. *Aristida glabrata* y *Bouteloua rothrockii* aumentaron su importancia en altitudes inferiores a esa altitud y *Muhelembergía porteri* se comporta en igual forma que las anteriores.

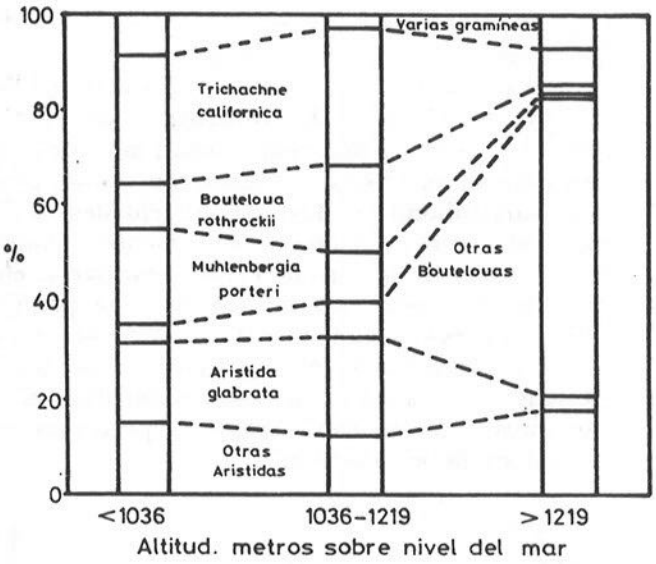


Figura VII-14. *Importancia relativa de las especies en diversas zonas altitudinales, según un estudio de Martin (1966).*

No es posible establecer pautas generales de cambios vegetacionales ligados con la altitud, pues otros factores ambientales también afectan estos cambios. Las características edáficas y climáticas propias de cada región ejercen una marcada influencia en las características florísticas y estructurales de la fitocenosis, influencias que, en conjunto, definen la zona altitudinal que corresponde.

Las variaciones anuales de la productividad en ambientes de secano se deben en un alto grado a la precipitación efectiva registrada y a la temperatura; especialmente, las heladas de primavera. La correlación entre los parámetros climáticos y la productividad es diferente para cada localidad.

La productividad máxima del sistema, durante la estación de crecimiento, está limitada por su arquitectura y funcionamiento. La productividad no puede sobrepasar ciertos límites más allá del potencial ecotópico, por muy eficiente que sea su diseño arquitectónico y de funcionamiento. El límite máximo de productividad puede estar limitado por la capacidad de aportes de recursos, por su capacidad de ingestión de recursos o por su capacidad de utilizarlos, transformarlos y almacenarlos.

La productividad máxima del cartamo, presentada en el Cuadro VII-11 fluctúan, de un año a otro, dentro de márgenes restringidos. Las disponibilidades del recurso son el mecanismo causal principal de esta variación. Las productividades mínimas demuestran que existen causales fitocenósicas que limitan la productividad a niveles inferiores al de la capacidad edafotópica. La diferencia entre la máxima y la mínima del cuadro se debe a la estructura genética de la población que constituye la fitocenosis. La causa inmediata no es el genotipo, sino que el fenotipo generado como consecuencia de éste, lo cual afecta a la capacidad de captación de recursos o a la capacidad de transformación y acumulación de éstos en el cultivo.

Variaciones de precipitación

Una de las limitantes principales para el desarrollo y crecimiento de las especies vegetales que componen la fitocenosis es el clima, y dentro de éste, el agua disponible para el crecimiento de las plantas (Browne, 1942; Reynolds, 1954; Nelson, 1934). Los factores integrantes del componente abiótico del ecosistema natural no se presentan tampoco en su grado máximo de

Cuadro VII-11. *Rendimiento de semilla de cartamo en secano en Moscow, Idaho, durante varias estaciones de crecimiento. Se indica el rendimiento máximo y mínimo de todas las variedades estudiadas (Klages, 1954).*

Año	*Precipitación*	*Rendimiento*	
	Mayo a septiembre	*Mínimo*	*Máximo*
	mm	kg/ha	
1940	171	1.937	4.446
1941	296	993	2.328
1942	126	556	1.513
1947	168	1.731	2.307
1949	95	1.481	1.831
1950	139	2.534	3.584
1951	125	828	3.487
1952	150	1.854	2.793
1953	117	2.250	3.425
1954	204	928	3.453

desarrollo y disponibilidad. Sin embargo, la escasez del recurso hídrico 'a un nivel demasiado bajo, impide, a menudo, una mayor utilización de elementos nutritivos por las plantas. La permeabilidad del suelo a los gases y al agua, la capacidad de intercambio iónico, la temperatura del aire y del suelo, el viento, etc., pueden también limitar el desarrollo máximo de las plantas. Los factores abióticos, descartando el agua, se encuentran generalmente en cantidades reducidas para producir el crecimiento máximo de la vegetación, pero su limitante no se manifiesta porque el déficit hídrico impide mayor crecimiento de los vegetales y, como consecuencia, no alcanzan a presentar mayores requerimientos de los demás componentes del medio abiótico.

El efecto de las condiciones climáticas características de las regiones áridas y semiáridas sobre la vegetación, conduce a formaciones vegetales que fisionómicamente corresponden al matorral arbustivo, estepas, praderas y sabanas. Las precipitaciones pueden producirse en períodos del año en el cual el poder desecante de la atmósfera puede ser muy bajo y por lo tanto, la precipitación efectiva ser muy alta tal como ocurre en los climas mediterráneos. Por esta razón, el exceso de humedad no es aprovechado por la planta y se infiltra a mayores profundidades en el perfil del suelo (Figura VII-15). Bajo estas condiciones el aumento paulatino de la temperatura durante el período vernal estimula el crecimiento de la vegetación y, por ende, de mayores necesidades hídricas. La vegetación leñosa de tipo arbustivo presenta raíces profundizadoras capaces de alcanzar el agua en el suelo, y un sistema aéreo de elevada rusticidad y resistencia que le permite vivir exitosamente.

Las especies anuales que están asociadas o acompañan a la vegetación arbustiva son de naturaleza efímera y se desarrollan solamente por períodos cortos, cuando se presentan simultáneamente los factores ambientales favorables para su desarrollo. De este modo, se libran de los períodos desfavorables en forma de semilla u otros mecanismos que les permiten perpetuarse.

En períodos climáticos favorables, la vegetación compuesta por plantas efímeras es abundante y no existen problemas serios de escasez de alimento para el ganado; no obstante, con el adevenimiento del período seco, se obliga a efectuar la trashumancia del ganado a otras regiones que presentan una periocidad de crecimiento diferente.

Desde el punto de vista fitocenósico, la reacción de la vegetación natural en períodos climáticamente favorables no ofrece problemas, y cuando las precipitaciones son elevadas existe abundante tejido vegetal disponible. El problema debe orientarse a resolver la disponibilidad de alimentos en períodos desfavorables del año, como también en años secos.

En el estudio realizado por Pizarro y Rivas (1965), se llega a la conclusión de que los períodos con insuficiente cantidad de agua constituyen un hecho frecuente en zonas áridas. La variabilidad y las irregularidades de las precipitaciones aparecen claramente manifiestas a través de los estadígrafos presentados en su trabajo. Los períodos de sequía y de precipitaciones excesivas son tan frecuentes que muy a menudo desaparece el equilibrio entre las necesidades de agua y su abastecimiento, lo que constituye en muchas regiones pratenses, una contingencia permanente.

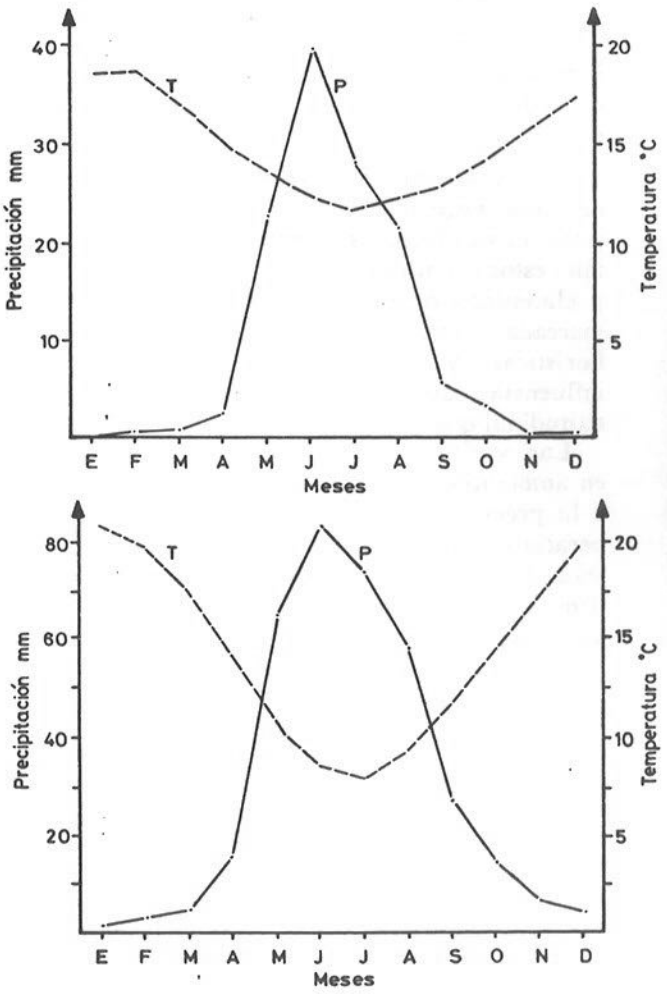


Figura VII-15. *Precipitaciones medias mensuales en dos localidades de la zona mediterránea de Chile Central. La figura superior corresponde a La Serena y la inferior corresponde a Santiago.*

El promedio es el valor que más se utiliza para describir un grupo de datos que representan una población estadística, pues está ubicado al centro de ellos ,y los valores que se calculan

con este propósito son las medidas de tendencia central. Para un grupo determinado de datos la medida de localización que se debe usar depende de lo que se quiera llamar centro, ya que las diferentes definiciones y dan lugar a valores diversos. Las medidas principales de tendencia central son la media y la mediana (Huntsberger, 1961).

En el estudio de Gastó (1966) se aprecia, en general, que la mediana es más adecuada como medida de tendencia central que la media, en algunas zonas desérticas y mediterráneas. La Figura VII-16 representa los valores reales de las precipitaciones registradas en La Serena desde el año 1940 hasta 1962. En la figura se puede observar la variabilidad extrema ocurrida durante el lapso indicado para la ciudad de La Serena, que corresponde a la zona mediterránea de transición. Se incluye, además, una línea que representa el valor calculado de la media y mediana durante los últimos 95 años. El valor de la media es 126,5 mm y el de la mediana 107,2 mm. La razón de esta diferencia se debe a la existencia de años extremos donde las precipitaciones son abundantes, las que ocurren a intervalos anuales muy largos. Por esta razón una gran cantidad de esta humedad no es aprovechada eficientemente por la vegetación ni es, tampoco, almacenada en el suelo para ser usada en los años siguientes. Resulta, entonces, más conveniente usar como promedio a la mediana, que reduce la incidencia en el promedio de los años extremadamente lluviosos.

Las precipitaciones registradas en cada localidad varían de año en año. Esto no es un hecho fortuito sino que corresponde a características climáticas propias de cada región. Los agricultores y ganaderos de las zonas áridas y semiáridas, a menudo han ignorado esta característica general del clima y planificado el uso de la tierra sin tomar las debidas precauciones para contrarrestar los perjuicios que pudieran causar los años desfavorables y sacar provecho de los favorables.

La Figura VII-17 representa las variaciones anuales de las precipitaciones para las distintas zonas de la región mediterránea de Chile. Se puede observar que existe un modelo característico de variabilidad pluviométrica para cada zona. Lo que se ha llamado irregularidad pluviométrica (Almeyda, 1934), especialmente en el Norte Chico no es otra cosa que una regularidad climática.

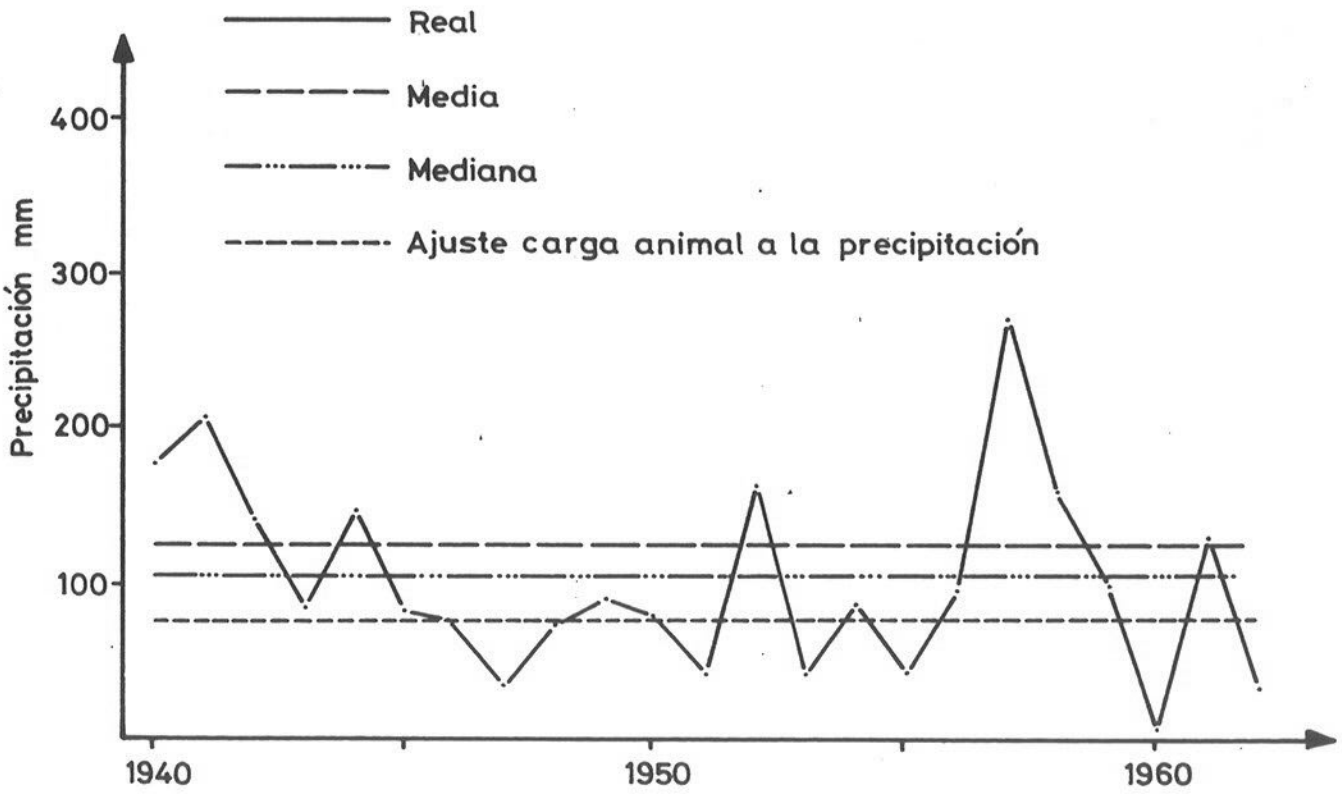
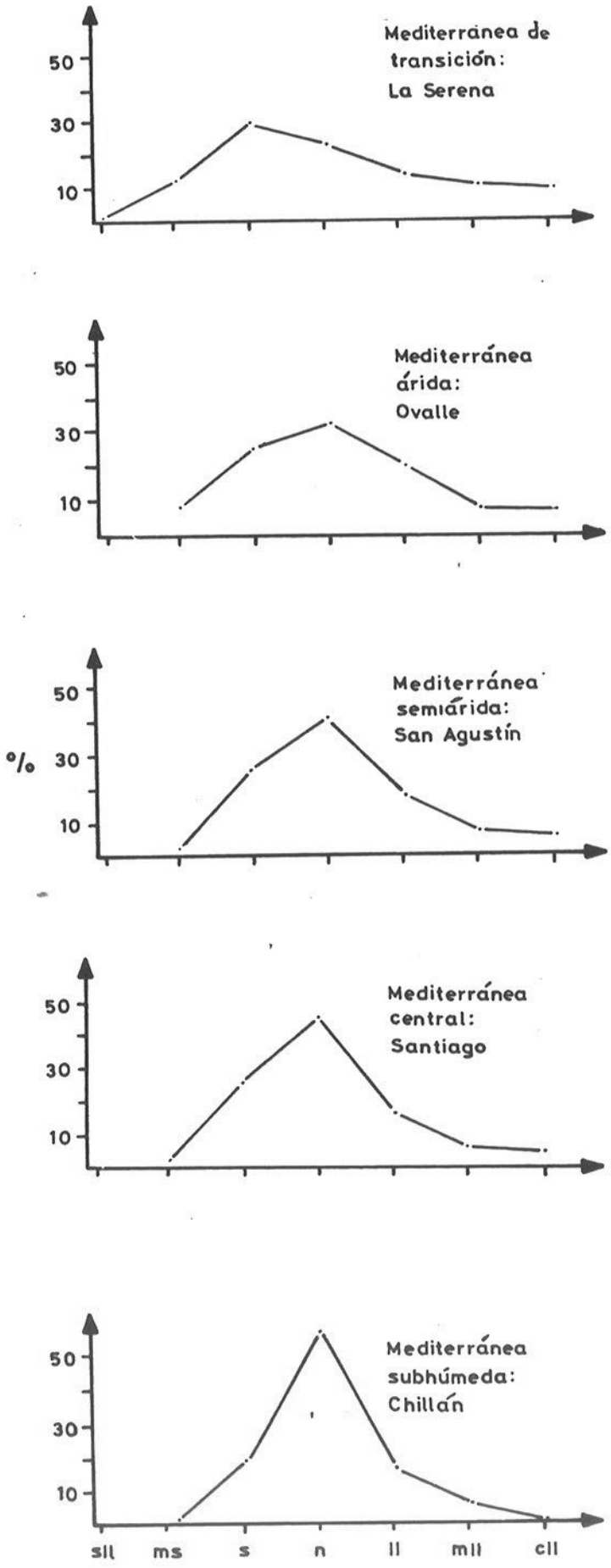


Figura VII-16. *Precipitación anual registrada en La Serena durante el período comprendido entre 1940 y 1962, según datos de la Oficina Meteorológica de Chile (1965). Valores promedios calculados de la media y mediana (Gastó, 1966). Se incluye, además una línea graficada, 30% inferior a la mediana que representa el valor equivalente de la precipitación a la cual debe ajustarse la carga animal media para varios años.*



En la zona mediterránea de transición, por ejemplo, predominan los años secos, donde el 29,2% corresponde a este grupo, mientras que los años normales son sólo 23,4%. Los años con precipitaciones normales empiezan a constituir un porcentaje mayor que los de otras categorías a partir de la zona mediterránea árida hacia el sur, llegando a ser el 56,9% en la zona mediterránea subhúmeda y 64,0% en la húmeda. Las precipitaciones máximas varían, en mayor grado, en las localidades más áridas, situadas más al norte, que en aquellas situadas en en extremo sur de la zona mediterránea. Las variaciones de las precipitaciones totales anuales en la región mediterránea se hacen más regulares de norte a sur, siendo la zona mediterránea húmeda la más uniforme (Gastó, 1966).

El Cuadro VII-12 representa las precipitaciones registradas en tres localidades de la región mediterránea desde 1887 hasta 1897. A pe-

Cuadro VII-12. *Precipitaciones anuales registradas en tres localidades de la zona mediterránea Arida, Semiárida y Central de Chile entre los años 1887 y 1897.*

Año	*Lugar*		
	Copiapó	*La Serena*	*Santiago*
	mm		
1 887	27,0	93,5	564,0
1 888	67,0	411,6	693,0
1 889	5,0	80,0	230,0
1 890	34,0	148,0	222,0
1 891	8,0	262,0	614,0
1 892	...	17,5	123,0
1 893	...	78,7	238,0
1 894	38,0	189,7	242,0
1 895	...	49,3	293,0
1 896	...	33,3	263,0
1 897	45,0	192,6	355,0

Fgura VII-17. *Variación de las precipitaciones anuales en algunas zonas de la región mediterránea de Chile (Gastó, 1966). Se indica, a manera de referencia, el nombre de una ciudad o localidad en la zona respectiva.*
Símbolo: S.ll = sin lluvia; m.s = muy seco; s = seco; n = normal; ll = lluvioso; m.ll = muy lluvioso; e.ll = extremadamente lluvioso.

sar de la antigüedad de esta información se puede observar que la variabilidad pluviométrica ha sido constante en el pasado, al igual de lo que ocurre en el presente. Se puede, por lo tanto, predecir que en el futuro esta región continuará mostrando variaciones hídricas anuales muy acentuadas.

El período de años elegidos representa algunas de las variaciones más extremas registradas, especialmente para La Serena, donde en el año 1888 se registro 411,6 mm y cuatro años después solamente 17,5 mm.

El Cuadro VII-13 representa también registros anuales de precipitación de las diversas localidades de la región mediterránea de Chile. En él se observa también la variabilidad pluviométrica de que se ha hecho mención en los párrafos anteriores. Proporcionalmente, las variaciones anuales presentadas en este cuadro son mayores en las localidades más áridas.

Cuadro VII-13. *Precipitaciones anuales recibidas en varios lugares de las zonas mediterráneas: Arida, Semiárida, Central y Subhúmeda de Chile, entre 1945 y 1960.*

	Lugar					
Año	*La Serena*	*Ovalle*	*Puerto Oscuro*	*San Agustín*	*Santiago*	*Chillán*
	mm					
1945	82,0	990,6	136,0	135,5	247,2	866,0
1946	74,7	124,0	174,4	139,0	127,3	779,8
1947	33,8	47,0	140,9	245,2	253,3	712,7
1948	72,3	77,0	179,3	261,0	367,9	1120,7
1949	90,8	154,1	140,3	257,0	306,5	831,1
1950	80,8	132,2	202,0	245,3	292,7	1256,5
1951	43,6	89,0	156,1	193,5	322,9	993,1
1952	165,2	175,2	216,9	236,1	334,4	680,3
1953	42,3	86,7	199,9	339,8	583,0	1514,0
1954	87,8	104,4	178,7	272,7	316,2	1063,0
1955	44,1	22,9	117,4	181,4	193,9	736,9
1956	97,2	116,2	165,0	199,2	264,0	1034,7
1957	270,9	343,1	308,3	447,2	309,4	838,9
1958	159,6	134,0	209,8	224,2	335,8	1081,8
1959	98,8	111,3	106,0	229,2	319,7	1273,0
1960	10,4	31,6	84,8	107,0	193,9	1096,0
Media	126,5	133,8	202,1	286,8	351,5	1038,5
Mediana	107,2	120,4	179,3	259,0	307,9	1059,9

El clima de la región tiene además, otra dimensión de su variabilidad pluviométrica, que es la variabilidad mensual que se registra cada año. En general existe un modelo de la distribución mensual obtenido a través del cálculo de la media mensual de 95 años para la localidad de La Serena. Estos valores indican que en el mes de enero se obtiene, en promedio, 0,1 mm, en el mes de abril 2,5 mm, en junio 39,6 mm y en agosto 21,6 mm (Cuadro VII-14).

En general, los meses más lluviosos para la localidad de la Serena son mayo, donde se recibe el 18,0% de la precipitación anual, junio con el 31,3%, julio 22,4% y agosto 17,0%. En otras localidades estas cifras varían, pero persiste la tendencia general. Los valores promedios, sin embargo, indican muy poco de lo que realmente ocurre. Así, en el año 1956, por ejemplo, la precipitación del mes de mayo fue de 2,0 mm, en 1960 se registró 1,8 mm, en cambio en 1957 la precipitación fue de 213,1 mm. Durante otoño y primavera los extremos son aún más marcados. Todo esto ocasiona graves trastornos a la agricultura y ganadería de la zona.

Las variaciones anuales de la temperatura se caracterizan por presentar rangos extremos mucho menores. Existe una variabilidad estacional para cada zona, la cual una vez conocida no sufre grandes cambios anuales de año en año. Estas variaciones no causan, en general, trastornos graves a los cultivos, pastizales y ganadería y sólo excepcionalmente pueden afectar a la fruticultura y cultivos hortícolas.

Cuadro VII-14. *Precipitaciones mensuales registradas en La Serena desde 1951 hasta 1960 y media mensual para el lugar.*

Año	*Enero*	*Febrero*	*Abril*	*Marzo*	*Mayo*	*Junio*	*Julio*	*Agosto*	*Septiembre*	*Octubre*	*Noviem.*	*Dici.*
	mm											
1951	...	...	...	1,0	22,6	5,7	6,9	2,2	5,2	...	...	...
1952	1,8	...	0,3	...	42,4	71,6	44,8	...	2,9	1,4	...	...
1953	...	...	....	0,5	2,0	1,2	2,0	31,6	4,0	1,0	...	...
1954	...	...	...	4,5	24,4	38,3	7,0	11,0	2,1	0,2	0,3	...
1955	1,3	...	...	1,0	7,8	0,0	3,2	16,6	0,4	13,3	0,5	...
1956	...	1,0	33,0	0,1	2,0	...	27,0	10,0	24,0	...	0.1	
1957	...	...	...	...	213,1	9,3	18,8	...	12,6	1,2	...	15,9
1958	...	...	2,4	...	6,3	52,0	35,8		12,4	3,0	...	...
1959	0,7	...	...	16,3	...	45,0	6,1	30,7	...	...	...	...
1960	...	...	...	...	1,8	8,0	0,6	...	...	...	...	...
$\bar{X}$ 90 años (mm)	0,1	0,7	0,9	2,5	22,9	39,6	28,4	21,6	5,8	3,4	0,8	0,5
$\bar{X}$ 90 años (%)	0,1	0,6	0,7	2,0	18,0	31,1	22,4	17,0	4,5	2,7	0,8	0,4

La influencia de la neblina cobra mayor importancia en regiones áridas donde los déficit hídricos son muy marcados como es el caso en las zonas centro y norte de la región mediterránea de Chile. La acción de la humedad atmosférica sobre la biocenosis es ejercida a través de su influencia en varios procesos ecológicos, fisiológicos y climáticos.

El poder desecante de la atmósfera en el sentido que le asigna Penman (1963), se reduce en condiciones de humedad relativa alta y temperaturas más bajas. La gradiente de presión de vapor que existe entre la cavidad intraestomática de la hoja con la atmósfera que la rodea, como asimismo en el sector interior de la cutícula en relación a la presión de vapor de la atmósfera que la circunda, se reduce y, por lo tanto, la transpiración disminuye.

La humedad atmosférica se presenta a menudo en forma de vapor o de pequeñas gotas que permanecen suspendidas en el aire. Bajo condiciones térmicas adecuadas y presencia del movimiento de aire, la atmósfera que está en contacto con el océano penetra hacia el interior y se coloca en contacto con la superficie de los vegetales. Según sea la humedad de la atmósfera y la temperatura del vegetal, se puede lograr el punto de rocío, lo que significa condensación de ella sobre la superficie. Luego, por gravedad, el líquido se desprende hacia el suelo donde se infiltra (Kummerow, 1966). Este proceso es frecuente y de mayor incidencia en algunos sectores muy próximos al litoral y de gran altitud aun cuando es generalizado en muchos otros sectores (Cuadro VII-15).

La humedad del ambiente y la transparencia de la atmósfera al paso de los rayos solares, ejerce una influencia marcada sobre la temperatura ambiental que circunda a la vegetación, como asimismo, en el nivel térmico de los organismos.

Cuadro VII-15. *Precipitaciones registradas en el bosque de neblina de Fray Jorge, Coquimbo, entre los años 1962 y 1965, según mediciones de la lluvia recibida y de la neblina transformada a lluvia (Kummerow, 1966).*

Fuente hídrica	*Año*			
	1962	*1963*	*1964*	*1965*
	mm			
Lluvia	78,7	271,6	59,5	362,0
Neblina	597,9	534,9	859,8	651,1
Total	676,9	806,5	919,3	977,1

La evapotranspiración potencial aumenta proporcionalmente al elevarse la temperatura. Una pequeña elevación de la temperatura significa aumentar automáticamente la evapotranspiración potencial y, por consiguiente, el clima se transforma en más árido (Thornthwaite, 1948). La humedad atmosférica, cuando se presenta en forma de nubes, reduce el paso de los rayos solares y, por lo tanto, las temperaturas son menores.

En el bosque de Fray Jorge, Kummerow y Matte (1963) indican que los valores pluviométricos de la neblina calculados con el captador diseñado por Grunow, superan en diez veces a lo que se debe a precipitaciones lluviosas: 100 a 150 mm de lluvia corresponden de 1.000 a 1.500 mm de precipitación en forma de neblina. Además, las temperaturas bajas mantienen la evapotranspiración a un nivel menor. Los datos calculados por éstos y otros autores (Follmann y Weisser, 1966), coinciden con el tipo de vegetación de Fray Jorge la que no podría subsistir con menos de 1.000 mm al año. Esto, fisiológicamente, corresponde a formaciones vegetales boscosas que se desarrollan por el litoral al sur del río Maule.

La limitante principal que regula la productividad en regiones áridas y semiáridas es el agua (Martin y Berry, 1956). Esto no quiere decir que sea el único factor, pues actúa en forma independiente u holocenósicamente con varios otros, entre los cuales cabe destacar todos aquellos relacionados con la composición botánica y el nivel de fertilidad del suelo. Incluso, en años muy secos, la adición de fertilizantes significa aumentos de los rendimientos de materia seca (Martin, Berry y Williams, 1957).

La precipitación total recibida durante un año no está a menudo, perfectamente correlacionada con la producción de materia seca por cuanto otros factores inciden también sobre los rendimientos (Heady, 1958); en cambio, otros trabajos al respecto presentan buena correlación (Hutchings y Stewart, 1953).

El agua es la limitante principal de la productividad. A menudo, sin embargo, ejerce su influencia en la producción de materia seca a través de su distribución en momentos más o menos oportunos para el crecimiento de la vegetación y a través de las disponibilidades de otros elementos del ecosistema. La oportunidad de la precipitación puede ser, entonces, aún más importante que la cantidad misma del líquido que se reciba.

En general, la precipitación efectiva es mayor cuando la precipitación atmosférica se registra en los períodos más fríos del año. El agua pentra más profundamente en el suelo, las pérdidas por evaporación son menores y, por lo tanto, el agua almacenada en el medio edáfico para el período invernal y estival es también mayor, siempre que la capacidad de conservación hídrica del suelo sea elevada. Los años lluviosos, en general, se caracterizan por presentar mayores rendimientos que los años secos, pero la distribución de las precipitaciones puede contribuir a aumentar o disminuir los rendimientos.

Las variaciones anuales de las precipitaciones influyen sobre los rendimientos de materia seca de la pradera de manera variable, dependiendo de la condición de ésta. Se entiende por condición, la relación que existe entre la composición botánica óptima en su sitio cuando produce el máximo de materia seca y su composición en un momento determinado. Aquellas praderas que tienen una composición botánica muy similar a la óptima, se encuentran en condición excelente. Al contrario, aquellas praderas cuya composición botánica es muy diferente a la de la pradera en condición óptima, han sido invadidas por especies ajenas a la biocenosis de máxima producción y las especies residentes se encuentran muy debilitadas o extinguidas, corresponden a condición mala.

El Servicio de Conservación de Suelos de los EE.UU. (Soil Conservation Service, 1962) ha presentado información numérica que relaciona la precipitación del lugar con la capacidad sustentadora recomendable, de acuerdo a la condición de la pradera. La Figura VII-18 es una interpretación graficada de la información indicada en el párrafo anterior. Podría interpretarse afirmando que al variar la precipitación, los rendimientos presentan mayor variabilidad en las fitocenosis de condición exelente, que en las en condición mala. Así, en años secos, las praderas de condición excelente producen poco, pero en años lluviosos sus

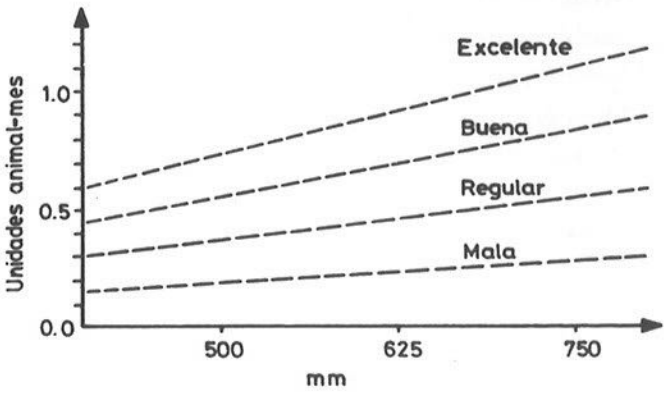


Figura VII-18. *Capacidad sustentadora de la pradera según su condición y de acuerdo a la precipitación anual, en la región natural de laderas del Estado de Montana, Estados Unidos; según resultados del Soil Conservation Service (1962).*

rendimientos se elevan enormemente. En cambio las praderas en condición mala durante años lluviosos, elevan sólo ligeramente sus rendimientos en relación a los años secos.

La causa que relaciona la baja plasticidad de la fitocenosis en condición mala es la composición botánica. Los organismos vegetales que constituyen aquellas comunidades son de bajo potencial productivo o se encuentran muy debilitados. Por esta razón, cuando las condiciones ambientales les son favorables para su crecimiento y desarrollo, son incapaces de utilizar íntegramente el medio abiótico y manifestarse a través de un mayor crecimiento. Las fitocenosis en condición excelente presentan una composición sinecológica más favorables, se encuentran constituidas por organismos que tienen un alto grado de plasticidad y, por lo tanto, cuando las condiciones abióticas le son favorables son capaces de expresar todo su potencial de crecimiento.

La Figura VII-16 indica gráficamente que la carga animal promedio en una pradera debe estar equilibrada con la capacidad sustentadora de la biocenosis en condiciones ambientales equivalentes a un 25% a 30% menor que la obtenida en el año de la mediana pluviométrica (Hutchins y Stewart, 1953). La carga animal, sin embargo, debe ajustarse cada año, pues como se ha inferido anteriormente, la capacidad sustentadora de la fitocenosis varía también anualmente. La forma más directa de mantener una presión de pastoreo constante de año en año, es ajustar la carga animal de acuerdo a la productividad de la pradera. En praderas en condición mala el ajuste de la carga animal de año en año no es tan importante por cuanto la variabilidad anual de la producción es muy baja y, aun cuando no se le ajuste anualmente, no se producen, a menudo, daños considerables por sobreutilización. En praderas en condición excelente, el ajuste anual de la carga animal

Cuadro VII-16. *Probabilidades* a priori $P_i(\theta)$ *de las precipitaciones en las diversas regiones de Chile. (Gastó, 1966).*

Zona	*Clase precipitacional*						
	Sin lluvia	*Muy seco*	*Seco*	*Normal*	*Lluvioso*	*Muy lluvioso*	*Extremadamente lluvioso*
Desértica litoral	48,5	1,4	2,7	5,1	2,4	2,0	37,7
Desértica de transición	6,2	24,0	13,4	11,8	11,7	11,1	21,8
Mediterránea transición	0,6	12,4	29,2	23,4	14,5	10,7	9,2
Mediterránea árida	0,0	8,1	24,8	32,4	20,0	7,6	7,1
Mediterránea semiárida	0,0	2,3	26,0	40,2	17,6	7,3	6,5
Mediterránea central	0,0	2,3	25,3	45,2	16,7	6,0	4,5
Mediterránea subhúmeda	0,0	0,6	19,3	56,9	16,6	6,3	0,3
Mediterránea húmeda	0,0	0,1	17,0	59,0	21,6	1,8	0,0
Lluvias	0,0	0,0	14,3	72,3	13,1	0,2	0,0
Austral central	0,0	0,0	11,7	73,9	11,3	2,8	0,3
Austral occidental	0,0	4,3	19,9	51,1	16,8	6,9	0,9
Austral oriental	0,0	1,5	22,6	57,5	16,8	1,5	0,0

para mantener una presión de pastoreo constante cobra mayor realce, pues el no ajustar la carga animal significa una sobreutilización considerable de la pradera y, por consiguiente, un daño a menudo irreparable.

Las variaciones anuales de las precipitaciones traen como consecuencia productividades probables de la fitocenosis, variables de año en año. En el manejo de ecosistemas, especialmente en los de naturaleza ganadera, es necesario analizar en torno a la teoría de juegos las decisiones óptimas probables para cada caso, situación que será descrita utilizando el estudio de Rogers y Peacock (1968) como ejemplo de un caso típico.

En el ajuste del ganado a las variaciones de precipitación, de acuerdo al estudio de los autores citados, existen cuatro alternativas cuando se presentan años desfavorables:

Vender todos los terneros del año.

Vender la mitad de los terneros del año y guardar la otra mitad.

Quedarse con todos los terneros.

Vender algo del hato de vacas, además de todos los terneros.

Los registros pluviométricos de cada lugar,

Cuadro VII-17. *Clasificación de los años en tres categorías, de acuerdo a los resultados de Rogers y Peacock (1968), para una localidad determinada y cálculo de sus probabilidades a priori.*

Clasificación del año	*Límite de las clases precipitacionales*	*Número de años en la clase*	*Probabilidades a priori P(θ)*
	mm		
Subnormal	0,0 - 152,1	21	0,221
Normal	150,1 - 279,1	57	0,600
Supranormal	279,1	17	0,179

al ser analizados estadísticamente, permiten agrupar los años en categorías, presentados en el Cuadro VII-16 para diversas regiones de Chile.

Rogers y Peacock (1968) estudiaron los registros de 95 años de precipitaciones de un lugar y llegaron a la conclusión de que su frecuencia corresponde a lo indicado en el Cuadro VII-17. Los mismos autores estimaron posteriormente la productividad de forraje utilizando la ecuación de Sneva y Hyder (1962), elaborándose en esta forma un cuadro de ganancias para cada una de las estrategias y clase de años (Cuadro VII-18).

Cuadro VII-18. *Ganancias económicas posibles de acuerdo al año y a la estrategia, según el ejemplo del estudio de Rogers y Peacock (1968).*

Estrategia ganadera	*Clase precipitacional del año*		
	Subnormal	*Normal*	*Supranormal*
	---Dólares de ganancia o pérdida---		
Vender todos los terneros	- 5.324	4.626	7.102
Vender la mitad de los terneros	- 5.116	8.242	10.128
Conservar todos los terneros	- 6.260	6.115	14.482
Vender vacas y todos los terneros	- 1.614	1.159	3.145

Uno de los objetivos de este tipo de estudios es tomar decisiones anticipadas que correspondan al óptimo probable. Para ello es necesario establecer relaciones entre la precipitación acumulada en una fecha determinada y la precipitación total probable del año. Como es de esperar, mientras más tardíamente se busque la relación, mayores son las probabilidades de acertar a la cantidad total del año. En esta forma, si se toma una fecha determinada, que sea anterior al momento en que deba tomarse la decisión es posible calcular la probabilidad de precipitación en cada clase (Cuadro VII-19).

La probabilidad a posteriori se calcula de acuerdo a la ecuación de Bayes que establece lo siguiente:

$$P(\theta/Z) = \frac{P(\Theta) \cdot P(Z/\Theta)}{P(Z)}$$

La probabilidad a priori: P (θ), se calcula a base de los antecedentes acumulados en los eventos anteriores, por lo cual el total de la suma de las probabilidades de las clases debe ser igual a 1,0 (Cuadro VII-17).

La probabilidad condicional (P (Z/Θ)) corresponde a la probabilidad del evento dentro de la clase. Por esta razón, la suma de las probabilidades dentro de cada clase es también igual a 1, 00.

La probabilidad conjunta $[P(\theta) \cdot P(Z/\theta]$ corresponde al producto de la probabilidad *a priori* (**P(Θ)**) por la probabilidad condicionada (**P (Z/Θ)**). **El valor de P(Z) representa la probabilidad total de los tres niveles de precipitación dado un nivel de precipitación en este caso, hasta el 1° de noviembre. Es por eso que su total es igual a 1,00.**

$$\Sigma P(Z)_i = 1{,}00$$

La probabilidad *a posteriori* representa la proporción de ciertos conjuntos entre dos eventos dados, tales como la precipitación al 1° de noviembre y la clasificación del año en su clase respectiva. El valor de 0,4720 para años subnormales y precipitación correspondiente a la

Clase precipitacional del año	*(a) Ingreso neto de la explotación*	*(b) Probabilidad a posteriori*	*Valor esperado a × b*
Subnormal	− $ 5324	0,0000	0,0
Normal	+ $ 4626	0,7647	$ 3537,5
Supranormal	+ $ 7102	0,2353	$ 1671 1
			$ 5208,6

Cuadro 7-19. *Determinación de las probabilidades a posteriori de precipitación local, basadas en la precipitación observada al 1° de noviembre, según el estudio de Roger y Peacok (1968).*

Clase precipitacional total-ω	*Precipitación observada al 1° de noviembre, mm*						*Probabilidades a priori P(θ)*
	0,0-25,1	*25,4-50,5*	*50,8-75,9*	*76,2-101,3*	*>101,6*	*Σ*	
			Probabilidades condicionales				
Subnormal	0,810	0,190	____	____	____	1,000	0,221
Normal	0,316	0,368	0,228	0,053	0,035	1,000	0,600
Supranormal	0,590	0,353	0,235	0,118	0,235	1,000	0,179
							1,000
			Probabilidades conjuntas				
Subnormal	0,1790	0,0420					
Normal	0,1896	0,2208	0,1368	0,0318	0,0210		
Supranormal	0,0106	0,0632	0,0421	0,0211	0,0421		
P(Z)			0,1789	0,0529	0,0631	1,0000	
	0,3792	0,3260					
			Probabilidades a posteriori				
Subnormal	0,4720	0,1288					
Normal	0,5000	0,6733	0,7647	0,6011	0,3328		
Supranormal	0,0280	0,1939	0,2353	0,3989	0,6672		
Total	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000		

clase de límites de 0,0 a 25,1 indica que en un 47,2% de los años, cuando se registra una precipitación comprendida entre esos valores y hasta esa fecha, el año es realmente subnormal y en el complemento, es decir, en 52,8% de los años, corresponde a otras clases.

El valor esperado de la estrategia se calcula multiplicando la probabilidad *a posteriori* por el valor esperado de la estrategia respectiva, sumando luego dichos valores. Así se tiene que si se toma como ejemplo una precipitación hasta el primero de noviembre de la clase 50,8 mm a 75,99 mm, resulta lo siguiente para la estrategia de vender todos los terneros, con el cálculo *a posteriori* :

Esta cifra indica el valor probable *a posteriori* en el caso de que, al conocer la precipitación acumulada al 1° de noviembre, se decidiera vender todos los terneros. Los resultados pueden también ser calculados con probabilidades *a priori*. (Cuadro VII-20).

Si se toma el mismo ejemplo anterior, y se calcula el ingreso neto de la explotación con probabilidades *a priori* se tiene lo siguiente:

Clase precipitacional del año	*Ingreso neto de la explotación*	*Probabilidad a priori*	*Valor esperado a + b*
Subnormal	− $ 5324	0,221	− $ 1176,6
Normal	+ $ 4626	0,600	+ $ 2775,6
Supranormal	+ $ 7102	0,179	+ $ 1271,3
			$ 2870,3

La comparación de los ingresos netos trabajado con probabilidades *a priori* y *a posteriori* indica que las utilidades son mayores en el segundo caso.

El ejemplo anterior de cálculo de ingresos netos basado en la teoría de juegos, permite hacer cálculos cuantitativos de las utilidades netas de acuerdo a las probabilidades que el evento ocurra, y al ingreso que existiría en tal evento. El procedimiento presentado en el ejemplo puede aplicarse a decisiones de naturaleza muy diversa, aunque el caso de las variaciones de precipitación representa el ejemplo más frecuente. Otro modelo probabilístico es el de Fogel, Duckstein y Kiesel (1974) para evaluar los efectos hidrológicos que resultan de la modificación de la cuenca.

Cuadro VII-20. *Ingreso neto de la explotación calculado a base de probabilidades* a priori y a posteriori, *de acuerdo a los datos ejemplarizados en el estudio de Roger y Peacok (1968).*

Clase precipitacional	*Estrategia*			
	Vender todos los terneros	*Vender mitad de terneros*	*Guardar todos los terneros*	*Vender vacas y todos los terneros*
	----------	----------	Dólares ----------	----------
			Cálculo a priori	
General	2869	5.539	4.878	883
			Cálculo a posteriori	
0,0-25,1	1	1.810	508	97
25,4-50,5	3.824	6.836	6.144	1.167
50,8-75,9	5.209	8.686	8.084	1.603
76,2-101,3	5.614	8.994	9.453	1.912
⩾101,2	6.278	9.500	11.697	2.418

Bibliografía

Almeyda A., E. 1934. *Irregularidades de las lluvias de Chile.* Anales Facultad Agronomía Y Veterinaria. Universidad de Chile.

Babaloa, O., L. Boersma y C.T. Youngberg. 1968. *Photosynthesis and transpirations of Monterey pine seedlings as a function of soil water suction and soil temeprature.* Plant Physio 43: 515-521.

Bartholomew, W.V., J. Meyer y H. Laudelout. 1953. *Mineral nutrient inmobilization under forest and grass fallow in the Yangambi region (Belgian Congo).* Pub. Inst. Etude Agron. Congo Belge 57.

Blaisdell, J.P. 1958. *Seasonal development and yield of native plants.* Tech. Bull. 1190. U.S. Dept. Agric.

Bórquez S.R., C. Lagos S., A. Vicente C. e I. Franco P. 1970. *Manual de producción de trigo.* Est. Exper. Quilamapu. Bol. Div. 8. 71 p.

Branson, F.A., G.F. Gifford y J.R. Owen. 1972. *Rangeland hydrology.* Range Science Series 1. Soc Range Sci. Denver, Colo.

Bray, J.R. 1964. *Root production and the estimation of net productivity.* Can. J. Bot. 41: 65-72.

Briggs, L.J. y H.L. Shantz. 1914. *Relative water requirements of plants.* J. Agr. Res. 3: 1-64.

Brown, L.R. 1967. *The world outlook for conventional agriculture.* Science 158: 604-611.

Browne, C.A. 1942. *Liebig and the law of minium :* 71-82. En: *Liebig and after Liebig. A century of progress in agricultural chemistry.* Amer. Assoc. Advancement of Sci. N° 16. 111 p.

Castri, F.di, y E.R. Hajek. 1964. *Introducción a la bioclimatología de Chile.* Bol. Prod. Anin. Serie A. Monografías sobre Ecología y Biogeografía de Chile I.

Clark, O.R. 1940. *Interception of rainfall by prairie grasses, weeds and certain crop plants.* Ecol. Monogr. 10: 243-277.

Collings, M.R. 1966. *Throughfall for summer thunderstorms in a juniper woodland, Cibecue Ridge, Arizona!* U.S. Geol. Surv. Prof. Paper 485-B.

Connoughton, C.A. 1934. *The accumulation and rate of melting snow as influenced by vegetation.* J. Forest. 33: 564-569.

Corbett, E.S. y R.P. Crouse. 1968. *Rainfall interception by annual grass and chaparral.* U.S. Forest Service. Res. Note PSW 48. 12 p.

Cortázar S.R. 1950. *Trigo*. En: *Siete años de investigación agrícola*. Dir. Gen. Agric. Chile: 33-108.

Cruz, T., M. 1932. *Los agricultores deben tratar de aumentar los rendimientos de cereales por unidad de suelo cultivado*. Vida Agrícola 1(8): 19-20.

Dahl, B.E. 1963. *Soil moisture as a predictive index to forage yield for the Sandhill range type*. J.Range Manage. 16: 128-132.

Dunford, E.G. y H.C. Niederhof. 1944. *Influences of aspen, young lodgepole pine, and open grassland types affecting water yield*. J. Forest 42: 673-677.

Eisenlohr, W.S. 1966. *Water loss from a natural pond trough transpiration by hydrophytes*. Water Resources Res. 2: 443-453.

Flynn, L.M., C.W. Gehrke, M.E. Muhrer, G.E. Smith y M.S.Zuber. 1957. *Effect of temperature, rainfall and fertilizer on yield and composition of corn plants*. Univ. Missouri, Agric. Exper. Sta., Res. Bul. 620. 24 p.

Fogel, M.M. 1969. *The effect of storn variability on run-off from small semi-arid watersheds*. Transactions ASAE 12(6): 808-812.

Fogel, M.M., L. Duckstein y Ch. C. Kiesel. 1974. 1974. *Modeling the hydrologic effects resulting from land modification*. Amer. Soc. Agr. Engineers, Transactions 17: 1006-1010.

Fogel, M.M. 1975. *Estimating storm runoff from small watershed*. Curso de Manejo de Cuencas. Univ. Auton. Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila, Méjico.

Gacitúa, H. 1950. *Maíz*. En: *Siete años de investigación agrícola*. Dir. Gen. Agric. Chile: 287-308.

Gastó, J.M. 1966. *Variación de las precipitaciones anuales en Chile*. Univ. Chile, Fac. Agron. Est. Exp. Agronómica. Bol. Técn. 24: 1-20.

Gavande, S.A. y S.A. Taylor. 1967. *Influence of soil water potential and atmospheric evaporative demand on transpiration and the energy status of water in plants*. Agron. J. 59: 4-7.

Gifford, G.F. 1975. *Approximate annual water budgets of two drained pinyon-juniper sites*. J. Range Manage. 28: 73-74.

Hadley, E.B. y L.C. Bliss. 1964. *Energy relationships of alpine plants on Mt. Washington, N.H.* Ecol. Monog. 34: 331-357.

Hamilton, E.L. y P.B. Rowe. 1949. *Rainfall interception by chaparral in California*. U.S. Dept. Agric. y Calif. Dept. Nat. Resources. Div. of Forestry. 43 p.

Hull, A.C., Jr. 1972. *Growth of crested and fairway wheargrasses in southern Idaho*. J. Range Manage. 25: 123-125.

Huntsberger, D.V. 1961. *Elements of statistical inference*. Allyn and Bacon, Boston. 291 p.

Hutchings, S.S. y G. Steward. 1953. *Increasing forage yields and sheep production on intermouoting winter ranges*. U.S. Dept. Agric. Circ. 925. 63 p.

INIA. 1972. *Investigación agropecuaria*. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Santiago, Chile. 446 p.

Johnston, R.S. 1971. *Rainfall interception in a dense Utah aspen Forest*. U.S. Dept. Agric. Res. Note INT-143. 4 p.

Keller, W. 1971. *Limits on western range forage production, water or man*. J.Range Manage. 24: 243-247.

Kittredge, J. 1939. *The forest floor of the chaparral in San Gabriel mountains, California*. J. Agric. Res. 58: 521-535.

Kontorshchikov, A.S. y K.A. Eremina. 1963. *Interception of precipitation by spring wheat during the growing season*. Soviet Hydrology 2: 400-409.

Kummerov, J. 1966. *Aporte al conocimiento de las condiciones climáticas del bosque de Fray Jorge*. Univ. Chile. Fac. Agron., Ext. Exp. Agronomía. Bol. Técn. 24: 21-28.

Kummerow, J. y V. Matte, 1963. *Medición y condensación de la neblina en el litoral del norte chileno*. Comunicaciones y resúmenes de Trabajo. Conferencia latinoamericana Estudio Regiones Aridas. UNESCO. Buenos Aires.

Lang, R.L. 1958. *Range-pitting trials in the Big Horn mountains of Wyoming*. Univ. Wyoming. Agric. Exper. Sta. Bull. 357.

Law, F. 1958. *Measurement of rainfall interception and evaporation losses in a plantation*.

Levitt, J. 1963. *Hardiness and the survival of extremes: a uniform system for measuring resistance and its two components*. En: T. Evans (ed). *Environmental control of plant growth*. Academic Press. N.Y.

Lorenz, R.J. y G.A. Rogler. 1973. *Growth rate of mixed prairie in response to nitrogen and phosphorus fertilization*. J. Range Manage. 26: 365-368.

Martin, S.C. 1966. *The Santa Rita Experimental Range*. U.S. Forest Service. Res. Paper RM 22. 24 p.

Martin, W.E. y L.J. Berry, 1965. *Range fertilization in a wet year*. Third Progress Report. Univ. Calif. Agr. Ext. Serv. 50 p.

Martin, W.E., L.J. Berry y W.A. Williams. 1957. *Range fertilization in a dry year*. Fourth Progress Report, Univ. Calif. Ext. Serv. 39 p.

Mason, J.L. y J.E. Miltimore. 1972. *Ten year yield response of beardless wheatgrass from a single nitrogen application*. J. Range Manage. 25: 269-272.

McGinnies, W.G. y J.F. Arnold. 1939. *Relative water requirement of Arizona range plants*. Univ. of Arizona, Agr. Exp. Sta. Tech. Bull. 80: 167-246.

Meeuwing, R.O. 1971. *Soil stability on high elevation rangeland in the Intermountain area,* USDA Forest Serv. Res. Paper INT-94. 10 p.

Moore, R.T., R.S. White y M.M. Caldwell. 1972. *Transpiration of* Atriplex confertifolia *and* Eurotia lanata *in relation to soil, plant and atmospheric moisture stresses.* Canad. J. Botany 50: 2.411-2.418.

Nelson, E.W. 1934. *The influence of precipitation and grazing upon black grama grass range.* U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 409. 32 p.

Nye, P.H. 1961. *Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest.* Plant and Soil 13: 333-346v.

Odum, E. 1959. *Fundamentals of ecology.* Saunders. Phil. 546 p.

Oficina Meteorológica de Chile. 1965. *Pluviometría de Chile.* Fuerza Aérea de Chile. Santiago.

Palmer, H.H., E.S. Trickett y E.T. Linacre. 1964. *Transpiration response of* Atriplex nummularia *Lindl. and upland cotton vegetation to soil moisture stress.* Agric. Meteorol 1: 282-293.

Pearson, L.C. 1966. *Primary productivity in a northern desert area.* Oikos 15: 211-218.

Penfound, W.T. 1964. *Effects of denudation on the productivity of grasslands.* Ecol. 45: 838-845.

Penman, H.L. 1963. *Vegetation and hydrology.* Commonwealth Agric. Bureau. Farnham Royal. Inglaterra.

Pumphrey, F.V. 1971. *Grass species growth on a volcanic ash-derived soil cleared of forest.* J. Range Manage. 24: 200-203.

Rauzi, F. 1964. *Late spring herbage production on shortgrass rangeland.* J. Range Manage. 17: 210-212.

Rauzi, F. y R.L. Lang. 1956. *Improvising shortgrass range by pitting.* Wyo. Agric. Exper. Sta. Bull. 344.

Rickard, W.H. 1962. *Comparison of annual harvest yields in an artic and semi-desert plant communities.* Ecol. 43: 770-771.

Reichenbach, A. 1973. *Filosofía científica.* Fondo de Cultura Económica, México.

Rockefeller Foundation. 1964. *Program in the agricultural sciences. Annual Report* 1963-1964. Rockefeller Foundation. N.Y.

Rogers, L.F. y W.S. Peacock. 1972. *Cómo ajustar el número de animales a las fluctuaciones en la producción forrajera. Una aplicación de la teoría de decisión estadística*: 110-114. En: González, M.H. y R.S. Campbell (eds). *Rendimiento del pastizal.* Pax, Méjico.

Rogler, G.A. y H.J. Haas. 1947. *Range production as related to soil moisture and precipitation on the northern Great Plains.* J. Amer. Soc. Agron. 39: 378-389.

Rone, P.B. y T.M. Hendrix. 1951. *Interception of rain and snow by second growth of ponderosa pine.* Trans. Amer. Geophys. Union 32: 903-908.

Rosenzweig, M.L. 1968. *Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data.* Amer. Natur. 102: 67-74.

Shantz, H.L. y L.N. Piemeisel, 1927. *The water requirements of plants at Akron, Colorado.* J. Agr. Res. 34: 1.093-1.190.

Shiflet, T.N. y H.E. Dietz. 1973. *Relationship between precipitation and annual rangeland herbage production in southeastern Kansas.* J.Range Manage. 27: 272-276.

Shuster, J.L. y R.C. de León G. 1973. *Phenology and forage production of cool season grasses in the souther plains.* J.Range Manage 26: 336-339.

Skau, C.M. 1964. *Interception, throughfall and streamflow in Utah and alligator juniper cover types of northern Arizona.* Forest Sci. 10: 283-287.

Slatyer, R.O. 1956. *Evapotranspiration in relation to soil moisture.* Neth. J. Agric. Sci. 4: 73-74.

Slatyer, R.O. 1957. *The influence of progressive increase in total soil moisture stress on transpiration, growth, and internal water relationships of plants.* Aust. J. Biol. Sci. 10: 320-336.

Soil Conservation Service. 1962. *Technicians guide to range site, condition classes and recommended stocking rates in soil conservation districts of the foothill area of central Montana's 10-14 precipitation belt.* U.S. Dept. Agric. S.C.S. Lincoln, Nebraska 2 p.

Soil Conservation Service. 1972. *National engineering handbook.* Section 4, hidrology. U.S. Dept. Agric. Washington. D.C.

Soiseth, R.J., J.R. Wight y J.K. Aase. 1974. *Improvement of pansport (solonetzic) range site by contour furrowing.* J. Range Manage. 27: 107-110.

Spedding, D.R.W. 1971. *Grassland ecology.* Clarendon. Oxford. 221 p.

Thornthwaite, C.W. 1948. *An approach toward a rational classification of climate.* Georg. Rev. 38:55-94.

U.S. Department of Agriculture. 1941. *Climate and man.* Yearbook of Agriculture. 1941.

Whittaker, R.H. 1963. *Net production of heath balds and forests heaths in the Great Smoky Mountains.* Ecol. 44: 176-182.

Wood, O.M. 1937. *Interception of precipitation in oak-pine forest.* Ecology 18: 251-254.

Wright, L.N. y A.K. Dobrenz. 1973. *Efficiency of water use and associated characteristics of lehmann lovegrass.* J.Range Manage. 26: 210-212.

VIII

DESCRIPCION DEL FUNCIONAMIENTO *

Desde el punto de vista histórico no es aventurado afirmar que, probablemente, más civilizaciones y culturas han desaparecido por el castigo infringido por los hombres a su propia tierra que por los invasores extranjeros en guerras de exterminio.

R. ELIZALDE MACCLURE, 1970

La unidad ecológica silvoagropecuaria, donde el hombre vive y de la cual depende, es el ecosistema. Se le ha considerado como una unidad, ya que el proceso general de funcionamiento es uno, integrado y holocenósico. A diferencia de otros organismos, la adaptación del hombre al medio o ecosistema es más bien a través del desarrollo especializado de su cultura y tecnología en lugar de sufrir modificaciones biológicas de adaptación de la especie (Golomb y Eder, 1964).

Los científicos que han estudiado la naturaleza, han empleado enfoques muy diversos para escudriñar sus propiedades más íntimas y ocultas. En este proceso de estudio, que debe tener el doble atributo de ser detallista, pero sin perder su noción de conjunto, se ha logrado acumular a través de los años, volúmenes grandiosos de información científica. A pesar de que el detalle de cada uno de los procesos no deja de ser valioso, las limitaciones de uso se han magnificado debido a la falta de una visión de conjunto y la incapacidad de integrar los componentes del ecosistema. El ecosistema se ha dividido para su estudio, siguiéndose un enfoque merológico, en fracciones tan pequeñas que llegan a tener propiedades y atributos diferentes de las que les corresponde en su funcionamiento holológico, al segundo nivel de integración, el de la naturaleza.

La comprensión del primer nivel de integración, el de la materia, que es valiosa para comprender al ecosistema, no es suficiente para explicar y cuantificar su funcionamiento. Es por esto, que resulta necesario integrar en una unidad funcional y de arquitectura, a cada una de las partes analizadas y construir el modelo general que tiene características holocenósicas diferentes a las de cada una de sus partes.

Es difícil relacionar componentes aislados que aparentemente no tienen nexo, e incluso es más difícil aún aceptar el concepto de ecosistema con todas sus connotaciones de unidad funcional y real. De hecho, este concepto es tan complejo que a menudo ha producido el escepticismo de los científicos. Sólo durante los últimos años, la ecología, ciencia integradora por excelencia, ha comenzado a ser tratada con la atención que se merece y se le ha comenzado a asignar un sitial como ciencia integradora. La acumulación de hechos silvoagropecuarios parciales, y su empleo en forma aislada, sin seguir una metodología unificadora en la cual se integren los principios generales que los regulan y definen, no es ciencia.

El método científico puede definirse como la búsqueda de la verdad, determinada por la lógica y la experimentación. Ciencia, según la definición de Poincaré, es ante todo una manera de relacionar hechos que las apariencias separan por más que estén unidos por algún parentesco natural y oculto. La ciencia silvoagropecuaria, para que merezca tal denominación debe ser estudiada, aplicada y tratada como una unidad, que es el ecosistema. El acopio de información detallista no unificada en torno al modelo y explicada deductivamente en relación a principios y leyes generales no cumple necesariamente con el cometido de darle a los estudios del agro el carácter de universidad y aplicación general que deben tener.

Una forma de estudiar el modelo ecológico de la naturaleza es separándolo en dos partes: funcionamiento y arquitectura. Cualquier clasificación que se haga es, sin embargo, selectiva y por ello es también arbitraria (Hospers, 1954). Esta forma de estudio es análoga a la que es seguida en biología donde los organismos se estudian desde un punto de vista fisiológico o de su funcionamiento, y anatomomorfológico o de su arquitectura. La ecología ha sido definida como el estudio de la estructura y funcionamiento de la naturaleza (Odum, 1962). El significado que se le ha dado al término funcionamiento en el presente trabajo es más restringido que el asignado por el autor citado, pues no se incluye a la regulación del funcionamiento de parte de la arquitectura del modelo. El concepto de arquitectura, en cambio, es más amplio que el dado a estructura; aunque en los aspectos fundamentales, sin embargo, son equivalentes.

El proceso general de funcionamiento de los ecosistemas silvoagropecuarios más diversos es uno solo. La magnitud y las tasas o flujos de cada etapa y proceso, puede variar de uno a otro, pero en sus aspectos fundamentales de funcionamiento no existen diferencias apreciables, ya

* Coautor del presente capítulo, es el Ingeniero Agrónomo, Ph.D., Raúl Cañas Cruchaga, de la Universidad Católica de Chile.

sea que se trate de cultivos, praderas, matorrales, bosques, lagos o incluso de barbechos. El proceso general es el mismo, aunque en algunos casos, el número de etapas pueda variar. Así se tiene que en el caso del barbecho el proceso concluye en la productividad abiótica; en la pradera, bosque y cultivo, concluye en la producción vegetal y en la ganadería, concluye en el herbívoro o en el carnívoro. La longitud de la cadena o red trófica puede ser más prolongada al tratarse de ecosistemas terminados en carnívoros de diversa índole.

El proceso general de funcionamiento está regulado por la cantidad y calidad de los recursos que ingresan y se extraen del ecosistema, como también por su arquitectura. La influencia de la arquitectura en cada uno de los procesos y etapas es diferente, tanto en su acción como en los parametros reguladores del funcionamiento. Dentro de este tema tan amplio y complejo se incluye a los recursos, fitocenosis y zoocenosis, considerándose además la acción catalizadora del hábitat.

La cuantificación de la acción reguladora del funcionamiento, de parte de la arquitectura del sistema, no corresponde ser analizada en el presente trabajo. Su análisis es complejo y complicado, por lo cual debe ser estudiado separadamente. En el presente estudio, cada vez que aparece el signo debe interpretarse como un mecanismo regulador centrado en la arquitectura, cuya determinación cuantitativa debe hacerse calculando la ecuación o el modelo general que le defina. En la literatura silvoagropecuaria se encuentra suficiente material publicado que permite descifrar la acción de algunos de estos mecanismos reguladores.

Los atributos arquitectónicos fundamentales de los sistemas silvoagropecuarios son también análogos en todos los casos. Las formas vitales y la fisionomía son diferentes entre un bosque, un cultivo y una pradera, pues en un caso se trata de árboles y en los otros de hierbas, pero los atributos de la arquitectura son generales, tales como: dominancia, densidad, frecuencia, sociabilidad, vigor, periodicidad, biomasa, productividad, índice de área foliar, estructura edáfica, textura, porosidad del suelo, temperatura, viento y otras.

El objetivo fundamental de este capítulo es hacer un análisis racionalista del modelo general de funcionamiento de sistemas silvoagropecuarios. Se ha tenido como objetivo que el estudio siga una metodología racionalista en lugar de hacer divisiones y agrupamientos arbitrarios de etapas y procesos que aunque pudiera resultar más directo para resolver algún caso particular, tiene el inconveniente de ser sólo de aplicación local o parcial, y a circunstancias muy restringidas.

El tratamiento racionalista del proceso aplicado a valores empíricos ya determinados y siguiendo las etapas y cauces naturales, mejora el entendimiento, hace la aplicación del modelo más general y a la larga resulta más simple y de validez universal a circunstancias y localidades diversas. Uno de los objetivos del análisis del funcionamiento es poder comparar diferentes arquitecturas ya que ingresos similares de recursos o estímulos ($\mathcal{E}$) a sistemas de variadas arquitecturas (A), producen egresos o respuestas (ρ) cualitativa y cuantitativamente muy variadas (Figura VIII-1).

La comparación de arquitecturas y funcionamientos diferentes permite establecer las bases de optimización de modelos, hasta llegar a simular al que maximice la eficiencia o productividad, de acuerdo a los objetivos perseguidos en la modelación. Esta es la estrategia más eficiente y directa de determinar las características fundamentales que deben contener los modelos (Figura VIII-2).

La justificación de este tipo de estudios no es otra cosa que ofrecerle a los profesionales encargados de diseñar modelos, las herramientas necesarias para optimizar la producción del ecosistema, considerado tanto desde un punto de vista cuantitativo como cualitativo. Además de ser empleados directamente en aspectos relacionados con las actividades productivas, su acción puede extenderse a la docencia e investigación.

La enseñanza silvoagropecuaria debe dictarse ofreciéndosele al estudiante, además de los detalles correspondientes a las ciencias de la materia y a otras ciencias básicas, una visión de conjunto o ecosistemática, la cual ha sido tradicionalmente ofrecida en forma parcial y cualitativa. El estudio integrado del ecosistema puede permitir eventualmente hacer esa cuantificación.

Proceso

El análisis del proceso funcional puede hacerse siguiendo diversos esquemas y etapas. Se ha preferido, sin embargo, utilizar un modelo que emplee una dialéctica empírico-racionalista; en lugar de presentarse un esquema solamente empírico, que pudiera, aparentemente, ser más cómodo en el empleo de resultados experimentales de terreno donde se conjugan parámetros diversos de manera arbitraria. En esta forma; se pretende que el modelo de análisis presentado en el trabajo sea válido para cualquier tipo de situación, tanto en lo que se refiere a modelos de fisionomías diversas como a toda la gama de productos abióticos, vegetales o animales egresados del sistema.

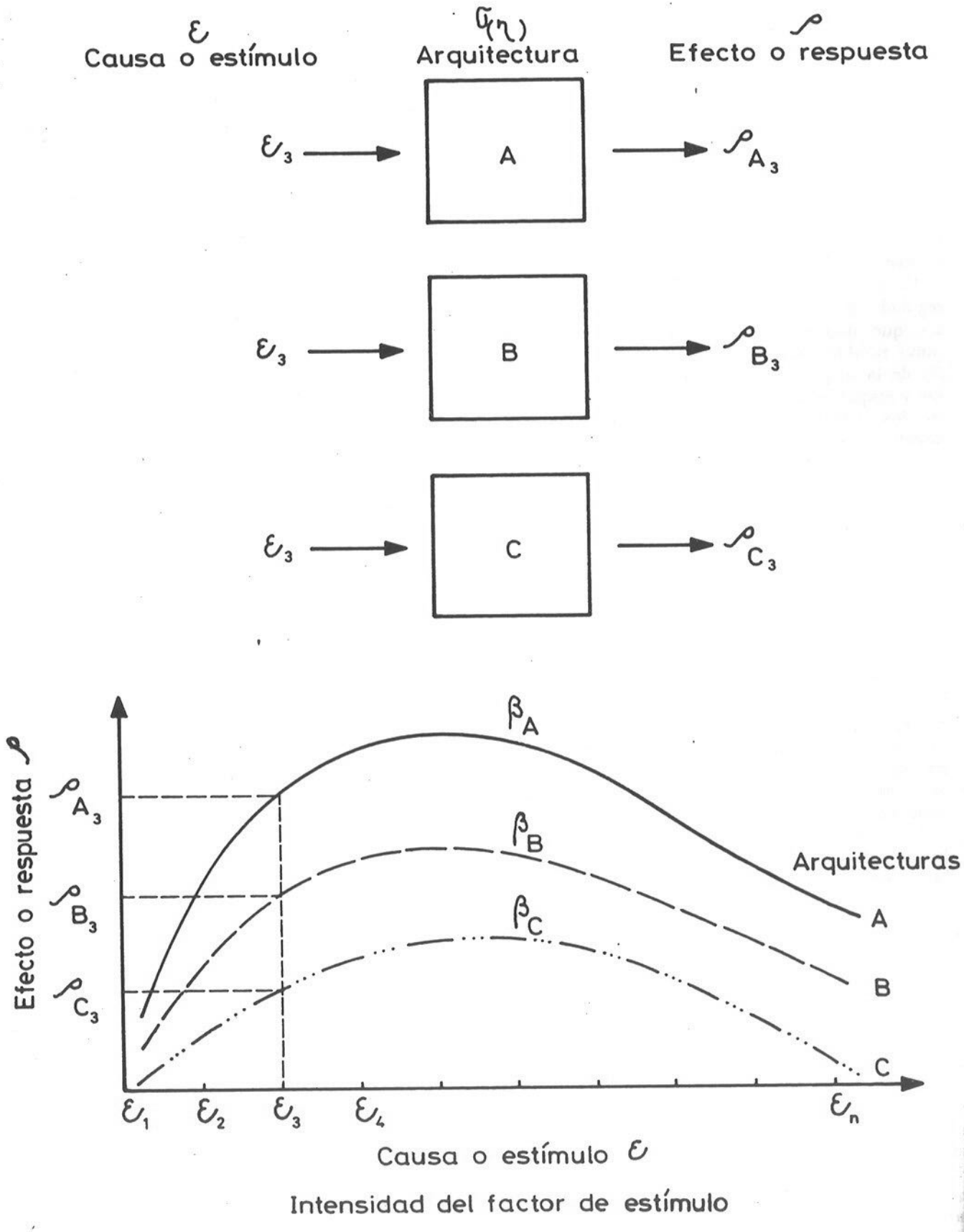


Figura VIII-1. *Esquema ejemplarizado del efecto de la variación de la arquitectura ordenada en forma de gradiente A,B,C, en la biocenosis expresado como* ρ_{A3}, ρ_{B3}, ρ_{C3}, *al mantener constante la intensidad de un factor de estímulo* ε_8.

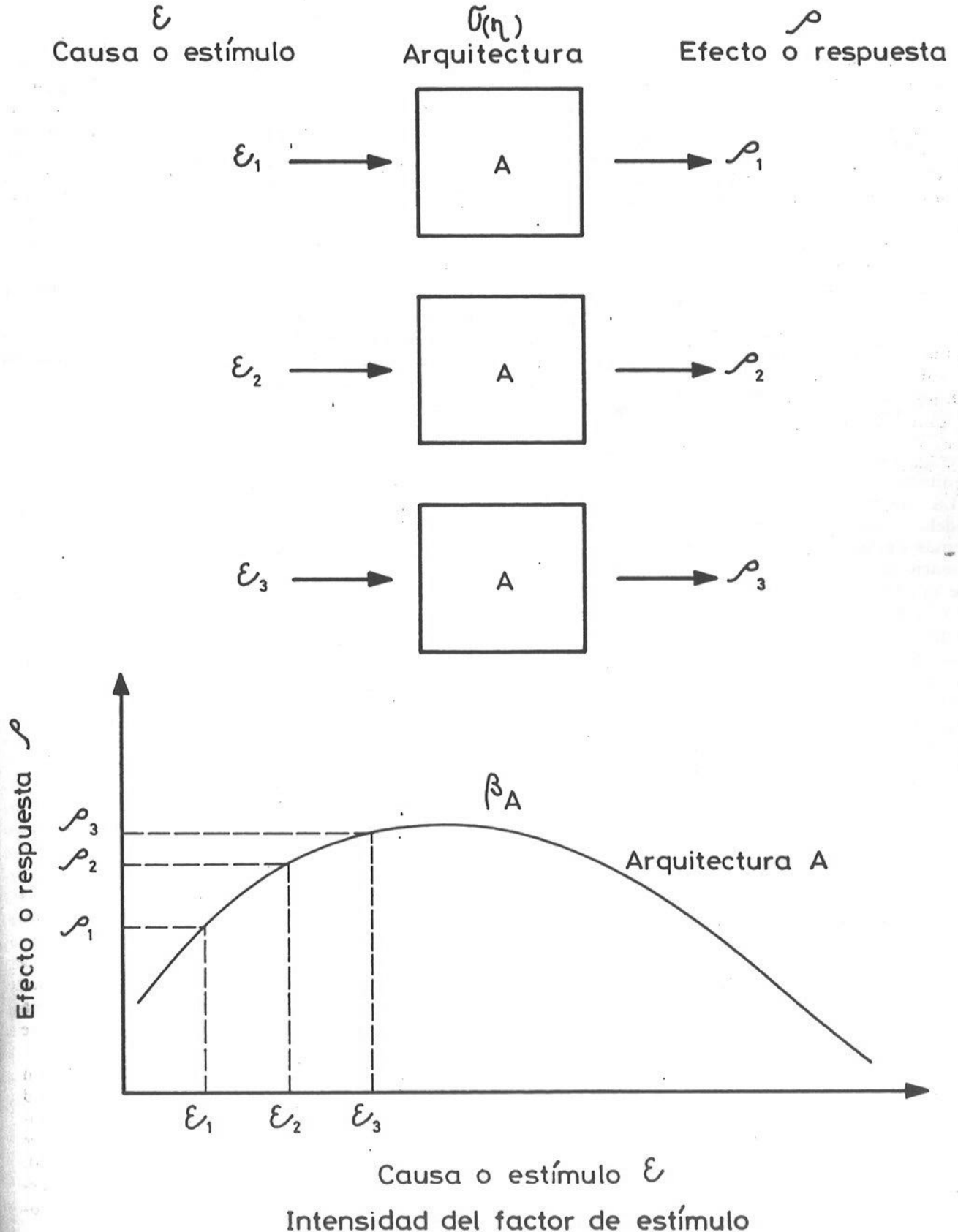


Figura VIII-2. *Esquema ejemplarizado de la variación de la intensidad del factor de estímulo* ε_1, ε_2, ε_3, *en el efecto o respuesta de la biocenosis, interpretado en forma de* ρ_1, ρ_2, ρ_3. La letra mayúscula indica la arquitectura.

Este capítulo se refiere de manera específica al funcionamiento del modelo. No se ha considerado, por lo tanto, en detalle la arquitectura del sistema ecológico ni las transformaciones que pudieran existir en ésta, al cosechar y manejar el modelo diseñado. La interpretación del funcionamiento, en la forma analizada en estas páginas se refiere solamente a los cambios que ocurren en los parámetros necesarios para operar el diseño arquitectónico original.

La arquitectura del modelo define sus características de construcción en las cuales se incluye a los recursos, la fitocenosis, la zoocenosis y el hábitat. Bajo las circunstancias definidas dentro del marco de la arquitectura propia de cada modelo, el funcionamiento de los recursos o abiotopo puede ser parcialmente modificado y, como consecuencia, obtenerse resultados confundidos. En ellos se evalúa como producto del funcionamiento a algunos egresos que sólo correspondan a la transformación interna de la arquitectura.

La cuantificación de los ingresos y egresos al modelo funcional puede estar enmascarada, además de las diferencias originadas en las transformaciones arquitectónicas, por otras causales que no dejan de ser importantes. Las relaciones de causa a efecto deben ser cuantificadas siguiendo una escala de tiempo que corresponda a los requerimientos de la reacción. El tiempo que transcurre desde el instante de aplicación de la causal al instante de detección de la reacción o efecto, es lo que se denomina retardo o histeresis. Algunas reacciones ecosistémicas presentan retardos que van desde algunas horas hasta años o siglos.

El proceso de histeresis es de cuantificación más compleja en problemas relacionados con la arquitectura y transformación de modelos ecológicos. En la resolución de problemas de funcionamiento, el proceso no deja de ser importante, pero su evaluación es más simple y directa siendo, además, la magnitud de la histeresis menor que en el caso anterior.

En la literatura ecológica y silvoagropecuaria, el diseño y análisis de los modelos, se hace corrientemente con un criterio isomórfico empirista. En él, y por razones de simple comodidad y conveniencias del momento, se estudian simultáneamente tres aspectos diferentes del modelo: la arquitectura, la transformación de la arquitectura y el funcionamiento. Es por ello que cada estudio requiere de un nuevo diseño *ad hoc* que se adapte mejor a las circunstancias. La conjugación de los tres aspectos del diseño, en un solo modelo conduce finalmente a aumentar la complejidad y a hacer más difícil la solución de problemas.

El funcionamiento del ecosistema ha sido dividido en etapas y procesos. Las etapas siguen una secuencia lógica que se inicia con el aporte de recursos al sistema. En la primera etapa la secuencia alcanza hasta el nivel de productividad abiótica del sistema, en tanto que en la segunda se discute la utilización de la productividad abiótica y su transformación en productividad vegetal o primaria. La productividad del sistema puede concluir en el primer nivel trófico o puede ser transformada parcial o totalmente por el herbívoro o consumidor primario, siendo las etapas siguientes las del carnívoro primario, secundario, terciario o algún otro nivel más avanzado. Como alternativa general se presentan los consumidores politróficos, y en particular los omnívoros. Una parte de los recursos, ya sea en su nivel de integración de la materia o integrado en organismos vivos, egresa del sistema en tanto que el resto recircula.

PROCESO ABIÓTICO:

Seis procesos fundamentales han sido considerados en el análisis de la productividad abiótica del sistema, siendo uno de ellos el del agua. Los procesos bioquímicos del ecosistema, e incluso algunos físicos cesan de funcionar ante la limitante de las disponibilidades hídricas. Varios estudios analizan en detalle las relaciones hídricas, entre los cuales puede mencionarse a los de Chow, 1964; Craft y Monninger, 1953; Rutter, 1968; Kozlowski, 1968 y Slatyer, 1967.

Los aportes externos de agua tienen dos orígenes diferentes. El aporte natural de agua ocurre por medio de las precipitaciones que se registran en el territorio ocupado por el sistema, siendo la magnitud de este aporte fijada por las características macroclimáticas del biotopo donde se encuentra ubicado el ecosistema. No tiene ninguna dependencia directa con la arquitectura propia el modelo, o si tuviera alguna ésta sería de importancia ínfima e indirecta. Es por ello que el aporte de agua de precipitaciones ha sido considerado una característica propia del macroclima, en el cual, las pequeñas unidades ecosistemáticas no ejercen ninguna acción reguladora sobre la magnitud del aporte (Figura VIII-3).

La magnitud de los aportes de precipitación varía de año en año. El rango de variabilidad está fijado en las características arquitectónicas macroclimáticas de cada zona, y puede ser calculado apriorísticamente (Gastó, 1966). Las diferencias anuales registradas en los aportes hídricos, afectan y hacen variar el funcionamiento del sistema.

Además del aporte de agua líquida o sólida al sistema, puede también existir un aporte gaseoso y de gotitas en suspensión en el aire en forma de neblina. La magnitud de este aporte no se

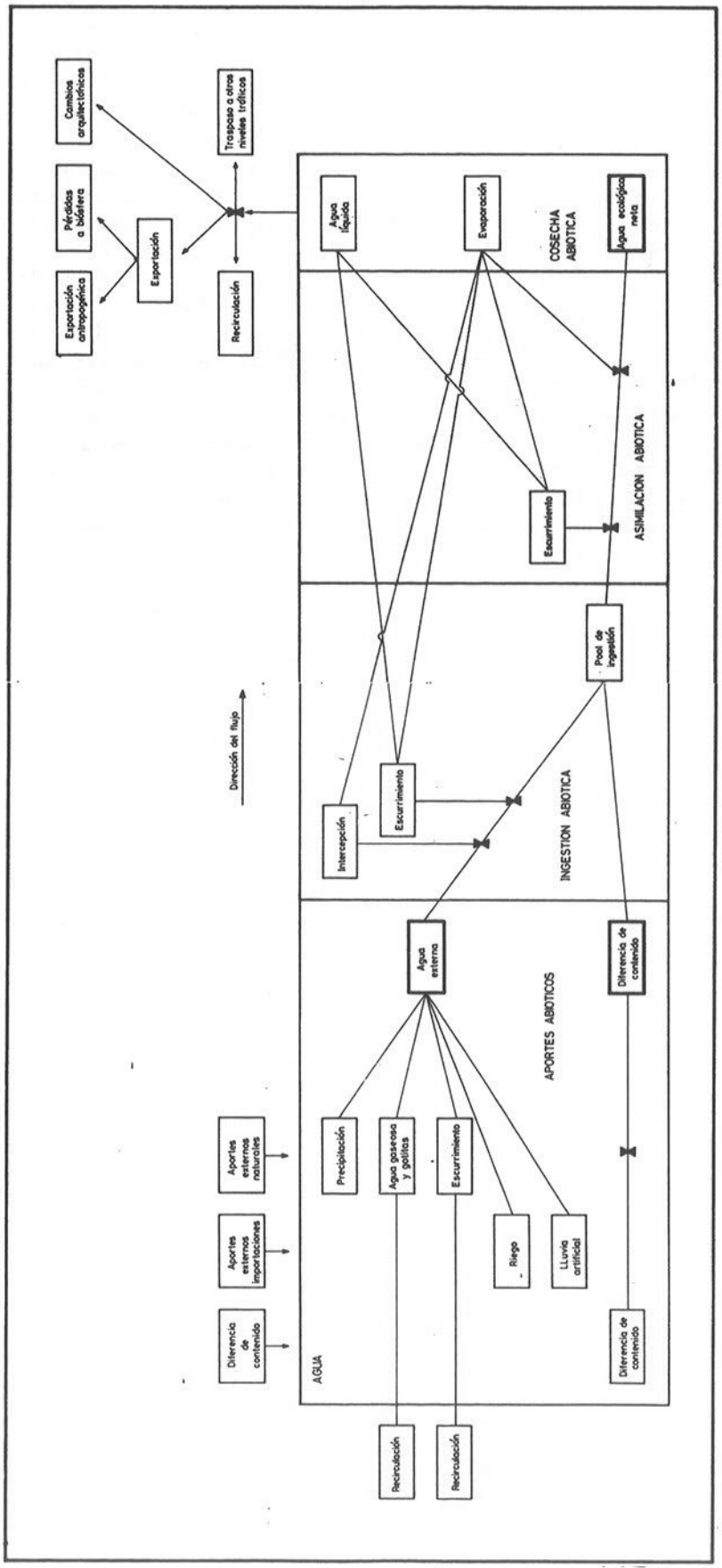


Figura VIII-3. *Aportes y pérdidas hídricas del sistema y modelo abiótico de flujo de agua. El signo* ⧗ *significa regulación arquitectónica y está definido por una ecuación o modelo* ad hoc *para el proceso y etapa específica.*

conoce con precisión, pero algunos estudios indican que bajo circunstancias particulares pueden ser de consideración. En zonas donde existe alta concentración de neblinas, como ocurre en la región costera o en algunos ambientes particulares, el aporte de agua externa en forma de gotitas en suspensión es elevado (Kummerov, 1966). En otros ambientes, donde no existe aporte de gotitas de neblina, la humedad relativa puede ser elevada, al menos durante ciertas horas del atardecer o de la noche, y la gradiente de potenciales hídricos en el sistema suelo-planta-aire puede invertirse. Cuando ello ocurre, el flujo hídrico del sistema va desde la atmósfera al suelo (Arentsen, 1972; Sudsuki, 1969; Sudsuki y Botti, 1972; Slatyer, 1956; Meidner, 1954; Stone, Went y Young, 1950).

La magnitud del aporte de agua gaseosa desde la atmósfera, además de las características macro y mesoclimáticas, está regulada por la arquitectura del ecosistema. En este proceso de captación hídrica desde el follaje, flores o tallos, las características de la fitocenosis regulan directamente el proceso, determinando su capacidad de captación. Destacan por su importancia la superficie de condensación foliar el área de concentración de moléculas y gotas de agua de la atmósfera, la temperatura del aire y del follaje y la gradiente de potencial hídrico. Las características microclimáticas inducidas por la biocenosis, además de la regulación térmica y eólica del hábitat, son fundamentales en el cálculo de la incidencia de la arquitectura en el proceso de aporte natural de agua gaseosa desde la atmósfera.

El aporte de agua proveniente del escurrimiento superficial o profundo desde sistemas ubicados a mayores altitudes, es una de las fuentes hídricas más importantes en terrenos de lomaje o planos ubicados bajo sistemas de mayor elevación. La arquitectura del sistema no afecta a la magnitud ni a la distribución de este aporte, ya que el agua recibida en las localidades inferiores está regulada por la arquitectura y funcionamiento de otros sistemas ubicados en posiciones superiores en el relieve, pero no por el sistema que la recibe.

El aporte extremo puede tener como origen directo la acción antropogénica a través del riego, el cual puede ser en forma de escurrimiento superficial o profundo, elevación de la napa de agua o por aspersión. La regulación del aporte hídrico en forma de riego no es afectado por las características arquitectónicas del sistema. El pool de aportes hídricos es la resultante de la suma de las disponibilidades provenientes de cuatro orígenes diferentes: precipitación, agua gaseosa de la atmósfera, escurrimiento superficial y profunda y riego.

Además de los aportes externos al sistema, el cálculo del funcionamiento incluye también los aportes propios. Uno de ellos es la diferencia del contenido hídrico del suelo, que como se indica en la figura, puede ser positivo o negativo, ya se trate de una disminución del contenido hídrico original o de un aumento de éste. El agua empleada en rellenar el contenido hídrico está regulada por la arquitectura y funcionamiento del ecosistema. La capacidad de almacenamiento de agua aprovechable en los diversos suelos y regímenes es muy variable (Penman, 1970). La importancia del agua en la regulación del crecimiento vegetal, especialmente en zonas con estaciones o períodos prolongados de sequía, se debe a que es uno de los mecanismos reguladores del crecimiento vegetal más importantes. El resto de los aportes internos proviene de la recirculación del líquido contenido en los tejidos de los organismos, en la orina, en las heces fecales y en otras fuentes de menor importancia.

Sólo una fracción del agua externa aportada al sistema puede ingresar al agua ingerida; el resto se pierde sin incorporarse al sistema. El primer mecanismo que afecta las pérdidas hídricas del sistema es la evaporación de una parte del agua interceptada por la vegetación, la cual se produce directamente desde la cubierta vegetal, sin que alcance a tocar el suelo o a incorporarse al sistema (Zinke, 1967; Thorud, 1967; Patrick, 1966; Monninger, 1951; Goodell, 1963; Johnston, 1971).

La arquitectura fitocenósica y algunas características del hábitat tales como temperatura, humedad relativa del aire, movimiento de masas de aire, dominancia vegetal, forma y posición del follaje, características de la cutícula, intensidad de la precipitación y otros parámetros regulan las pérdidas por evaporación del agua interceptada. En cada caso debe calcularse aunque frecuentemente no constituyen una alta proporción de las pérdidas del agua aportada. De los líquidos que alcanzan la superficie edáfica, una parte no logra incorporarse al sistema y se pierden como escurrimiento superficial. El remanente constituye el pool de agua ingerida. Las pérdidas por escurrimiento están reguladas por otros factores del sistema. La literatura menciona entre los más importantes la pendiente del terreno, cubierta vegetal, capacidad de infiltración del suelo, permeabilidad, intensidad de aportes hídricos externos, contenido de humedad del suelo y otras características ecosistemáticas definidas por la arquitectura.

El pool de agua ingerida resulta de la suma del agua externa aportada más el agua propia del sistema. Una parte del agua ingerida se pierde luego por escurrimiento superficial o profundo y va a complementar la cosecha de agua líquida del sistema. No todo el agua de escurrimiento

llega a ser cosechada, pues una fracción de ésta se pierde directamente por evaporación.

Una parte del agua ingerida sale fuera del sistema como agua líquida y se aleja de los cauces que van directamente a la planta para ser usada en el proceso de transpiración o bien como un componente del tejido vegetal. La proporción de agua perdida en este proceso está regulada por las características arquitectónicas del diseño. Del remanente de agua ingerida, una parte se pierde por evaporación y otra por transpiración estando ambas proporciones también reguladas por la arquitectura ecosistemática. El concepto de evapotranspiración potencial es de gran valor en la investigación y manejo del recurso hídrico en el ecosistema (Penman, 1970).

Las pérdidas de agua gaseosa se han dividido en evaporación y transpiración. La razón de esta división es cuantificar las pérdidas hídricas por evaporación, que supuestamente no tienen incidencia directa posterior en el proceso funcional de productividad primaria. La cantidad de agua perdida en el proceso de transpiración está, en cambio, relacionada con la productividad de la fitocenosis.

Las variaciones en la tasa de transpiración de las diversas especies vegetales es muy baja, siendo el clima el factor principal de regulación y por ello se puede decir que las necesidades hídricas de un cultivo están fijadas más que por el cultivo mismo, por el clima. Cuando no existen limitaciones hídricas, el crecimiento del cultivo es proporcional a la evapotranspiración potencial del período de crecimiento (Penman, 1970).

La energía fijada por el proceso de fotosíntesis y que soporta a todas las formas de vida es de origen solar, una parte de la cual se acumula en la biocenosis antes de ser vuelta a irradiar a la biósfera como calor (Woodwell, 1970). La totalidad de la vida terrestre está, por lo tanto, fuertemente afectada por las variaciones en las radiaciones solares recibidas (Oort, 1970).

El proceso energético del sistema se inicia con el aporte de energía luminosa proveniente del sol, una fracción de la cual, aproximadamente el 45%, corresponde a los rangos de longitudes de onda fotosintetizables. El remanente en su gran mayoría es energía térmica, además de otras longitudes que en términos cuantitativos de aportes energéticos son de escasa significación (Figura VIII-4).

El aporte de energía luminosa puede ser suplementado con otros adicionales o importaciones de luz producida artificialmente con electricidad u otros medios. La descomposición de esta luz es también en longitudes capaces de incorporarse al proceso de fotosíntesis y en otras longitudes mayores o menores que no pueden incorporarse a los compuestos orgánicos que elabora la fitocenosis. Además, en sistemas heterotróficos, los aportes de materia orgánica elaborada en otros sistemas puede ser importante. El cauce que sigue esta energía es diferente a la del proceso de fotosíntesis, ya que no existe elaboración de productos orgánicos.

Aproximadamente, un 30% de la radiación solar se pierde por reflección (Penman, 1970), y del remanente, otra porción toca el sistema y se refleja en longitudes de onda no fotosintetizables, preferentemente en energía degradada o calórica. Una fracción de la energía luminosa es transmitida a través del follaje y pasa finalmente a perderse en forma de calor. Del remanente energético asimilado, parte de la energía se transforma en calor y luego se irradia quedando la energía utilizable en la productividad bruta, de la cual una parte se pierde en el proceso de respiración, al transformarse en calor, mientras el remanente se considera energía ecológica neta.

La cantidad de biomasa neta producida es, aproximadamente, equivalente al 1% de la radiación solar recibida, aunque el valor resulta generalmente menor, fluctuando entre sólo 8 y 35 por 10.000, de acuerdo al grado de intensificación de la agricultura (Penman, 1970). La energía propia del sistema no tiene pérdidas por transmisión ni por cambio de longitud de onda como ocurre con la energía luminosa. En cambio, las pérdidas por respiración son análogas a las de la energía luminosa fotosintetizada previamente.

La productividad abiótica de energía se categoriza en energía luminosa, energía calórica y energía ecológica neta utilizable en el proceso de productividad primaria.

Se ha estimado que la energía fijada en la tierra al nivel del productor primario es de alrededor de 164 mil millones de toneladas métricas. De ésta, sólo el 5 por ciento se halla fijada en ecosistemas agrícolas y utilizada por el hombre, siendo la cantidad de combustible fósil extraído equivalentemente aproximada a la misma cantidad de energía (Woodwell, 1970).

En algunos lugares, la proporción de energía fotosintetizada es muy baja debido a la falta de agua, pero en otros se debe a la ineficiencia de las prácticas culturales. La obtención de los beneficios máximos derivados del aporte limitado de agua se logra con arquitecturas silvoagropecuarias adecuadas, que incluyen, entre otras, buenas variedades, buen manejo del suelo y del cultivo, sanidad vegetal y control de plagas (Penman, 1970).

El funcionamiento de la biocenosis requiere de la circulación o paso de nitrógeno, oxígeno, agua, anhídrido carbónico, todos lo cuales incluyen una fase gaseosa y tienen mecanismos autorreguladores. Cualquier aumento exagerado

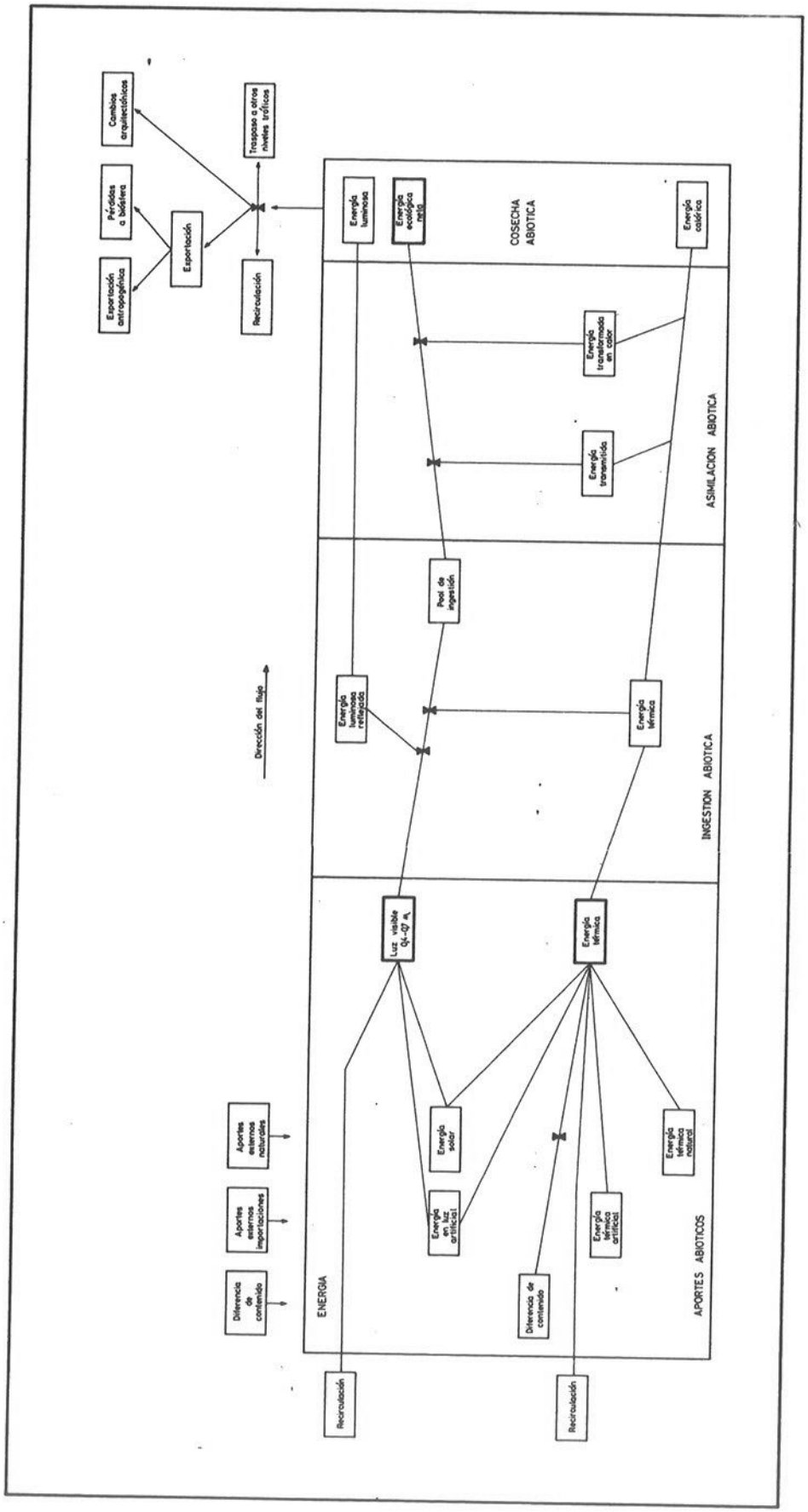


Figura VIII-4. *Aportes y pérdidas energéticas del sistema y modelo abiótico del flujo de energía.*

de uno se compensa automáticamente con la regulación del otro (Borman y Likens, 1967).

El nitrógeno es uno de los elementos nutritivos escenciales para el normal funcionamiento de la fitocenosis, el cual ha sido ampliamente estudiado (Delwiche, 1956; Stewart, 1966; y Bond, 1967; Sanfrany, 1974; y Greenwood *et al.* 1974). Se le ha considerado en una categoría diferente del resto de los elementos minerales por constituir un recurso *sui generis* (Figura VIII-5). El aporte de nitrógeno a un sistema no deriva del material generador, sino que de la atmósfera, y su absorción o fijación por el vegetal o animal, al contrario de lo que ocurre con el carbono, hidrógeno y oxígeno, no es directa. Se requiere de procesos especiales de fijación, en los cuales el sistema debe elaborar una arquitectura *ad hoc* e invertir cantidades considerables de energía. La magnitud de sus requerimientos, unido a sus características ecológicas propias, similares en algunos aspectos a las del agua, hacen que corresponda ser tratado en forma aislada del resto de los nutrientes sedimentarios esenciales para los vegetales.

Los aportes externos de nitrógeno al sistema pueden dividirse en dos: aquellos que ingresan al sistema después de haber sido fijados en compuestos utilizables por la biocenosis, y los aportes que deben ser fijados por el sistema mismo. Los aportes externos de fertilizantes nitrogenados están limitados por la magnitud de las importaciones. La recirculación del nitrógeno sintetizado puede constituir una fuente importante de aportes, especialmente en sistemas ganaderos. Las diferencias en el contenido de nitrógeno del suelo, pueden explicar el funcionamiento del sistema cuando las variaciones entre el contenido inicial y final son muy elevadas. Los aportes de nitrógeno molecular atmosférico (N_2) son en la práctica ilimitados, ya que el contenido de nitrógeno del aire alcanza a 79% y la mayoría de los sistemas silvoagropecuarios se desarrollan dentro de límites cercanos a este valor; sin embargo, frecuentemente éste es el elemento limitante, no porque el aporte de nitrógeno de aire sea insuficiente, sino porque la capacidad de fijación es muy baja; devolviéndose el resto a la atmósfera sin haberse incorporado al sistema. La capacidad de fijación biológica de nitrógeno está limitada fundamentalmente por la disponibilidad de energía para los microorganismos que operan en mutualismo con algunas leguminosas u otros grupos de plantas de las cuales derivan su alimento. Los microorganismos independientes, tales como algunos grupos de algas, *Clostridium*, *Azotobacter* y otros en los cuales el proceso de fijación biológica es también costoso en términos energéticos, obtienen su energía de materia orgánica en descomposición. El costo energético de fijación de nitrógeno ha sido calculado en 147 Calorías por mol de N_2, es decir por cada 28g (Delwiche, 1970).

El pool de ingestión resulta de la conjugación de una fracción del aporte de nitrógeno fijado fuera del sistema más el nitrógeno proveniente de la fijación biológica. La capacidad de asimilación de nitrógeno a partir del pool de ingestión se reduce por tres cauces diferentes: denitrificación, lixiviación y fijación en el suelo en forma inaprovechable por las plantas, siendo el remanente el nitrógeno ecológico neto.

Los elementos nutritivos pueden ser extraídos desde formas minerales estables para luego de ser solubilizados, y transformados en iones en solución que pueden ser absorbidos por el complejo edáfico coloidal intercambiados con las raíces de las plantas (Albrecht, 1956), forma en la cual el hombre puede hacer uso de los minerales de las rocas.

Los ciclos de elementos con fases intermedias sedimentarias, tales como fósforo, calcio y magnesio son también importantes. Estos elementos sufren una pérdida continua por el proceso de erosión y otros que trasladan los iones para luego ir a dar al mar. El reemplazo de elementos de ciclo sedimentario depende de la intemperización de la roca, adición de gases volcánicos, o del movimiento biológico desde el mar a la tierra (Borman y Likens, 1967).

El proceso dinámico de intemperización de rocas y de liberación de nutrientes minerales permite la vida sobre la tierra en tanto que las prácticas de conservación de suelos permiten minimizar las pérdidas de los iones ya en solución. Bajo condiciones naturales, los minerales intemperizados no se pierden aceleradamente fuera del suelo, siendo absorbidos por los microorganismos del suelo y por las plantas (Albrecht, 1956).

Los nutrientes minerales presentan características diferentes de acuerdo al elemento de que se trate. Es posible, sin embargo, agruparlos en un solo proceso general, aunque en algunas circunstancias se comportan haciendo excepción de éste. Los aportes internos del sistema se originan en la recirculación de elementos minerales en estado aprovechable y en la diferencia de contenido de nutrientes aprovechables y en la diferencia de contenido de nutrientes aprovechables. El edafótopo y el material generador contenido bajo la capa de suelo utilizada por la biocenosis posee también elementos minerales, aunque la mayor proporción de ellos se encuentran en estado inaprovechable por los organismos vivos. Algunas partículas sólidas, conteniendo nutrientes minerales pueden ser aportadas al sistema empleando el agua de riego o de escurrimiento como vehículo de transporte; en otros sistemas, las partículas son lleva-

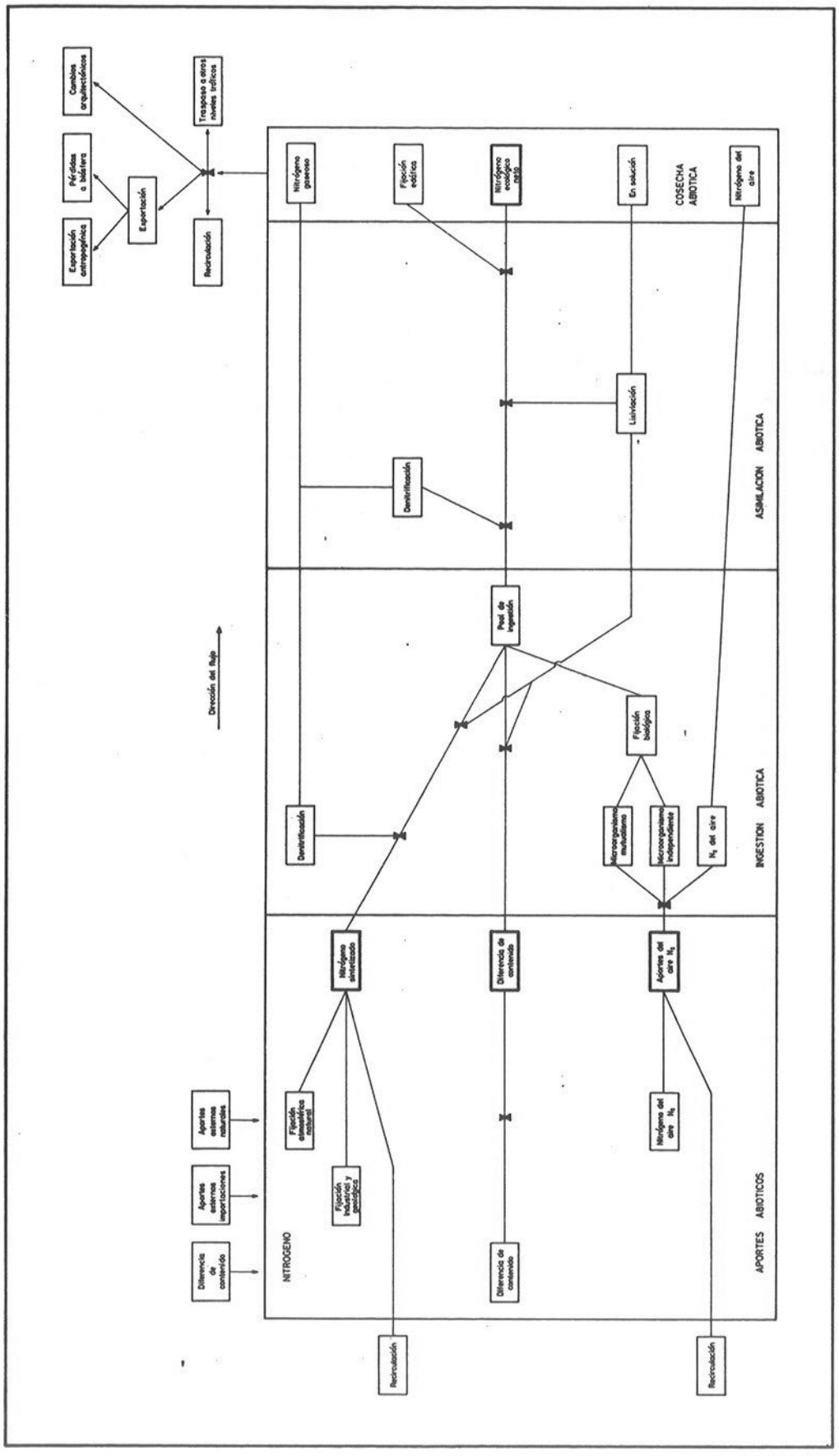


Figura VIII-5. *Aportes y pérdidas de nitrógeno al sistema y su modelo abiótico del flujo.*

das por el viento. En el primer caso se trata de partículas provenientes de depositaciones originadas en erosión hídrica y, en el segundo, de erosión eólica, aunque algunas partículas tienen otros orígenes, especialmente polución. La liberación de minerales a través del proceso de intemperización, y los aportes y pérdidas por erosión son las determinantes principales de las disponibilidades de estos recursos (Borman y Likens, 1967).

Los fertilizantes minerales pueden ser aprovechables directamente en su totalidad o sólo una fracción de ellos, quedando el remanente no aprovechable, del cual una parte puede transformarse y hacerse aprovechable. Algunos de los nutrientes fijados biológicamente en el proceso de funcionamiento del sistema pueden, posteriormente, transformarse en elementos inaprovechables por la biocenosis; aunque eventualmente pueden ser reliberados.

La mayor proporción de los nutrientes minerales contenidos en el sistema en estado inaprovechable permanece como tal en cada etapa de funcionamiento del sistema ecológico. Una parte de éstos se pierde como erosión sin ser ingresados al sistema, y el resto puede transformarse en elementos aprovechables, luego que la arquitectura del sistema ha ejercido su acción.

El aprovechamiento de los nutrientes minerales depende de la capacidad de asimilación del sistema; considerándose en su fase inicial la capacidad de liberación de la arquitectura ecosistémica. Algunos de los nutrientes liberados y fijados ingresan al pool de ingestión. A este último pueden ingresar los nutrientes aprovechables aportados al sistema. Una parte de éstos, sin embargo, se pierde en forma gaseosa o en el proceso de lixiviación, fuera de otra parte del remanente que requiere ser fijada biológicamente (Figura VIII-6).

Luego de ingresar al pool de ingestión, algunos nutrientes se pierden en forma de gases, solución o en partículas. Una fracción de los nutrientes originalmente libres desaparece al ser fijados en compuestos inaprovechables y el remanente constituye los nutrientes minerales ecológicos netos.

Los ciclos sedimentarios son, a menudo, de más fácil alteración por el hombre que el ciclo del nitrógeno y del carbono. La alteración del sistema, al efectuar transformaciones arquitectónicas antropogénicas puede reducir los nutrientes minerales almacenados y restringir consecuentemente las disponibilidades de los elementos y reducir la productividad (Broman y Likens, 1967).

Los elementos minerales del ecosistema pueden perderse en forma de partículas sólidas, de iones en agua en movimiento, en el coluvio, lo cual se denomina egreso geológico; también pueden perderse por difusión gaseosa o transporte de partículas o gases por el viento y ello se denomina egreso meteorológico y finalmente, otro cauce de egreso es la actividad de los animales, entre los cuales se incluye al hombre, lo cual recibe el nombre de egreso biológico (Borman y Likens, 1967).

La cantidad de recursos que ingresan a un sistema ecológico en equilibrio tiene necesariamente que ser igual al egreso. Si no es así, en el caso de que el egreso fuera menor al ingreso se estarían acumulando recursos y, por lo tanto, el equilibrio se rompería. En caso contrario, cuando el egreso es mayor que el ingreso ocurre una disminución neta del sistema, lo cual también es, en sí, una situación de desequilibrio.

Un ejemplo de esto es el origen de la salinidad de los suelos aluviales que se encuentran en diversas localidades y que se debe principalmente al agua de riego, y otros remanentes que provienen del mar o que tienen un origen eólico. El agua, que contiene calcio, magnesio y sodio, al evaporarse y ser transpirada forma precipitados de carbonatos de calcio y de magnesio, mientras los iones de sodio se acumulan al ser absorbidos por las partículas coloidales de arcilla. La resultante de este proceso son los suelos defloculados, de baja permeabilidad y porosidad, que son además difíciles de trabajar. La alta concentración salina impide o dificulta la germinación de la semilla y dificulta la absorción de agua y de nutrientes por las plantas (Jacobsen y Adams, 1958). La salinización del suelo es un problema de funcionamiento donde los egresos salinos, especialmente de sodio, en lugar de ser retirados del sistema se acumulan gradualmente en el perfil hasta que concluyen por alterar sustancialmente su arquitectura (Jacobsen y Adams, 1968).

Desde el punto de vista del primer nivel de integración, el de la materia pudiera ser de interés hacer un balance general del agua, energía, nitrógeno, oxígeno, anhídrido carbónico, y elementos minerales en general. La cuantificación de los ingresos y egresos de cada ítem daría una idea general del funcionamiento del ecosistema, aunque desde un punto de vista ecológico eso es de escaso valor o representa sólo un enfoque parcial de un problema de mayor complejidad.

El estudio del funcionamiento del ecosistema, para que tenga valor, debe hacerse en relación al segundo nivel de integración o nivel de la naturaleza. De allí que no sea de tanto interés conocer la cantidad total de un determinado recurso como sus disponibilidades ecológicas en términos de productos o cauces que conduzcan a una utilización ecosistémica, especialmente silvoagropecuaria.

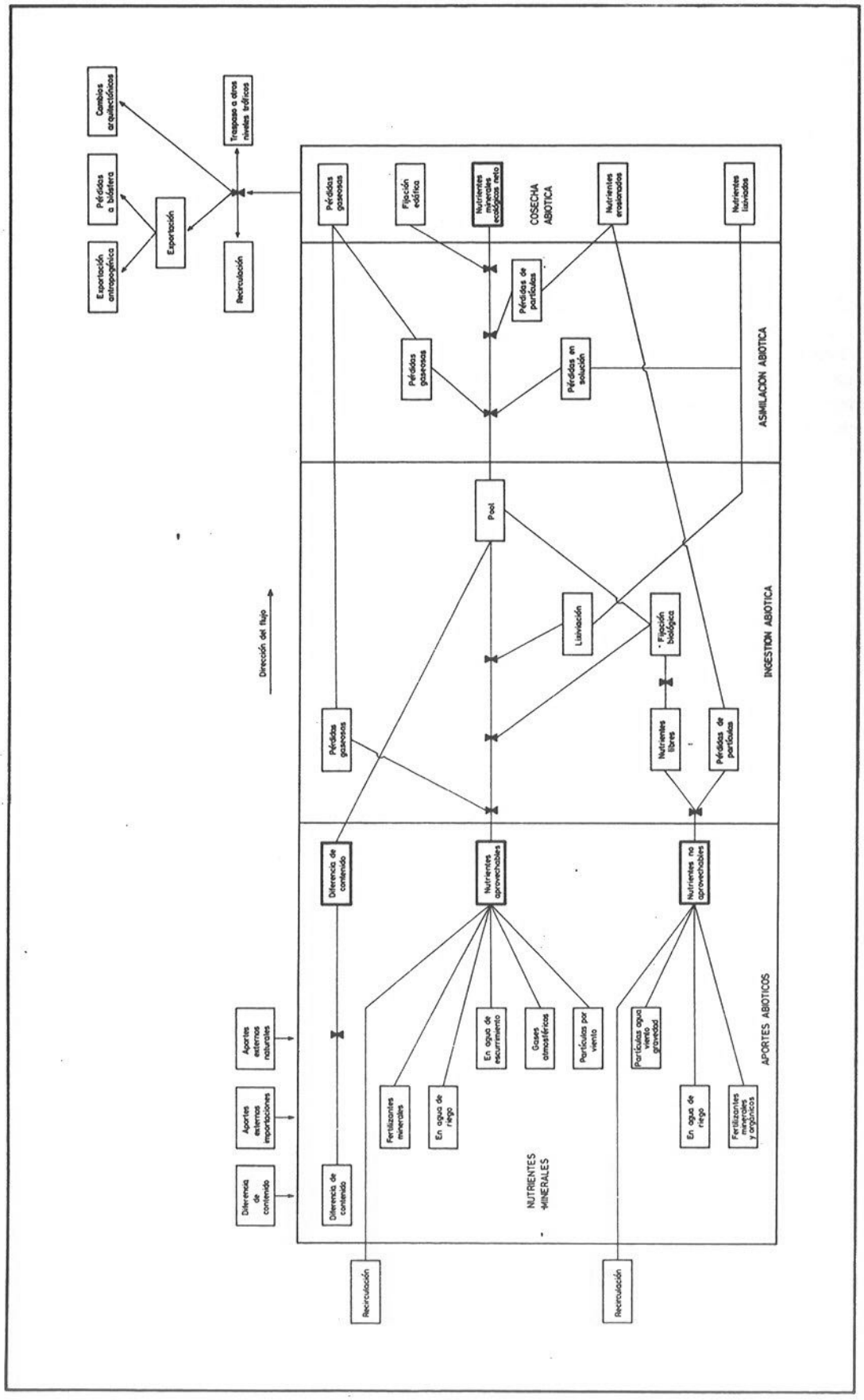


Figura VIII-6. *Aportes y pérdidas de nutrientes minerales al sistema y su modelo abiótico de flujo.*

La primera etapa de cosecha de cualquier ecosistema es la cosecha abiótica. Cualquiera que sea la arquitectura de éste, ya se trate de un bosque, una pradera, o simplemente de un barbecho, los recursos que ingresan al sistema se transforman dentro de éste, egresando por cauces diversos, algunos de los cuales pueden ser diferentes a los de los ingresos.

El valor ecológico del recurso difiere de acuerdo a su estado y conducto por el cual egresa del sistema o pasa a la etapa siguiente de producción o transformación. El valor ecológico del agua del sistema, a pesar de ser químicamente la misma agua, es diferente si se trata del agua que egresa por evaporación, por transpiración, en forma de agua líquida, o en forma del agua contenida en el tejido.

Una fracción de los estímulos han sido denominados ecológicos netos, fracción que se refiere específicamente a aquellos que pueden ser utilizados en etapas tróficas más avanzadas. Del egreso total del sistema, es de especial interés conocer además del agua ecológica neta, al nitrógeno, energía nutrientes minerales, anhídrido carbónico y oxígeno, todos ellos expresados en términos ecológicos netos.

El anhídrido carbónico y el oxígeno que ingresan al sistema sufren transformaciones menores y pueden ser utilizados directamente en su estado natural, encontrándose frecuentemente en cantidades elevadas; sin embargo, se pueden comportar como elementos limitantes. El oxígeno proviene del aire, donde constituye un 21% del total, se origina en el proceso de fotosíntesis donde se libera por la descomposición de las moléculas de agua, empleando energía luminosa. El oxígeno libre no sólo soporta la vida aeróbica, sino que tiene su origen en ésta ya que el existente en la atmósfera es, probablemente, en su mayoría, de origen biológico (Cloud y Gibor, 1970).

El ciclo del carbono no se discute en detalle en este trabajo, pero mayores antecedentes se presentan en los estudios de Bolin (1970), Ryther (1963), Lieth (1963), y Rabinowitch y Govindjee (1969). Lo mismo ocurre con el ciclo del oxígeno (Cloud y Gibor, 1970, Berkner y Marshall, 1965; Cloud, 1968 y Olson, 1970).

El objetivo de la utilización del sistema es variable de acuerdo a la organización del hombre y a las circunstancias particulares de cada localidad. Es así como en algunos sistemas el interés primordial sea la producción de energía eléctrica o en el riego de otros ecosistemas. Cuando este es el caso, se trata de maximizar la cosecha de agua a través del funcionamiento y arquitectura del modelo. El agua perdida por evaporación, es en cambio, de poco interés silvoagropecuario, pero no ocurre así con el agua transpirada, que aunque egresa del sistema y no es utilizable directamente, ejerce una acción reguladora de la productividad vegetal.

En sistemas cuyo objetivo es la producción vegetal, se trata de maximizar el agua ecológica neta, es decir la proporción de agua de transpiración, y la contenida en los tejidos, y minimizar las pérdidas por evaporación y la cosecha de agua líquida. En manejo de cuencas hidrográficas se trata de maximizar la cosecha de agua líquida, a expensas de la evaporación, transpiración y agua del tejido.

La energía ingresada al sistema, es principalmente de naturaleza luminosa, acompañada de una fracción de ondas de otras longitudes. Además, ingresa ocasionalmente energía contenida en compuestos orgánicos tales como frutos, vegetales y estiércol de corral que se utiliza como fertilizante o alimento. Una porción muy alta de esta energía empleada como energía ecológica se pierde en forma de luz reflejada y de energía calórica. La fracción empleada como energía ecológica neta fluctúa corrientemente en alrededor del 1% del aporte. La fracción de la materia orgánica remanente al nivel de la cosecha abiótica, puede ser utilizada posteriormente en la etapa del herbívoro o carnívoro.

En ecología silvoagropecuaria se trata de minimizar las pérdidas de nitrógeno gaseoso, fijación edáfica, nitrógeno en solución y nitrógeno del aire, siendo el objetivo maximizar al nitrógeno ecológico neto, el cual es el disponible para la fitocenosis. Aun cuando el ingreso de nitrógeno pudiera ser muy elevado, y de hecho lo es, pues el contenido del aire es alto, la limitante principal a la producción de nitrógeno ecológico es la capacidad fijadora del sistema, capacidad que no puede ser aumentada en transformaciones arquitectónicas, más allá de ciertos límites.

Cuando las disponibilidades de nitrógeno ecológico neto constituyen una limitante al empleo optimizado de disponibilidades no limitantes de otros recursos ecológicos netos, puede procederse a importar nitrógeno fijado fuera del sistema. Con ello se logra elevar sustancialmente la canalización del nitrógeno a cauces utilizables por la fitocenosis.

Los nutrientes minerales también se pierden en forma de gases, soluciones lixiviadas, erosión eólica e hídrica. Una fracción de los nutrientes puede ser fijados por el suelo y hacerse inaprovechable. En términos ecológicos corresponde a una reducción de las disponibilidades ecológicas netas de nutrientes. El anhídrido carbónico y el agua son utilizados directamente como tales, y no necesitan de transformaciones o fijaciones en el sistema. Pueden constituir limitantes cuando la tasa de difusión o de movimiento de masas del gas está limitada por la biocenosis o el

edafótopo, siendo el mecanismo limitativo principal a las disponibilidades de estos recursos el movimiento hasta alcanzar el tejido donde se les requiere. No son limitantes ni en cantidad ni por algún proceso de fijación o absorción. Es por ello que el mejoramiento edáfico del oxígeno ecológico neto no se hace fertilizando la atmósfera con el gas, sino que con araduras, rastrajes, y otras prácticas arquitectónicas que mejoran el movimiento de los gases en el suelo. Estas prácticas, además, aumentan las pérdidas del anhídrido carbónico que se acumula en exceso en el suelo, junto a las raíces. Otras prácticas arquitectónicas contribuyen a mejorar la estructura y porosidad del suelo, con lo cual, además de lograrse un funcionamiento más adecuado del oxígeno y del anhídrido carbónico, se logran crear condiciones más favorables para otros nutrientes minerales.

La cosecha abiótica, puede seguir variados cauces de canalización (Figura VIII-7). Es posible, sin embargo, establecer cinco cauces principales de transferencia de la cosecha. Una parte considerable se exporta fuera del sistema. Esto no es necesariamente una pérdida, estimada desde un punto de vista antropogénico, pues una parte considerable de las exportaciones puede canalizarse hacia el hombre y constituye las exportaciones antropogénicas. El resto sale fuera del sistema e ingresa como constituyente

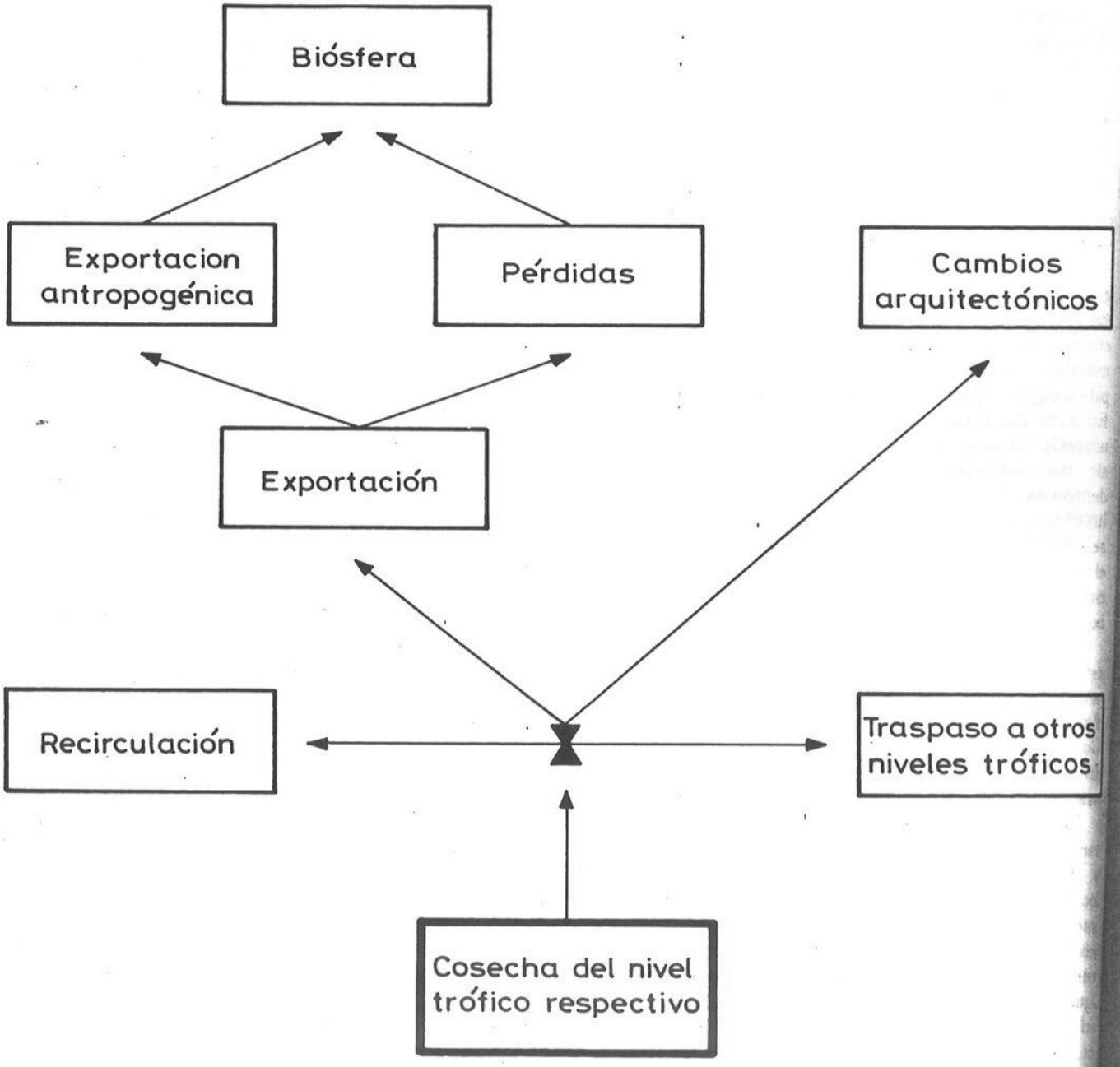


Figura VIII-7. *Esquema de los canales de extracción de la productividad abiótica.*

de los ciclos biogeoquímicos generales de la biósfera.

Otra parte de la cosecha se acumula en el sistema, cambiando su arquitectura. Este cauce de canalización arquitectónica es bidireccional, lo cual significa que puede ocasionar una mayor capitalización arquitectónica o bien un desgaste de la arquitectura, entregando recursos de exportación, recirculación o de utilización a otros niveles tróficos.

Las transferencias arquitectónicas de la cosecha son difíciles de evaluar cuantitativamente. Generalmente se confunden y se considera como productividad abiótica neta, recursos que sólo se están extrayendo del sistema. En la transformación de sistemas naturales de cultivos, una parte elevada de la cosecha abiótica es fruto del proceso residual de destrucción de la arquitectura original. La mayor productividad que se logra en los terrenos de cultivos de transformación reciente desde un bosque o pradera, es fruto de la transformación de la arquitectura original. Los nutrientes minerales, intercambio gaseoso del suelo, infiltración hídrica y otras características del funcionamiento del sistema se originan en las propiedades arquitectónicas de estructura, porosidad, nutrientes disponibles y otras, que son consecuencia de su estado anterior.

La recirculación de recursos es fundamental en el normal funcionamiento del sistema. La proporción de recirculación de nutrientes minerales es muy elevada, pero no ocurre así con el agua y la energía, que casi en su totalidad no recirculan sino que pasan por el sistema. El nitrógeno, en cambio, puede presentar una tasa de recirculación muy variada siendo la recirculación de O_2 y CO_2 de escasa significación. Cada recurso tiene grados de recirculación diferentes de acuerdo a la arquitectura y manejo del funcionamiento.

La utilización en niveles tróficos más avanzados depende de las disponibilidades ecológicas netas de los recursos y de sus proporciones. La mayor parte de la productividad abiótica ecológica neta es utilizable por el nivel trófico vegetal o del productor primario. Una fracción de éstos puede ser utilizada directamente en etapas más avanzadas, tales como las del herbívoro o carnívoros; ejemplos de ello lo constituyen el agua utilizada para la bebida, cuando ésta se produce *in situ* y algunos minerales que el animal consume directamente del recurso abiótico sin pasar por el vegetal.

Productividad vegetal

La productividad primaria del ecosistema es la resultante del proceso general de funcionamiento de los recursos a través de su paso por la arquitectura fitocenósica. Para que la productividad vegetal ocurra se requiere que existan aportes ecológicos netos y que éstos puedan ser empleados por la fitocenosis. Los aportes ecológicos netos no son otra cosa que la fracción de los recursos que pueden ingresar directamente al proceso de transformaciones físicas y bioquímicas internas de la fitocenosis.

Por tratarse aquí de un estudio ecológico, no se pretende conocer ni analizar lo que sucede a un organismo individual luego de recibir los aportes externos. El objetivo, en cambio, es estudiar a la fitocenosis como una unidad funcional. Es por ello que ha sido necesario recorrer un conjunto de etapas complejas y numerosas hasta llegar a definir el concepto de recursos ecológicos netos.

Los estudios fisiológicos no requieren de esta definición, por cuanto sólo interesa conocer cuantitativa y cualitativamente el proceso interno de funcionamiento del vegetal. Los estudios ecológicos, en cambio, utilizan los conocimientos fisiológicos existentes como una herramienta para explicar el proceso general de funcionamiento de la fitocenosis. Para ello es necesario, además, hacer uso de otras ciencias hasta lograr integrar los componentes del ecosistema en una sola unidad, integrada funcional y arquitectónicamente.

Tres de los recursos ecológicos netos aportados a la fitocenosis, el agua, la energía y el anhídrido carbónico se combinan para formar glucosa. El compuesto energético fundamental de la vida del planeta y funcionamiento del ecosistema es este carbohidrato no estructural, que incorpora en sus moléculas parte de la energía contenida en los rayos solares, sin la cual el sistema ecológico deja de funcionar. En este proceso de formación del carbohidrato se elimina oxígeno como subproducto (Figura VIII-8).

$$6H_2O + 6CO_2 + 673 \text{ Calorías} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2.$$

La combinación de glucosa con nutrientes minerales, oxígeno y nitrógeno, en diversas etapas del proceso bioquímico interno, concluye en la formación de compuestos orgánicos más complejos. Como resultante de este proceso se forma grasa, carbohidratos no estructurales, celulosa, lignina, proteína, minerales, agua, anhídrido carbónico, oxígeno y energía térmica.

Los productos sintetizados por la planta se canalizan hacia los diversos tejidos de la fitocenosis donde son almacenados, o se emplean en la formación de nuevos tejidos o se pierden en el proceso de respiración. La canalización intrafitocenósica está regulada por las características arquitectónicas del sistema. De manera general, pueden clasificarse en flores, polen, néctar, frutos, hojas, tallos, tronco, corteza, savia,

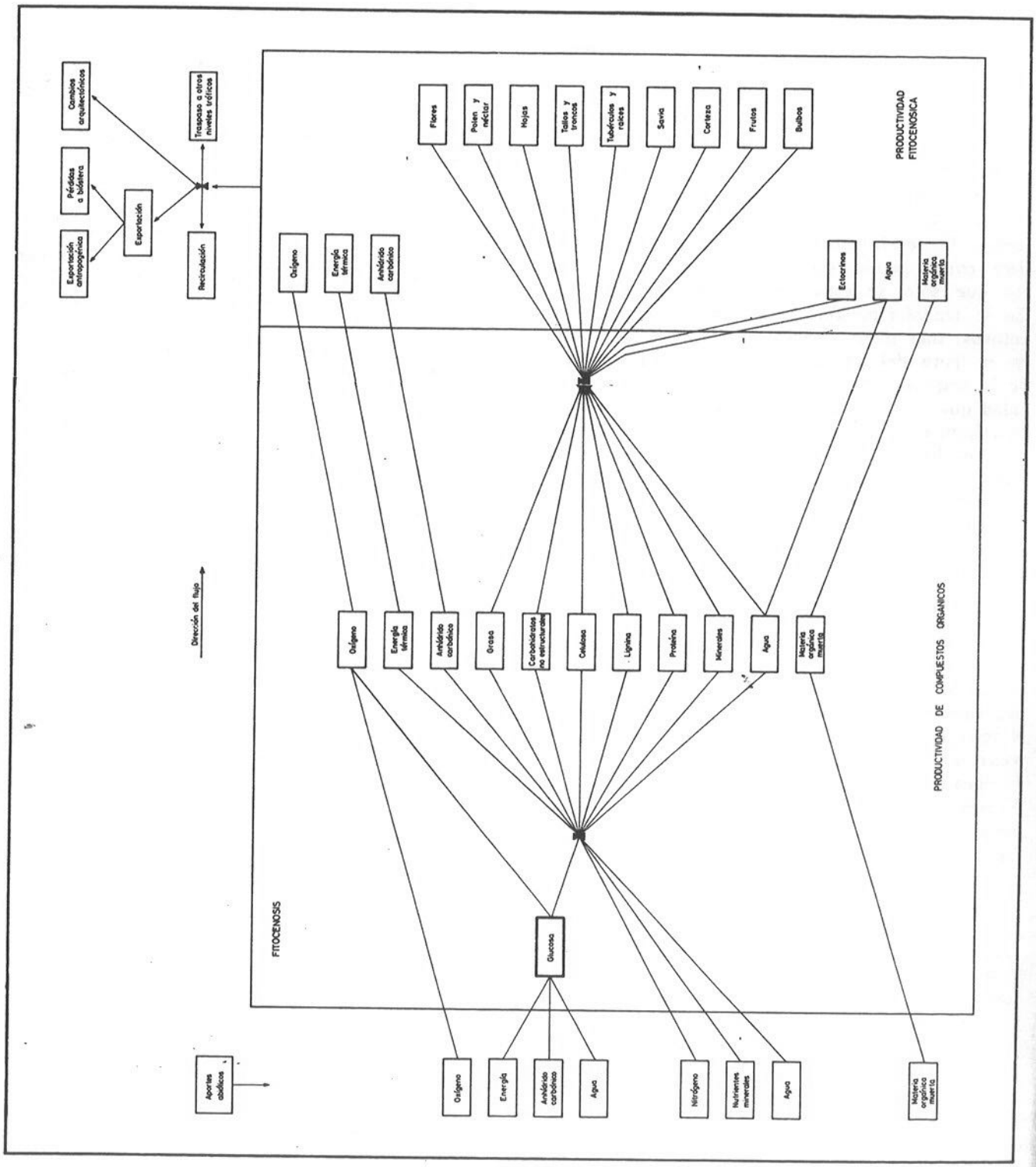


Figura VIII-8. *Aportes ecológicos netos a la fitocenosis fotosintetizadora y su transformación en los compuestos básicos del vegetal.*

tubérculos, bulbos y raíces. Como subproductos del proceso de producción se tiene: oxígeno, energía térmica, agua transpirada, anhídrido carbónico y ectocrinos. La materia orgánica muerta es sólo el remanente de la materia orgánica incorporada desde afuera o recirculada en el ecosistema. En ecosistemas de cultivos, los productos de mayor interés son los compuestos vegetales mismos, ya que el proceso productivo concluye en la producción vegetal; al término del cual la productividad del sistema se exporta fuera de él, hacia el consumidor final que puede ser el hombre, los animales, o para algún otro uso.

La proporción de los elementos anatómicos de la fitocenosis está fijada por su arquitectura. Para cada arquitectura existe una proporcionalidad anatómica que sólo puede alterarse dentro de márgenes muy restringidos. Cuando el objetivo del manejo es aumentar la productividad de un determinado tejido, esto no puede lograrse y sobrepasarse ciertos límites, a no ser que simultáneamente se altere su arquitectura. Si se pretende aumentar la producción de hojas, tallos o de polen, por ejemplo, debe aumentarse la productividad total, ya que, de acuerdo a las características arquitectónicas, la particionalidad de los tejidos es fija.

La producción vegetal es especializada en algún tipo de tejido; así, ciertos ecosistemas se modelan para producir frutos y semillas, otros para producir hojas y otros para producir raíces o tubérculos. También algunos se modelan con el objeto de producir polen para alimentar abejas, o incluso para producir flores. Es anormal modelar sistemas cuya productividad primaria total se exporte para ser empleada directamente por el usuario antropogénico.

Los sistemas modelados para dar tejido vegetal, supuestamente concluyen en el primer nivel trófico, al término del cual la materia vegetal sintetizada recircula, exporta o se emplea en la construcción o transformación de la arquitectura original y no debiera existir traspaso a los niveles tróficos siguientes. En la práctica no ocurre así y una parte de la materia vegetal es consumida por plagas y parásitos herbívoros, los que a su vez son consumidos por carnívoros u omnívoros.

La transformación de la arquitectura original consume a su vez proporciones elevadas de la materia seca producida por la fitocenosis, confundiéndose a menudo lo que realmente corresponde a productividad primaria del sistema, de lo que solamente equivale a la cosecha de la arquitectura original. En silvicultura, por ejemplo, generalmente se habla de producción maderera, cuando en realidad se trata de la cosecha de la arquitectura original, cuyo período de construcción se prolonga más allá del período de cosecha. En cultivos anuales, en cambio, la productividad es mayor que los rendimientos, ya que sólo una porción de ésta se cosecha, mientras el resto que pasa a recirculación es sacado fuera del sistema o es destruido.

La productividad vegetal puede ser parcialmente consumida en el mismo ecosistema por el herbívoro siendo la cosecha de éste selectiva y parcial. Los diversos herbívoros se especializan en consumir algunos tejidos durante alguna parte del año; algunas especies consumen de preferencia pastos largos, tales como los vacunos, otras se han especializado en hierbas como los ovinos y otros en raíces y tubérculos como los cerdos, en tanto que otros prefieren el ramoneo, como los caprinos. Los pulgones y otros insectos, se han especializado en consumir la savia, las abejas el polen y el néctar, mientras que los escolitos consumen el xilema.

La productividad vegetal no es normalmente consumida integralmente por el hombre, dejando un remanente que recircula o es utilizado por las especies herbívoras naturales, capaces de ocupar dichos nichos. Una proporción cada vez mayor de la energía fijada en la biósfera se canaliza hacia el hombre, reemplazándose proporcionalmente los modelos naturales de ecosistemas por sistemas silvoagropecuarios regulados antropogénicamente. Aun cuando frecuentemente la producción de elementos de canalización antropogénica ha mejorado en los sistemas intervenidos por el hombre, la eficiencia de producción puede haber variado en sentido inverso, entendiéndose como tal a la proporción entre el ingreso y egreso de recursos (Spedding, 1971).

Productividad del herbívoro

La producción primaria o vegetal está formada por los distintos productos que de ella se obtienen: hojas, talllos, tubérculos, raíces y otros. Los cuales, para el propósito del herbívoro, se consideran como un total de materia seca y que corresponde al aporte propio del sistema. La materia seca puede dividirse en energía, proteína, elementos minerales, agua y substancias de crecimiento, tales como vitaminas y fitohormonas que pueden tener efecto en el animal como ocurre con los fitoestrógenos. Por otra parte, es posible tener ingresos externos, que pueden corresponder a suplementaciones de concentrados, heno, ensilaje u otros, que no habiendo sido producidos por el sistema mismo pueden ser importados para una mayor eficiencia en la producción secundaria o bien para un mejor uso de la producción primaria o vegetal. Todo esto da el total de aportes de energía, nitrógeno, elementos minerales, substancias de

crecimiento y agua, que se le ofrecen al animal independientemente que éste los use o no.

Todos los nutrientes que son ofrecidos al animal no se usan por éste como una máquina cosechadora sino que, al contrario, el animal selecciona su consumo. Esta selección depende de la carga animal, la disponibilidad de forraje, suplementación, especie y tipo de animal (Arnold, 1966 y Cook, 1964), lo cual corresponde a la arquitectura. Es por esto que como se muestra en la Figura VIII-9, la capacidad de consumo es afectada por la zoocenosis, que en este caso corresponde a la arquitectura del sistema del flujo de nutrientes, que pueden variar substancialmente. A modo de ejemplo se puede decir que el flujo de nutrientes consumidos es totalmente diferente con una carga liviana de terneros, con la cual se ejerce una alta selección, que con una carga alta de cerdos en la cual, además de haber muy baja selección, los animales comen raíces y tubérculos. Es necesario destacar que aunque los flujos de nutrientes son diferentes en ambos ejemplos, la fisiología o funcionamiento del sistema, es la misma y sólo la arquitectura es diferente. La Figura VIII-9 muestra que una vez que la zoocenosis determina su consumo, éste puede dividirse en cuatro grandes subdivisiones: energía, proteína, otros nutrientes y agua. Dentro de la subdivisión de "otros nutrientes" se incluyen los minerales, vitaminas y algunos más que siendo de gran importancia para el animal, se hallan en el mismo grupo sólo por razones prácticas del modelo, los cuales corresponden a los ingresos de la producción de herbívoros.

Una vez que el herbívoro ha consumido el alimento, se puede seguir un modelo como el propuesto por Lucas (1968) que se muestra en la Figura VIII-10. Sin embargo, dada la gran diferencia que existe en la función fisiológica de los nutrientes, resulta aconsejable seguir las

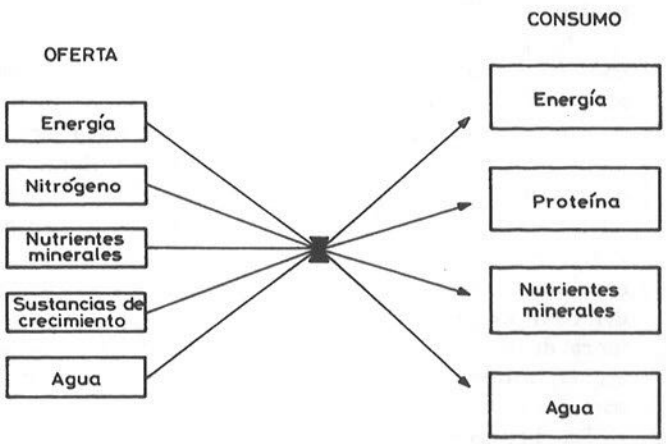


Figura VIII-9. *Alimento ofrecido e ingestión por el herbívoro.*

cuatro grandes subdivisiones antes propuestas de energía, proteína, otros nutrientes y agua.

La capacidad de asimilación que corresponde a aquella parte que fue consumida y que se integra en el pool depende de la arquitectura zoocenósica y que es función de una serie de factores que pueden constituir en sí mismo otro modelo simulado. Al igual que anteriormente, se observa que cualquiera que sea la arquitectura de la zoocenosis, el funcionamiento del sistema no cambia, alterándose solamente los flujos de nutrientes de pool. Si al consumo de energía, proteína y otros nutrientes se les resta su contenido en las heces fecales, se obtiene la digestibilidad aparente del factor. En el caso del agua, en estricto sentido, no se puede hablar de digestibilidad; sin embargo, en este modelo se le está considerando como tal. Los gases producidos en esta etapa son considerados, para los efectos de este modelo, como provenientes exclusivamente de la energía.

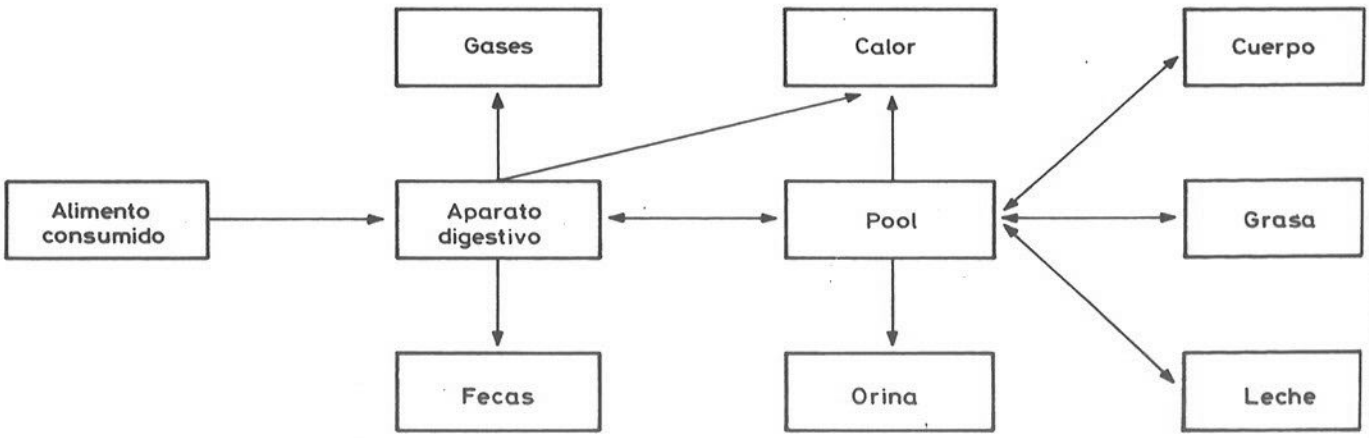


Figura VIII-10. *Modelo general de utilización de alimentos.*

Todos los nutrientes que han sido asimilados, llegan al pool donde pueden ser utilizados para diferentes propósitos, incluso su retorno parcial, al aparato digestivo donde pueden ser reutilizados o eliminados en las heces fecales (Figura VIII-11). Esta parte del pool corresponde a los jugos gástricos, tejido epitelial del intestino y otros que dependen cuantitativamente de la arquitectura del sistema. Es así como resulta diferente el nitrógeno fecal proveniente del pool de un bovino, de un cerdo o de un hombre; como también es dependiente de la cantidad de materia seca consumida y de la cantidad de fibra del alimento, aunque se puede afirmar que esto sólo afecta a los flujos (Schneider, 1935).

Una vez que se dispone del pool de cada uno de los nutrientes, la primera función del animal es completar sus requerimientos de mantención que dependen de muchos factores que corresponden a la arquitectura de la zoocenosis.

Del pool de proteína, parte se utiliza para mantención, que corresponde al reemplazo del catabolismo neto del tejido, lo cual produce deaminación con formación de urea, que es parte de la orina. Por otra parte, en la formación de urea en el organismo, se disipa energía como calor en proporción de 4 ATP por mol de urea. Queda entonces un remanente de esqueletos carbonados que se incluyen en el pool de energía y que son utilizados para mantención (Cañas-Cruchaga, 1974), acción dínamo específica, requerimiento de glucosa del sistema nervioso, energía gastada en la formación de la orina; quedando el remanente disponible para producción. El pool de otros nutrientes se reparte en mantención, que corresponde al catabolismo neto, apareciendo en la orina mientras el remanente queda disponible para la producción.

El pool de agua, además de formar parte de la orina, también aparece como agua en la respiración y transpiración, quedando el remanente disponible para producción.

Una vez que el herbívoro ha consumido el alimento y se deducen las pérdidas por heces fecales, orina y gases de fermentación, se puede hablar de nutrientes metabolizados que son usados para mantención y producción (NAS, 1966). Una vez que se ha deducido de los nutrientes metabolizables el requerimiento de mantención, el remanente corresponde a los nutrientes disponibles para producción o nutrientes ecológicos netos. Sin embargo, dado que el organismo animal no siempre usa cada nutriente en la cantidad equivalente al disponible para producción, como asimismo en determinadas condiciones puede transformar un nutriente en otro, tal es el caso del uso de la proteína como energía; en el presente modelo todos los nutrientes disponibles para producción se han juntado en un pool partidor.

La división o partición que se hace de este pool, depende de la zoocenosis que corresponde a la arquitectura del sistema, la cual es función de una infinidad de factores tales como especie animal, raza, estado fisiológico y otros. Del pool de partición, además de poder obtenerse diferentes productos como son músculo, hueso, grasa, pelo, pluma, lana, dientes, cueros, vísceras, leche, huevos, trabajo, también se produce calor que es el correspondiente al incremento calórico de producción y al costo de deaminación y formación de urea en la transformación de proteína a cadenas carbonadas usadas como fuente de energía (Figura VIII-12).

Es de interés hacer notar que aunque la arquitectura de la zoocenosis determina la partición del pool, el hombre, generalmente por razones económicas, está interesado en diferentes tipos de productos tales como dientes en la caza del elefante, plumas en la caza del avestruz o ñandú, leche en el caso de la vaca lechera y aunque el funcionamiento del sistema para un caso u otro es el mismo, lo que se debe compatibilizar es la elección de la arquitectura adecuada para maximizar el producto de la calidad por la cantidad. A modo de ejemplo se puede decir que si la arquitectura elegida es para producir crecimiento animal, la partición del pool puede estimarse de manera que se verá a continuación:

El flujo de energía y proteína al cuerpo, representa síntesis del cuerpo y el flujo de estos nutrientes a crecimiento puede dividirse fundamentalmente en la fracción de proteína y energía (Koong y Lucas, 1974). La fuerza direccional para el crecimiento del cuerpo está definida por ambas concentraciones en el pool de partición y se pueden representar como PPP/C o pool de partición de energía del cuerpo. Se debe recordar además, que la curva de crecimiento es sigmoídea como lo demuestra la Figura VIII-13, y que esto se debe tomar en cuenta, ya que la magnitud de la fuerza de flujo o la dirección, es la misma y proporcional al remanente potencial de crecimiento (Brody, 1945). Se llama remanente potencial de crecimiento a la diferencia entre el tamaño máximo del animal (α) y su tamaño al momento del estudio (C), siendo K una constante.

$$\Delta \text{ Peso} = K \frac{(PPE * PPP)}{C_2} * (\alpha - C) * C$$

la ecuación indica que cuando el peso del cuerpo (C) es pequeño, el potencial de crecimiento es grande ($\alpha - C$) y cuando (C) es grande el potencial es pequeño. La tasa de crecimiento:

$$\frac{PPE * PPP}{C^2}$$

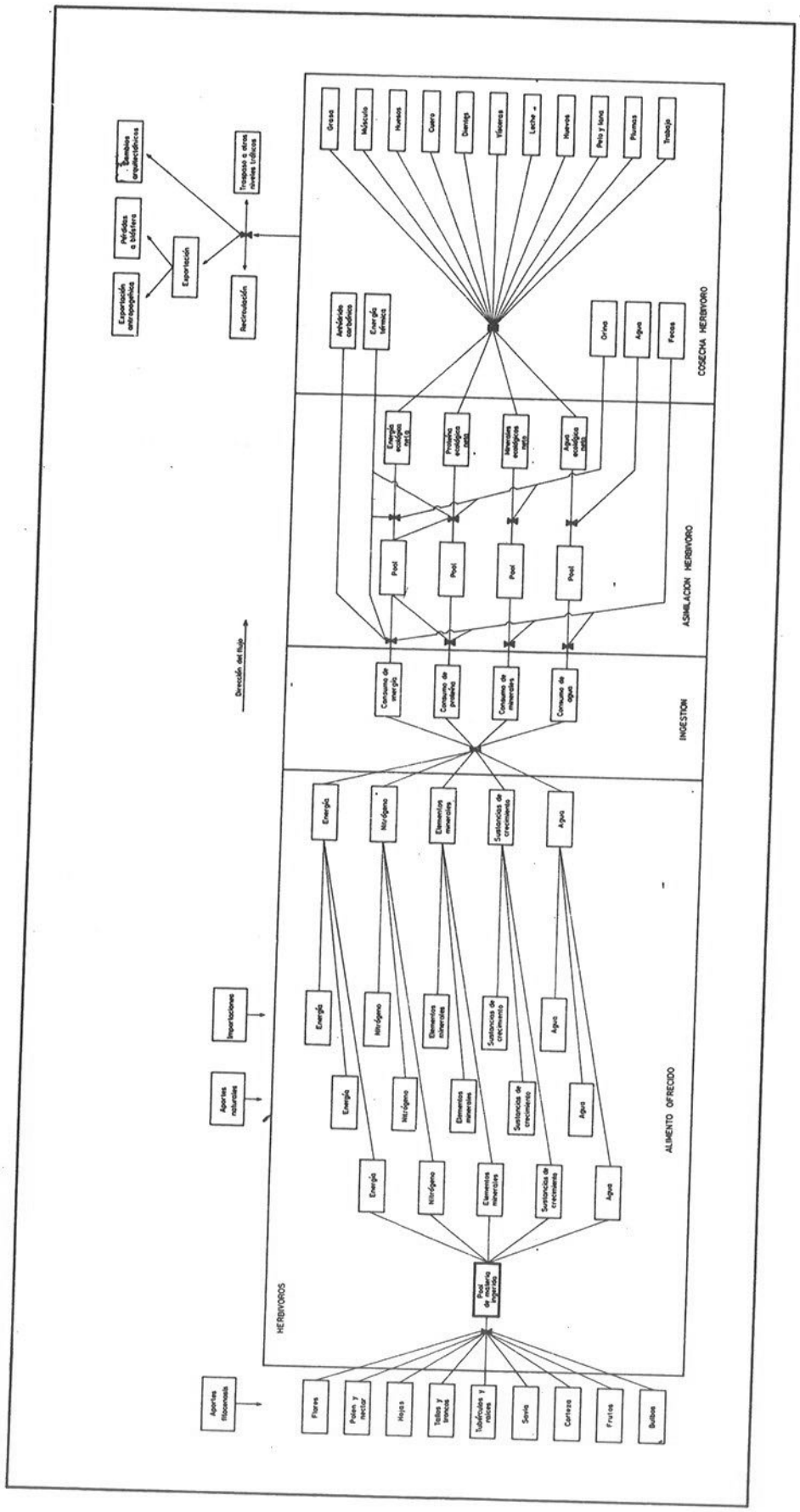


Figura VIII-11. *Modelo de flujo del herbívoro.*

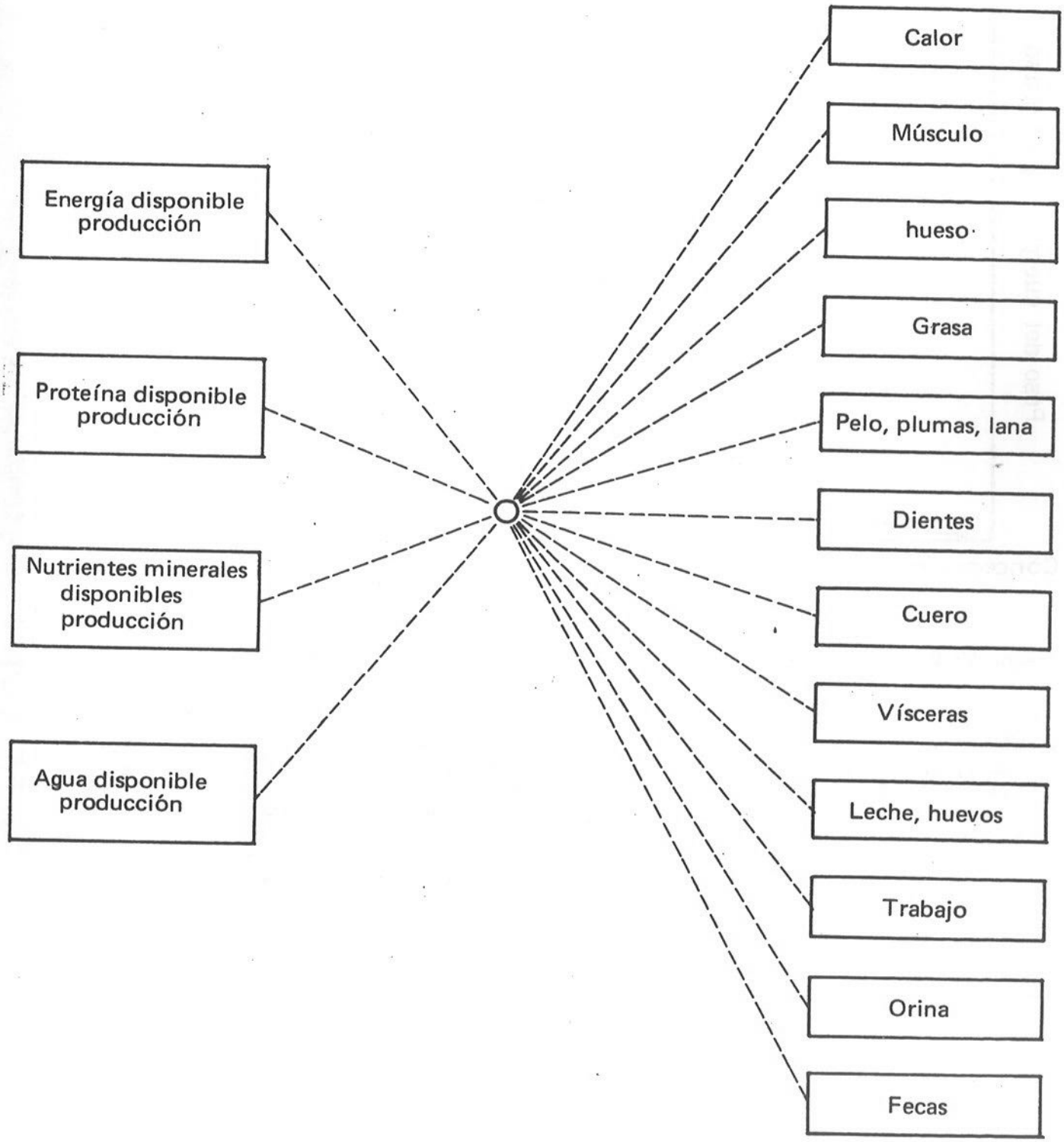


Figura VIII-12. *Utilización de los nutrientes disponibles por el animal.*

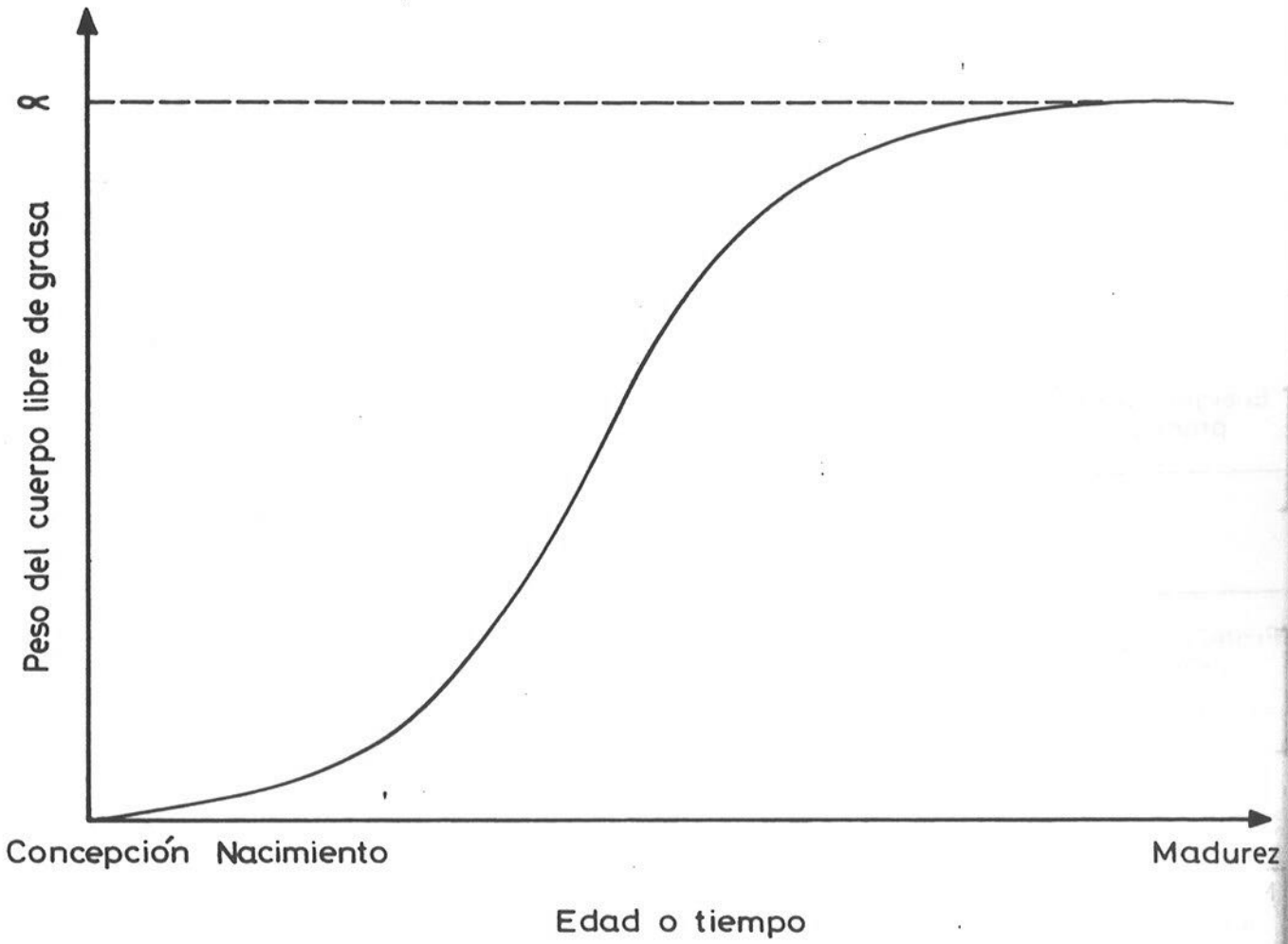


Figura VIII-13. *Curva de crecimiento y remanente potencial de crecimiento de un animal.*

y el factor (α – C), es menor a mayor peso del animal, produciéndose la curva logística de crecimiento. En forma semejante se puede estimar la velocidad de flujo para producción de leche conociéndose la fórmula exponencial que describe su tasa de producción (Figura VIII-14). Brody (1945) describió esta curva para vacas lecheras como:

$$X_M\,(\lambda_M e^{-m_1 t} - e^{-m_2 t})$$

donde $X_M(t)$ = rendimiento potencial de leche al tiempo t

X_I = factor determinado por el potencial genético de los animales

λ_M, m_1, y m_2 = factores debido al estado fisiológico de la lactancia.

Conociendo el período de lactancia de la vaca, y estimando por la fórmula anterior su máxima producción de leche y adaptando ese máximo a las disponibilidades de nutrientes que proporciona el ecosistema, se puede aplicar a estos aportes una ecuación polinomial como la propuesta por Reid (1956). En ésta se indica que la producción de leche sigue la curva de los rendimientos decrecientes, a medida que aumenta su disponibilidad de alimento pudiendo estimarse la producción de leche para los aportes totales disponibles del ecosistema.

Es posible, también, tener una combinación de productos como ocurre al producir leche, crecimiento y engorda, caso en el cual debe darse prioridad a alguna de las funciones. Otra producción que puede ser de interés, dependiendo del ecosistema donde se trabaja es la producción de calor, heces fecales, orina, agua de transpiración y respiración, las cuales pueden ser exportadas a otros ecosistemas o bien recircular en el mismo, que afecta a la producción abiótica ya descrita.

En forma más general se puede afirmar que la producción herbívora básicamente tiene cinco caminos que seguir:

— Exportación del ecosistema. Puede ser el caso de la producción de leche de un rebaño que es exportada a otro ecosistema.

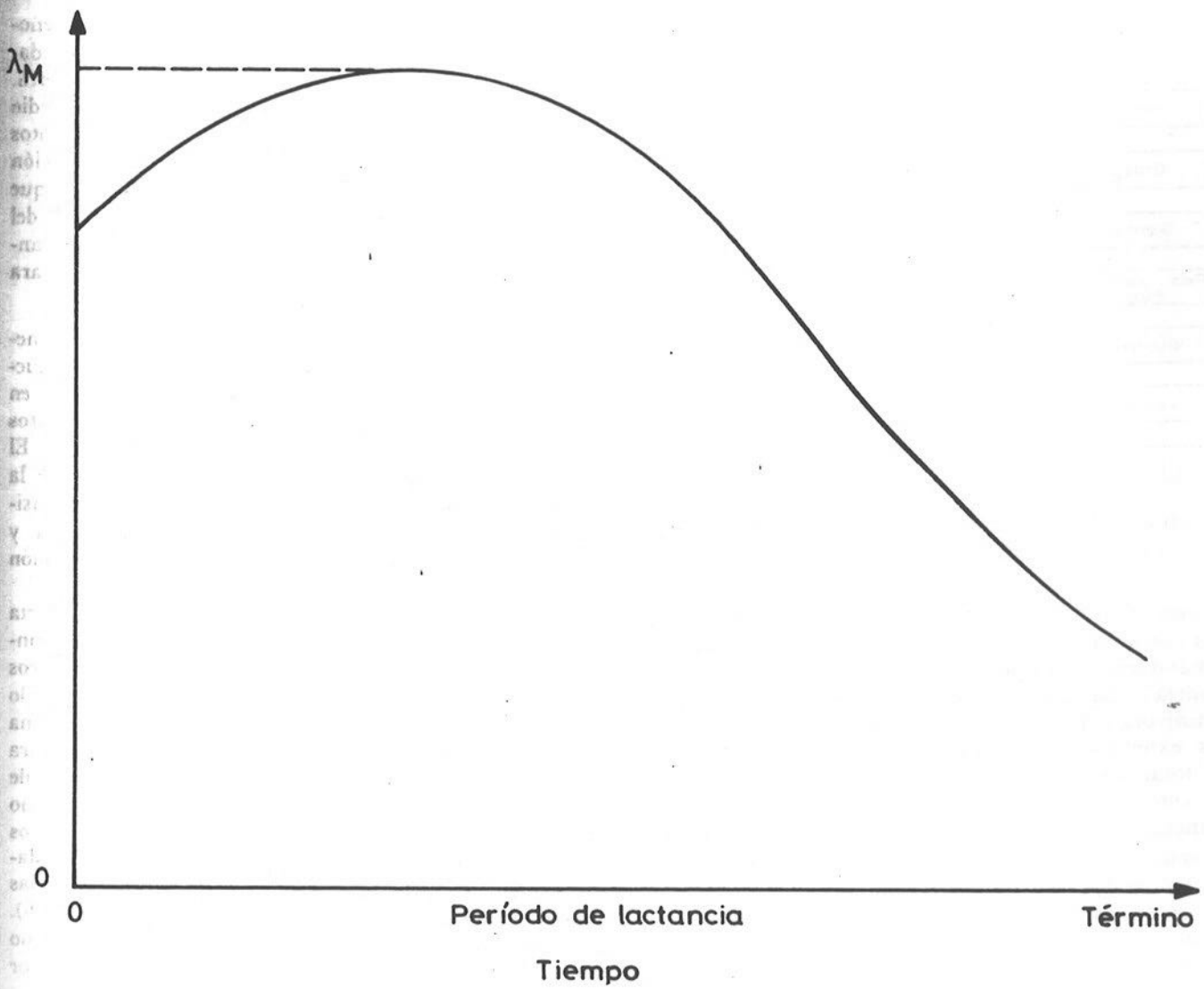


Figura VIII-14. *Curva de producción lechera.*

— Pasar a otros niveles tróficos del mismo ecosistema, que es el caso del herbívoro que no siendo cosechado por el sistema, es el substrato para otra etapa de la cadena trófica.
— Aumentar o disminuir la arquitectura pudiendo considerarse como una capitalización del sistema.
— Perderse en la biósfera.
— Recirculación.

Productividad del carnívoro

Si la producción del herbívoro se considera como producción secundaria del ecosistema, ya que la producción primaria es la vegetal, la producción del carnívoro puede considerarse como producción terciaria, ya que tiene su fuente de alimentación en la producción secundaria. En este caso, el modelo de funcionamiento que se va a seguir es semejante al de la producción del herbívoro con la diferencia de que los aportes propios del sistema para la producción del carnívoro corresponden a la producción del herbívoro, en donde ésta afecta su arquitectura. Explicado de otra forma, se puede decir que la producción carnívora es un eslabón más de la cadena y red trófica en donde su substrato corresponde a la producción herbívora, y si se siguen incluyendo eslabones en la cadena trófica, el funcionamiento será el mismo, alterándose solamente la fuente del substrato (Figura VIII-15).

Productividad del omnívoro

Los omnívoros tienen la característica de que son capaces de utilizar, simultáneamente, la producción primaria vegetal como asimismo la producción secundaria del hervíboro, junto con los de otros niveles tróficos superiores. En otras palabras un omnívoro es un animal que es herbívoro y carnívoro a la vez y como tal el funcionamiento del ecosistema es algo diferente. Como

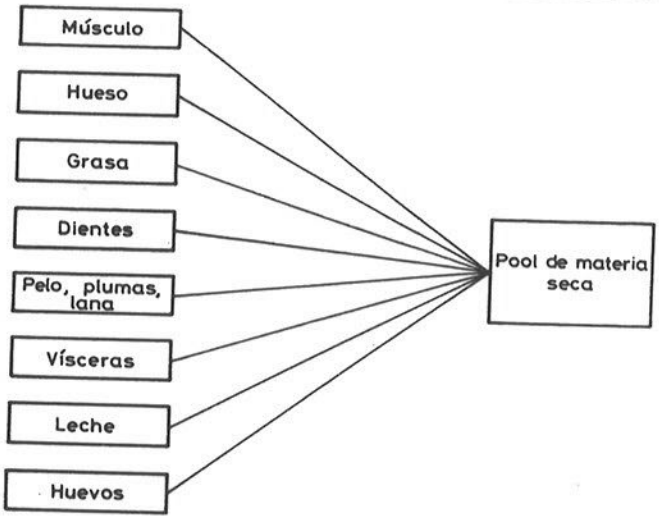


Figura VIII-15. *Integrantes del pool de materia seca en la producción carnívora.*

lo muestra la Figura VIII-16, en el pool de materia seca se integra la producción primaria y secundaria, y ambas forman parte de lo que podría llamarse substrato de la producción omnívora, el cual, junto con el resto de los aportes externos de recirculación y propios, forman el total de aportes ofrecidos al omnívoro para su consumo. Este consumo puede dividirse nuevamente en energía, proteína, otros nutrientes y agua, los cuales pasan al aparato digestivo y siguen todos los procesos de absorción, asimilación y gastos de mantención quedando el remanente para producción, al igual que en el caso de la producción secundaria o del herbívoro.

Recirculación

La recirculación es el proceso mediante el cual la productividad abiótica, primaria, secundaria, terciaria o cualquier otra reingresa al inicio del ciclo de funcionamiento. No todos los ingresos son reutilizados; una parte considerable de éstos se pierden o son exportados fuera del sistema. En la figura 17 se presentan esquemáticamente los aportes de recirculación al modelo, los cuales pueden categorizarse en recursos abióticos y recursos orgánicos muertos. Sólo una proporción muy baja de los aportes abióticos de recirculación se emplea efectivamente con tal propósito, pues la mayor parte se pierde fuera del sistema.

De mayor interés silvoagropecuario es la recirculación de la materia orgánica producida en los diversos niveles tróficos del sistema, materia que puede clasificarse a groso modo en tres categorías principales: restos vegetales, heces fecales, orina y restos animales. En el proceso de recirculación la materia orgánica se reincorpora al sistema luego que sufre el proceso de mineralización de toda o de una parte de ésta.

La materia orgánica remanente de la biocenosis original, no puede conservarse indefinidamente, y debe ir siendo reemplazada por otra. El efecto de la materia orgánica sobre el medio tiene su origen físico-químico. Los atributos nutricionales, tanto respecto a la vegetación misma como a los hongos y bacterias, es lo que le da los buenos atributos estructurales del suelo, y a la vez la hace reincorporar mayor cantidad de la materia orgánica, necesaria para mantener su estructura (Albrecht, 1956).

La fracción de materia orgánica que se mineraliza, produce como remanente varios productos que son: agua, energía incorporada en compuestos orgánicos, nitrógeno, elementos minerales, anhídrido carbónico y calor. El remanente es el humus, o sea la fracción de la materia orgánica de más difícil descomposición, donde predominan la celulosa, lignina y algunas proteínas de difícil degradación (Figura VIII-17).

El remanente de la materia orgánica muerta y no degradada puede ser luego ingerido por consumidores primarios, secundarios o de otros niveles superiores. La materia orgánica del suelo y de la parte aérea sirve de dieta microbiana donde los alimentos energéticos sirven para mantener a los microorganismos fijadores de nitrógeno y regular el suministro de nitrógeno y de elementos inorgánicos solubles. Estos elementos, cuando ingresan al suelo, son rápidamente tomados por los microorganismos y las plantas, que los insolubilizan (Albrecht, 1956). Las cubiertas vegetales continuas del suelo no permiten pérdidas abultadas de nutrientes por lixivación.

Empleo del modelo

Modelo simulado puede definirse como una abstracción numérica o simbólica del proceso en estudio sin ser el proceso en sí mismo. Sin embargo, estos modelos cambian el estado del conocimiento o, al menos, pueden alterar el enfoque al proceso, ya que un modelo como el propuesto en el presente trabajo es integrador y como tal obliga a tratar problemas que, aparentemente, resultan muy sencillos en forma más científica.

Es común, o tal vez debiera decirse demasiado común, que la enseñanza silvoagropecuaria superior no capacite al estudiante a tomar decisiones y hacer recomendaciones aplicables al agro, que tengan una base cunantitativa y que permitan al mismo tiempo predecir objetivamente los resultados. En cambio, el capataz o administrador, que siendo personas de gran experiencia práctica desconocen los fundamentos de los procesos, están a menudo más capacitados para predecir las relaciones de causa a efecto en el ecosistema general.

Hojas

Figura

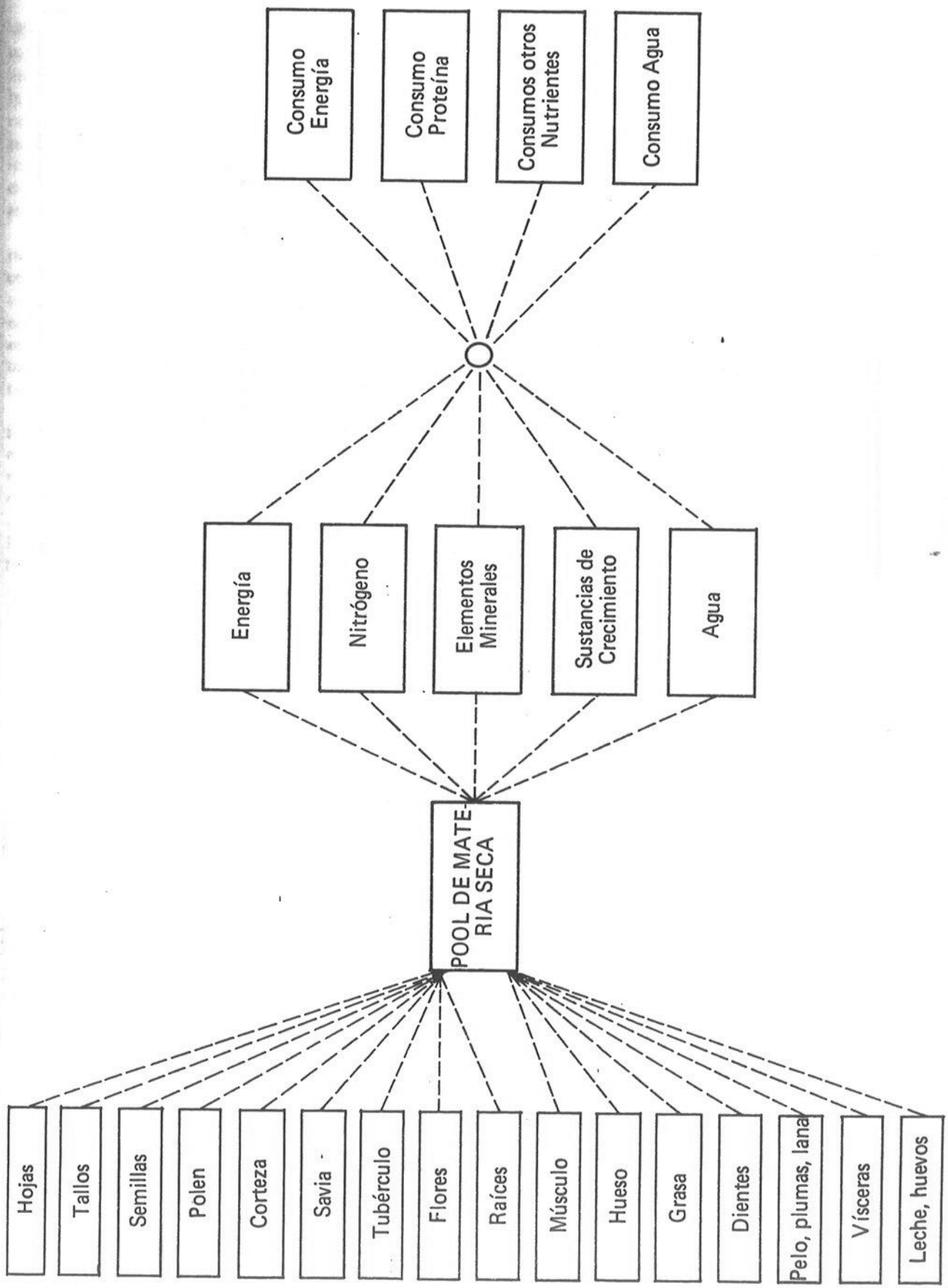


Figura VIII-16. *Integrantes del pool de materia seca en la producción omnívora.*

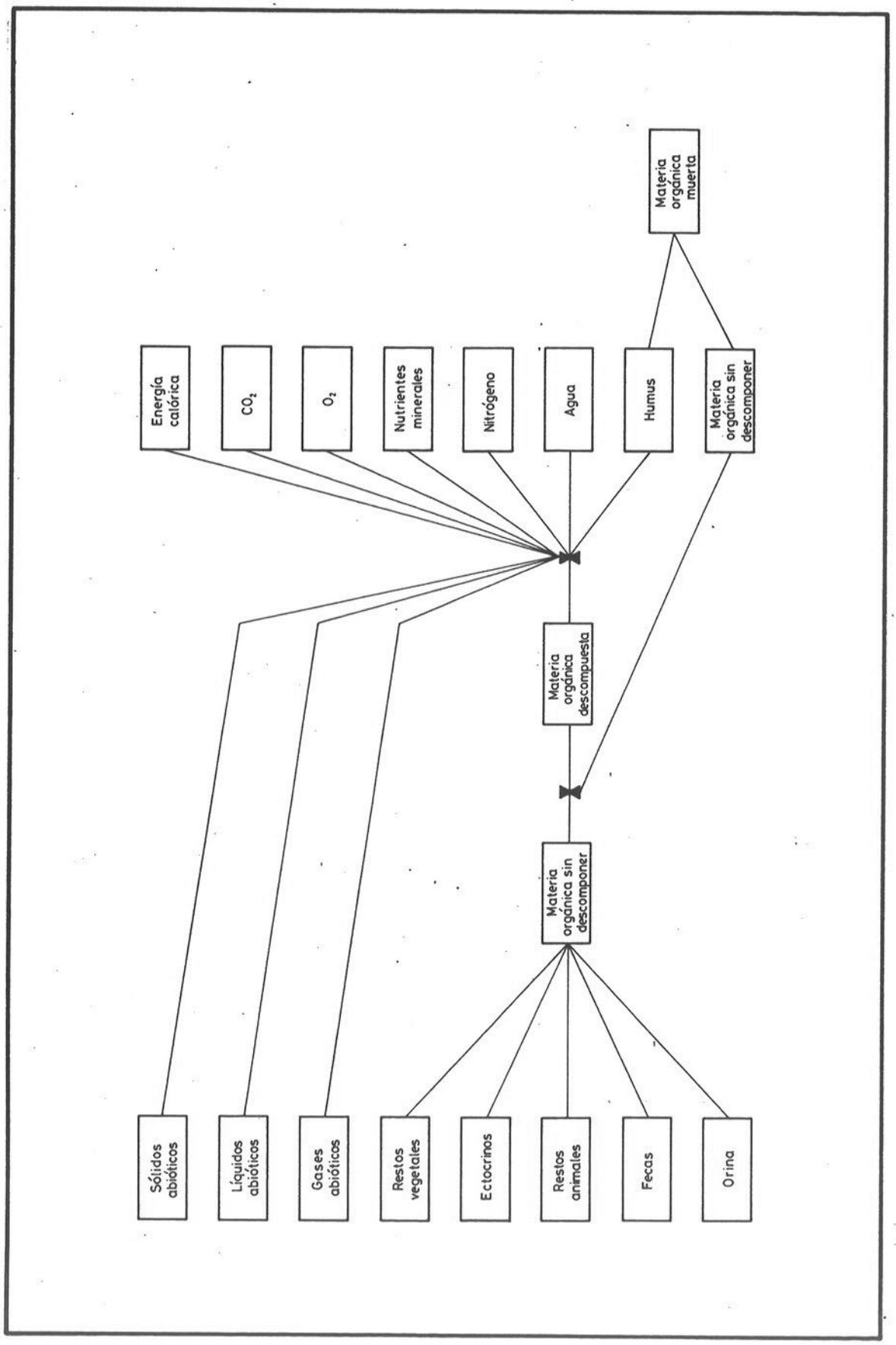


Figura VIII-17. *Aporte de recirculación al modelo.*

¿Dónde está el problema de la enseñanza silvoagropecuaria superior? Es evidente que no se puede hablar de un problema, pues son muchos. Uno de ellos, sin embargo, puede ser que la educación superior impartida no es integradora, lo cual hace que el alumnado pierda interés en algunas materias que se muestran en forma muy aisladas y, por el contrario, se entusiasmen en otras que las encuentren más prácticas, que en general son sinónimo de integradoras.

Muchas veces se oye en los pasillos universitarios hablar a los estudiantes en contra de una u otra cátedra y se comenta: "¿Para qué nos exijen todas estas materias si jamás la usaremos en nuestra vida profesional?". Estas críticas son especialmente generalizadas en las ciencias más básicas o del primer nivel de integración, como son matemáticas, física y química.

Ahora bien, si los profesores encargados de hacer los programas de estudio están convencidos de la necesidad de incluir asignaturas de matemáticas, física y química en los programas de estudio, es porque ellos tienen una visión integradora de las ciencias silvoagropecuarias. Para tener esa visión se hace necesario lo que con frecuencia se llaman ciencias básicas. Es por esto que la pregunta que debe hacerse es ¿por qué no se ofrece enseñanza en forma integrada?

Las respuestas pueden ser muchas. Sin embargo, con el modelo de funcionamiento aquí propuesto, se pretende mostrar una de las tantas alternativas de enseñar con un concepto integrado que obligue al alumno a hacer un uso real de las materias que ya ha cursado para lograr un entendimiento más específico como podría ser: producción de oleaginosas, producción porcina y otras, que si no se imparten en forma integradora pasan a ser un recetario, normalmente difícil de memorizar y sin ningún sentido científico o profesional.

El modelo de funcionamiento propuesto permite detectar cada una de las áreas necesarias en la enseñanza de los alumnos como también permite muchas veces tener más claro lo que debe enseñarse en cada una de las asignaturas. Si los alumnos que egresan de la universidad fueran capaces de entender, calcular, desarrollar y optimizar el funcionamiento y la arquitectura de modelos simulados de ecosistemas se puede decir enfáticamente que se ha tenído éxito en su evolución. Solamente, a modo de ejemplo, se puede decir que muchas veces en materias como bovinotecnia, porcinotecnia, ovinotecnia se incluye el estudio de una infinidad de razas o líneas genéticas con descripciones de sus características externas,

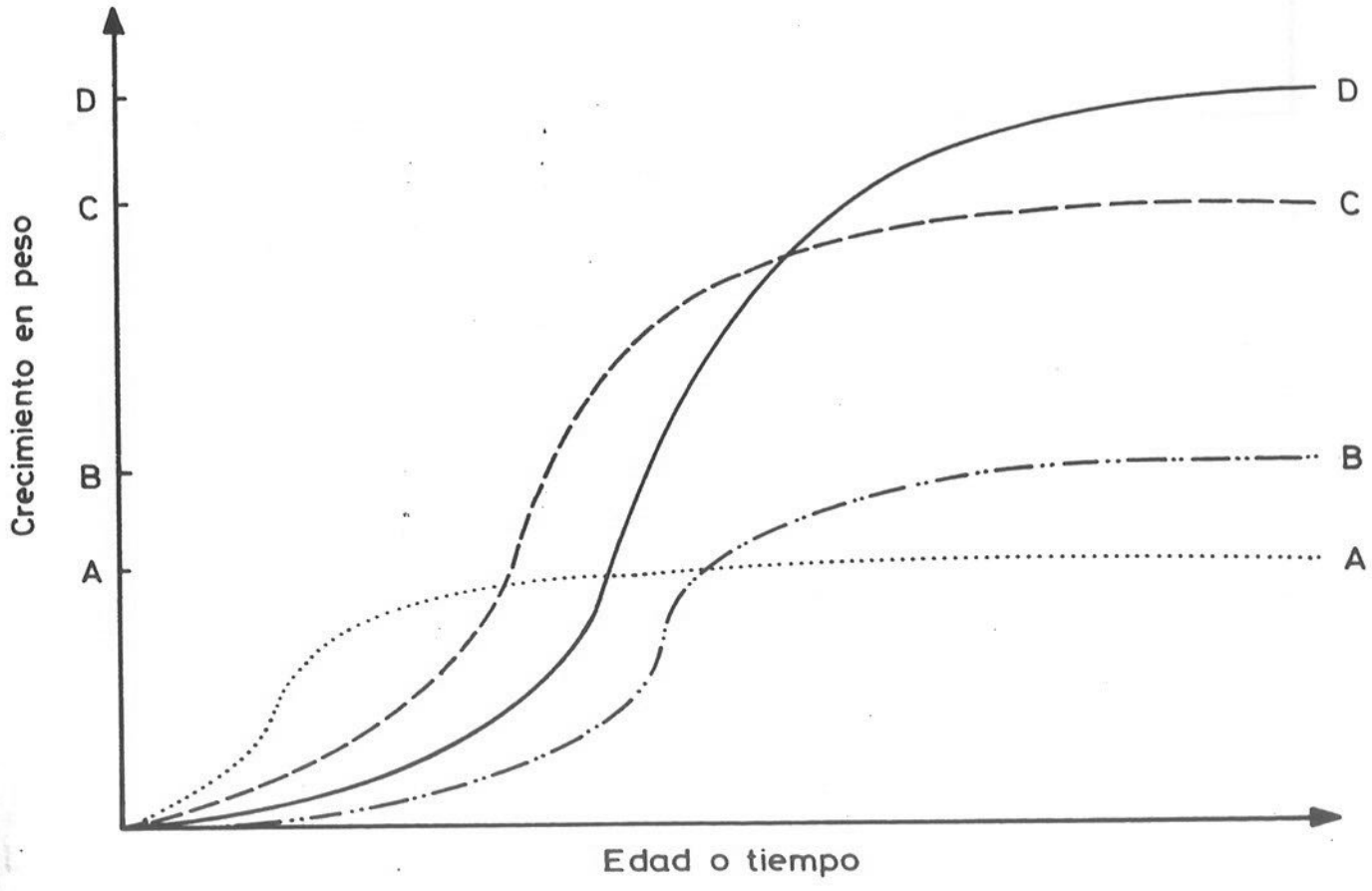


Figura VIII-18. *Curva de crecimiento en diferentes razas: A, B, C, D.*

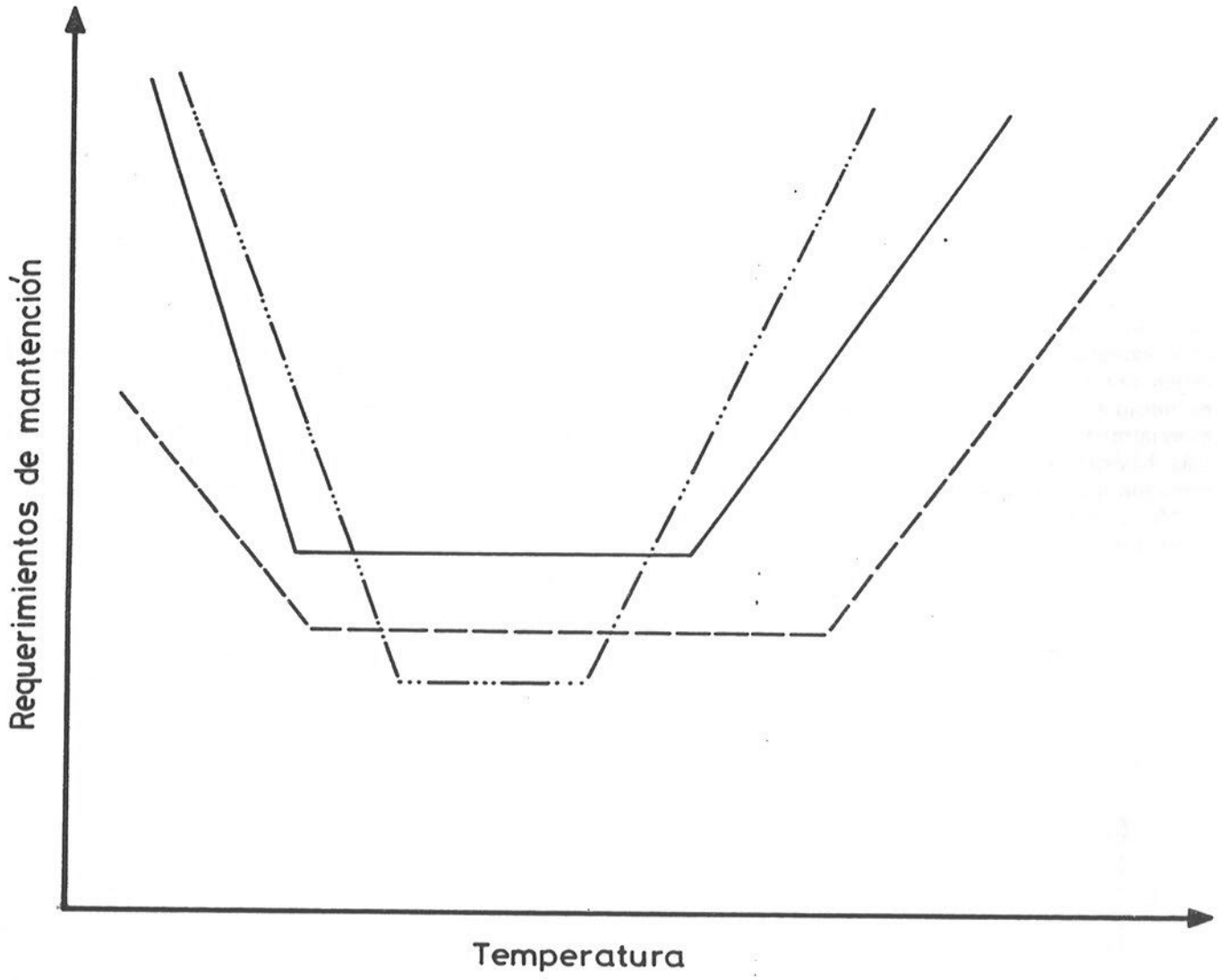


Figura VIII-19. *Relación entre temperatura ambiental y requerimientos de mantención de diferentes razas.*

sin embargo, si estas características no se acompañan con otras como eficiencia de conversión del alimento en producto, requerimientos de mantención, curvas de crecimiento (Figura VIII-18), descripción de la zona de termo neutralidad (Figura VIII-19) y muchas otras, es difícil que el alumno valore la importancia de las razas como también es difícil, si no imposible, elegir una raza adecuada para un determinado ecosistema.

Junto con estas características que deben ser mostradas al alumnado tratando de cuantificar cada una de las relaciones en ecuaciones polinomiales, normales, distribuciones, gama, etc., es factible determinar ya no por intuición, sino que con la ayuda del modelo, cuál es la raza de mejor comportamiento para determinadas circunstancias y mostrar al alumnado la importancia de cada una de las cátedras impartidas como también la integración de todas ellas en la ciencia agraria.

Podrían darse muchos otros ejemplos, pero todos implican el mismo concepto básico y es que la enseñanza en áreas silvoagropecuarias no ha sido suficientemente integradora y, por consiguiente, en algunos casos incluso ha dejado de ser ciencia para convertirse en un arte intuitivo. Se estima que con la ayuda de modelos simulados, como una valiosa herramienta, puede dársele a la enseñanza de la ciencia silvoagropecuaria el status que le corresponde.

En relación a la investigación, sucede algo semejante y es muy corriente oír decir que la investigación puede dividirse en investigación básica e investigación aplicada, y junto con eso muchos políticos, profesores y porque no decirlo incluso decanos de facultad, hacen declaraciones donde sostienen que la investigación básica no le corresponde a los países en desarrollo ya que es muy cara y no se consiguen beneficios inmediatos. Sin entrar a argumentar, el problema se podría dividir la investigación en otras categorías, como ser:

1. Investigación cuyo objetivo inmediato es netamente académico, como podría ser estudiar el tamaño de los electrones de la capa K de algún elemento de la tabla periódica.

2. Investigación cuyo objetivo inmediato es determinar funciones de problemas específicos que pueden ser detectados en la construcción de un modelo simulado, sin lo cual el modelo no puede ser validado. Ejemplo de esta investigación podría ser el estudio de la eficiencia de uso de la luz solar por los cloroplastos.

3. Ensayos demostrativos que tienen un valioso aporte en la extensión.

Si se acepta en forma general esta clasificación, es evidente que dependiendo de las necesidades, una misma investigación puede ser considerada en cada una de las tres clasificaciones.

Por otra parte, es común hacer un mal uso de una herramienta tan valiosa como la estadística. Como ejemplo se puede mencionar un ensayo que compara diferentes fertilizaciones de calcio en el rendimiento de la alfalfa y de los resultados se desprende que la dosis A es significativamente mejor (P 0.01) que las dosis B y C que no muestran diferencias significativas entre sí. La pregunta que debe hacerse es: ¿Interesa precisamente eso? En la generalidad de los casos la respuesta es no, y lo que realmente interesa es la forma de la curva al relacionar el calcio del suelo y rendimientos de alfalfa medidos a diferentes pH, temperaturas, etc. Con este tipo de información recopilada en forma de una

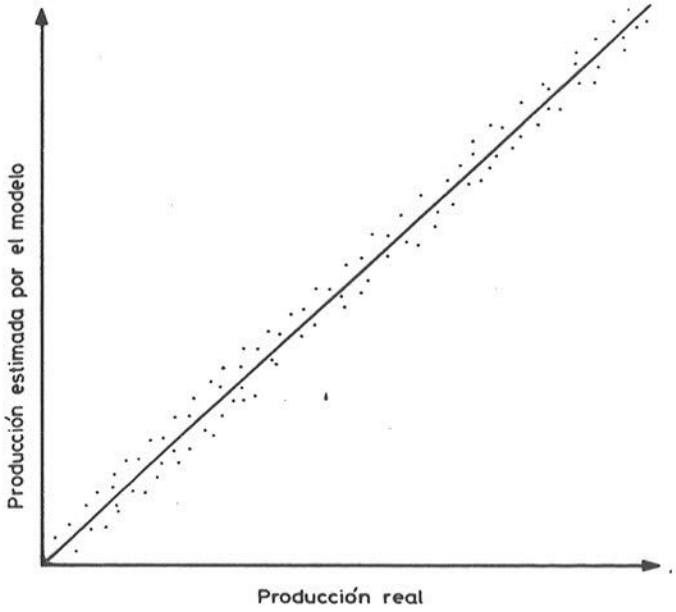


Figura VIII-20. *Representación gráfica de una validación de un modelo.*

ecuación, que puede ser de regresión múltiple, o alguna otra es posible entender el proceso como, además, poder ser incluida en el modelo.

La construcción de un modelo simulado y la posterior cuantificación de cada una de las ecuaciones de flujo, con una exhaustiva revisión bibliográfica permite detectar la investigación que se requiere como también la forma en que se debe hacer, para obtener el tipo de ecuación que se necesita.

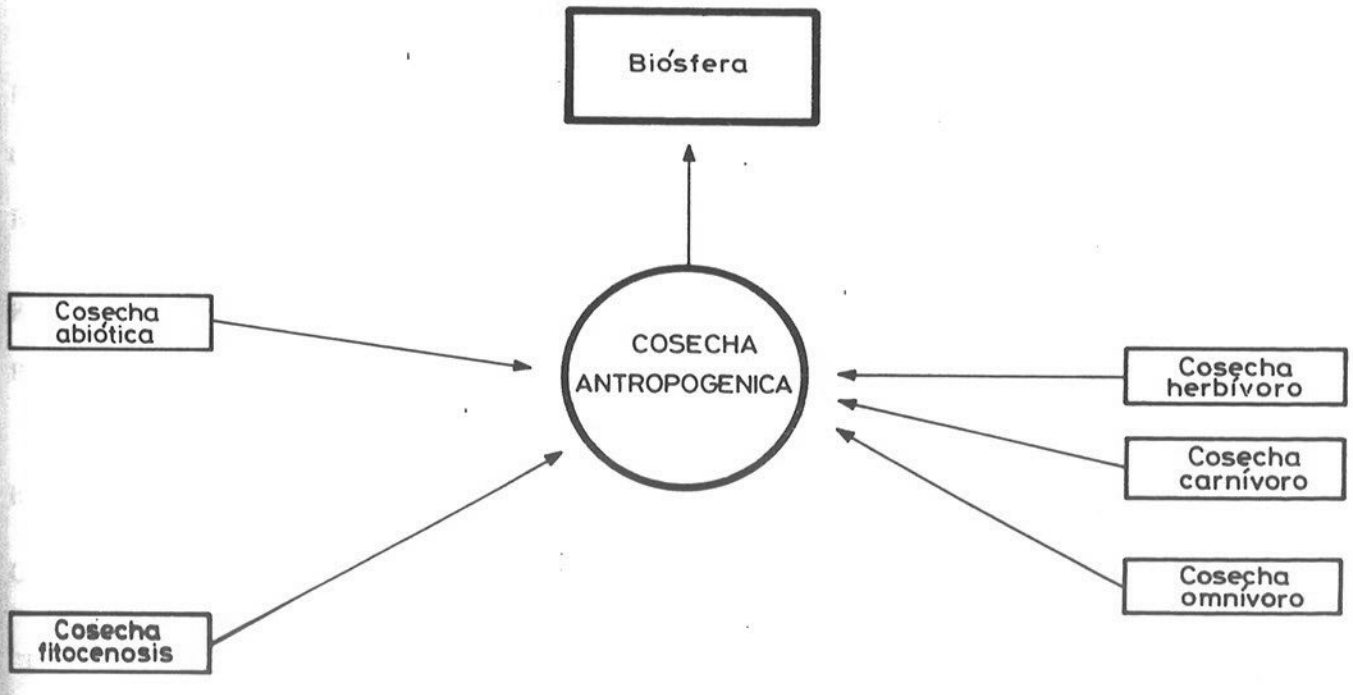


Figura VIII-21. *Cauces de canalización de la cosecha antrópica.*

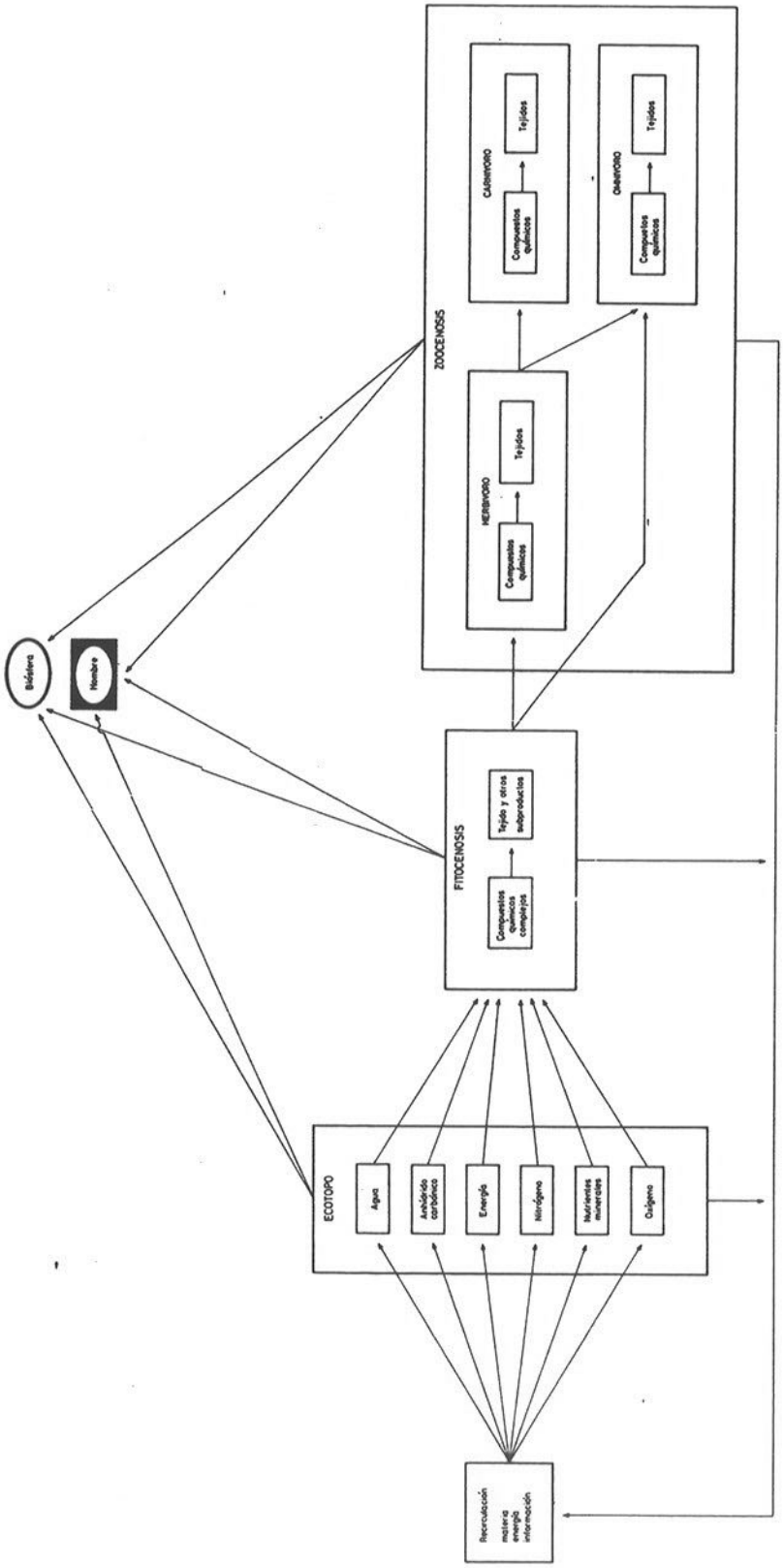


Figura VIII-22. *Modelo homomórfico de funcionamiento del ecosistema.*

Antes de usar el modelo para producción o extensión éste debe ser validado lo cual, en forma resumida, podría decirse que consiste en medir los parámetros que el modelo indica y compararlo con la producción real que se obtiene. Una forma de probar el modelo es graficar la producción obtenida en él versus la producción real y comparar ésta con una regresión simple que tiene un intercepto de 0 (a = 0) y una pendiente igual a 1 (b = 1) como lo muestra la Figura VIII–20 . Además de esto se debe hacer un análisis de sensibilidad que consiste en que, una vez construido el modelo, se hacen variar cada una de las ecuaciones en alguna magnitud y determinar cómo esto afecta al resultado final.

En algunos casos se encuentra que amplias variaciones en un factor no afectan en forma substancial el producto final. Ello estaría indicando que no se debe gastar mucho esfuerzo en optimizarlo; sin embargo, otros factores con muy pequeñas variaciones, producen gran efecto en la producción total y, por consiguiente, deben ser investigados con mayor prioridad. Ello indica que el análisis de sensibilidad de un modelo puede ser usado para determinar prioridades de investigación, lo que asimismo puede ser de gran utilidad para optimizar los recursos que se disponen para la investigación. En la Figura VIII-21, se presentan los cauces generales de canalización de la cosecha hacia la sinusia antropogénica. En la Figura VIII-22 se presenta el modelo general de funcionamiento propuesto en el presente trabajo.

Una vez que se valida el modelo, se puede usar para predecir la producción en la gama más amplia de circunstancias y utilizando, en esta predicción, el precio de cada uno de los aportes o insumos que afectan a la producción y las restricciones que se estimen adecuadas, por programación lineal es posible optimizar el resultado.

Bibliografía

Albrecht, W.A. 1956. *Physical, chemical and biochemical changes in the soil community.* En: Thomas, W.R. *Man's role in changling the face of the earth.* The Univ. of Chicago Press. : 648-673.

Arnold, G.W. 1966. *Determinación del valor nutritivo de los forrajes. Método in vitro.* Simposio. *Métodos in vitro.* La Estanzuela, Colonia. Centro de Investigación y Enseñanza para la Zona Templada.

Brody. 1945. *Bioenergetic and growth.* A publication of the Herman Frash Foundation.

Chow, V.T. (ed.). 1964. *Handboo of applied hydrology.* McGraw-Hill Book Co.

Berkner, L.V. y L.C. Marshall. 1965. En: Proceedings of the National Academy of Sciences. 53: 1.215-1.226.

Bolin, B. 1970. *The carbon cycle.* En: *The biosphere.* W.H. Freeman. San Francisco: 14-23.

Bond, G. 1967. *Fixation of nitrogen by higher plants other than legumes.* En: L. Machlis, W.R. Briggs y R.B. Park ed. Annual Review of Plant Phisiology. 28 p.

Borman, F.H. y G.E. Likens. 1967. *Nutrient cycling.* Science 155: 424-429.

Cloud, P.E. 1968. *Atmospheric and hydrospheric evolution on the primitive earth.* Science 160: 729-736.

Cloud, P. y A. Gibor. 1970. *The oxygen cycle.* En: *The biosphere.* W.H. Freeman, San Francisco 59-68.

Craft, A.R. y L.V. Monninger. 1953. *Evapotranspiration and other water losses on some aspen forest types in relation to water available for stream flow.* Amer. Geo. Unlon. Trans. 35: 563-574.

Cook, W. 1964. *Collecting forage sample representations of grazing animal for nutritional studies.* Journal of Amer. Sci. 23(1): 265-270.

Delwiche, C.C. 1956. *Denitrificación.* En: *Symposium on inorganic nitrogen metabolism: function of metalloflavoproteins.* W.D. Mc Elroy y B. Glass (eds.). The John Hopkings Press.

Delwiche, C.C. 1970. *The nitrogen cycle.* En: *The biosphere.* W.H. Freeman, San Francisco: 71-80.

Elizalde M., R. 1970. *La sobrevivencia de Chile.* Min. Agricultura. Ser. Agric. Ganadero. 493 p.

Golom, B y H.M. Eder. 1964. *Landforms made by man.* Landscape 14: 4-7.

Goodell, B.C. 1963. *A reappraisal of precipitation intercepted by plants and attendant water loss.* J.Soil and Water Conserv. 18: 231-234.

Greenwood, D.J.; J.T. Wood y T.J. Cleaver. 1974. *A dynamic model for the effects of soil and weather conditions on nitrogen response.* J. Agr. Sc. 82: 455-467.

Hospers. 1954. *Introduction of philosophical analysis.* Rootledge and Kegan. London.

Johnston, R.S. 1971. *Rainfall interception in a dense Utah aspen forest.* U.S. For. Serv., Int. For. and Range Exper. Sta. INT-143.

Koong, L.J. y H.L. Lucas. 19. *A mathematical model of the joint metabolism of nitrogen and energy.* Institute of Statistics. University of North Carolina, Raleigh, Serie N° 882.

Kozlowski, T.T. 1968. *Water deficits and plant growth.* Academic Press. N.Y.

Lieth, H. 1963. *The role of vegetation in the carbon dioxide content , of the atmosphere.* Jour. Geophisical Research 68: 3.887-3.898.

Lucas, H.L., Jr. 1968. *Mathematical models in animal nutrition.* International Summer School on Biomathematics and Data Processing in Animal Experiments. Elsinore, Denmark.

Meidner, H. 1954. *Measurements of water intake from armosphere by leaves.* New Phytol. 53: 423-426.

Monninger, L.V. 1951. *Rainfall interception by aspen and herbaceous vegetation.* Abst. Proc. Utah Acad. Sci. Arts and Letters.

NAS. 1966. *Biological energy interrelationships and glossary of energy terms.*

Odum, E.P. 1962. *Relationship between structure and fuction in the ecosistem.* Japanese J. Ecology 12: 108-118.

Olson, J.M. 1970. *The evolution of photosyntesis.* Science 168: 438-446.

Oort, A.H. 1970. *The energy cycle of the earth.* En: *The biosphere.* W.H. Freeman, San Francisco. : 14-23.

Patric. J.H. 1966. *Rainfall interception by mature coniferus forests of southeast Alaska.* J. Soil and Water Cons. 21 : 229-231.

Penman, H.L. 1970. *The water cycle.* En: *The biosphere.* W.H. Freeman, San Francisco: 14: 23.

Reid, J.T. 1956. *Nutrition and feeding of dairy cattle.* Journal of Dairy Science 39: 735-763.

Rutter, A.J. 1968. *Water consumption by forests.* : 23-84. En: Kozlowski, T.T. (ed.) *Water deficits and plant growth.* Vol. 2.

Ryther, J.H. 1963. *Geographic variations in productivity.* En: *The sea: ideas and observations on progress in the study of the seas.* Bol. II. M.N. Hill (ed.). Interscience Publishers.

Schneider, B.H. 1935. *The subdivision of the metabolic nitrogen in the feces of the rat, swine and man.* Journal of Biological Chemistry 109: 249-278.

Slatyer, R.O. 1956. *Absorption of water from atmosphere of different humidity and its transport through plants.* Aust. J.Biol. Sci. 9: 552-558.

Slatyer, R.O. 1967. *Plant water relationships.* Acad. Press. Lindon. 345 p.

Sudsuki, H.F. 1969. *Absorción foliar de humedad atmosférica en tamarugo* Prosopia tamarugo *Phil.* II. *Aplicación foliar de THO en plántulas de tamarugo.* Bol. Téc. 30. Est. Exp. Agron. Univ. de Chile.

Thorud, D.B. 1967. *The effect of applied interception on transpiration rates of potted ponderosa pine.* Water Resources Res. 3: 443-450.

Trlica, M.J., Jr. y C.W. Cook. 1972. *Carbohydrate reserves of crested wheatgrass and russian wildrye as influenced by development and defoliation.* J.Range Manage. 25: 430-435.

White, A., P. Haudler, E.L. Smith. 1968. *Principles of biochemistry.* Edition McGraw-Hill Book Co.

Woodwell. 1970. *The energy cycle of the biosphere.* En: *The biosphere.* W.H. Freeman, San Francisco. : 26-36.

Zinke, P.J. 1967. *Forest interception studies in the United States.* : 137- 161. En: Sopper, W.E. 'y H.W. Lull (ed). *Foresty hydrology.* Pergamon.

Quinta parte

CAMBIO DE ESTADO

Mientras mayor es el grado de simplificación del ecosistema, desde una situación natural a una de cultivos o ganadera, más complejas y numerosas son las actividades que debe realizar el agricultor.

C.R.W. SPEDDING, 1971

Los estudios de sistemas silvoagropecuarios deben realizarse considerando cuatro aspectos principales, tres de los cuales ya han sido analizados en los capítulos anteriores. El primero se refiere a la organización arquitectónica o componentes del ecosistema, entre lo que se incluye a la fitocenosis, zoocenosis y hábitat. El segundo aspecto, ya analizado, es el funcionamiento de los recursos o procesos en el modelo arquitectónico que tenga el sistema ecológico. El tercer elemento que debe considerarse es el de regulación del sistema al nivel homostático que corresponda. El cuarto aspecto que debe considerarse en las ciencias silvoagropecuarias es el cambio de estado. Tanto la organización arquitectónica como el funcionamiento de los ecosistemas silvoagropecuarios, está cambiando constantemente, pero estos cambios no son instantáneos y requieren con frecuencia períodos prolongados de tiempo para que ocurran.

El cambio de estado del sistema se expresa de manera diferente según las características de la biocenosis y del ecotopo y de las modalidades de intervención antropogénica. En cultivos y en algunas situaciones ganaderas se mantiene constante el número de organismos, por lo cual la productividad neta sólo puede expresarse a través del cambio de peso de los organismos, y de cada uno de sus componentes anatómicos lo cual ha sido denominado productividad por cambio de estado individual.

Los cambios direccionales de envejecimiento arquitectónico que ocurren como proceso natural del sistema hasta que alcanza su equilibrio con el medio, se discuten en el capítulo de sucesiones ecológicas o singenética. Cualquiera que sea la arquitectura original que se le haya dado al ecosistema silvoagropecuario tiende a mejorar o a deteriorarse en relación al patrón óptimo diseñado, a no ser que éste coincida con el del clímax natural o equilibrio del sistema sin la intervención humana. Si se desea mantener una arquitectura diferente de la del clímax natural es necesario aplicar un esfuerzo variable de acuerdo con las características del biotopo y de la arquitectura que se desee perpetuar. Este esfuerzo recibe el nombre de costo de mantención de la arquitectura el cual, en algunos sistemas antropogénicos, puede ser muy elevado.

El proceso natural de transformación del ecosistema o singenética sigue cauces definidos, que en sus aspectos fundamentales es posible pronosticarlos. Estos cambios pueden ser progresivos o retrogresivos y deben ser bien conocidos por los especialistas en la utilización, manejo y construcción de los sistemas antrópicos, pues siempre que se utiliza algún recurso natural se está, en alguna forma, alterando el proceso singenético natural.

Los cambios arquitectónicos no siempre son graduales y naturales, como ocurre con las sucesiones ecológicas naturales o seres. La intervención del hombre provoca, a menudo, cambios abruptos que concluyen por mejorar o deteriorar al sistema. Para distinguirlo del proceso sinecológico generado internamente o singenético, se le ha denominado en el presente trabajo transformaciones, que no son otra cosa que cambios abruptos, generados antropogénicamente en los cuales se altera la arquitectura del sistema original. Luego de alterarse exógenamente la arquitectura original, ocurren cambios endógenos que corresponde ser estudiado tomando como base los fundamentos singenéticos de los cambios naturales.

El capítulo de transformaciones ha sido dividido en dos grandes secciones: eliminación y edificación. En la primera se analizan los aspectos relacionados con la destrucción de la arquitectura original y la remoción del rastrojo o remanente. En la segunda se discute la edificación de la nueva arquitectura diseñada y consta también de dos partes, en una de las cuales se analiza la preparación del biotopo para la construcción de la nueva arquitectura y en la segunda la construcción misma de ésta.

La productividad del sistema es un proceso gradual de acumulación de biomasa en forma de nuevos organismos, de aumento de tamaño de un número fijo de organismos, o bien, del producto simultáneo de ambos. La cosecha es el proceso inverso al de productividad, el cual se diferencia del anterior en que puede ocurrir, ya sea en forma gradual como a intervalos mayores, extrayéndose la totalidad o una parte de la biomasa en pie acumulada en períodos variables de tiempo, mientras ha ocurrido el proceso de productividad.

Debido a limitantes de espacio se ha debido eliminar de la presente edición, entre las materias relacionadas con cambios de estado del ecosistema al capítulo de productividad y cosecha, el cual se pretende incluir en otra oportunidad.

IX
SINGENETICA

La comprensión de las sucesiones ecológicas proporciona las bases para resolver el conflicto del hombre con la naturaleza.

E.P. Odum, 1969

El proceso de adaptación de los organismos al medio donde viven es complejo e involucra diversas estrategias simultáneas que le hacen más adecuado y efectivo. Una de las estrategias es individual y su mecanismo de adaptación está centrado en el rango de plasticidad de los organismos. Las transformaciones morfológicas y fisiológicas de individuos que tienen estructuras genéticas similares, les permite adaptarse, en el transcurso de su vida, a ambientes muy variables. Dentro de los mecanismos poblacionnales de adaptación se tiene el proceso de evolución genética, que es más lento, pero en lapsos más prolongados pueden llegar a modificar su estructura genética y su rango de plasticidad. En la naturaleza tan importante como los otros dos mecanismos de adaptación es un tercero, de naturaleza sinecológica, y denominado singenética siendo ella la ciencia que concierne con el desarrollo, evolución y cambios naturales de los ecosistemas y que estudian las leyes y principios que rigen las sucesiones ecológicas.

Los recursos naturales son el producto de la integración ordenada de diversos componentes del más variado origen. Pueden agruparse en dos grandes categorías que incluyen al medio abiótico y a la biocenosis. Cada uno de ellos ejerce su acción sobre el otro e interactúan simultáneamente. La resultante final de estas relaciones, luego de transcurrido el tiempo necesario, es el establecimiento de un estado de equilibrio entre el componente biótico o biocenosis y el ambiente abiótico o ecotopo donde la comunidad se desarrolla.

La transformación del ecosistema es un proceso integrador que incluye a todos sus componentes. El proceso de cambio es ordenado, direccional y gradual, y se rige por leyes y principios conocidos (Elton y Miller, 1954). La singenética estudia la dinámica de los ecositemas, considerada especialmente desde un punto de vista de su origen, evolución, potencialidad de desarrollo y de los factores abióticos reguladores de las sucesiones, donde simultáneamente se modifica tanto el número de organismos que integran las poblaciones como el tamaño individual de ellos. La transformación autógena o exógena del sistema ecológico, sometido al proceso singenético, es de naturaleza holocenósica. Todos los componentes tienden a ajustarse en su estructura y funcionamiento al modelo general, cada vez mejor adaptado al medio abiótico.

El estudio singenético de los ecosistemas naturales cambiados parcialmente o destruidos bajo la acción del hombre, permite predecir la tendencia de las transformaciones internas del sistema. Bajo la acción del hombre el sistema puede estar mejorando o empeorando, la tasa de cambio puede ser elevada o baja, la composición taxonómica puede ser adecuada o inadecuada. Las recomendaciones de tratamientos antropogénicos para mejorar los sistemas ecológicos, deben considerár un análisis singenético de la unidad en estudio y de su potencialidad de transformación.

El resultado final de las transformaciones internas del sistema, dado el tiempo necesario, es el equilibrio entre el componente abiótico y la biocenosis. El nivel de funcionamiento y la estructura biocenósica y ecotópica puede ser muy variado en sistèmas antropogénicos, dependiendo de sus características propias y de la intensidad y características de las modificaciones exógenas que se impongan.

Los cambios que ocurren en las comunidades pueden ser direccionales en el tiempo y en el espacio. Los cambios en el espacio se detectan a través del muestreo de comunidades en gradientes ambientales, determinados sin la influencia de transformaciones en el tiempo, pudiendo ser graduales o abruptos. En el primer caso se trata de gradientes o ecotonos, en tanto que en el segundo se trata de alternos. Los cambios en el espacio pueden ser también verticales y horizontales de acuerdo a si se trata de cambios en bisectos o de la estructura y composición de la biocenosis en posiciones espaciales diferentes.

Los cambios de los ecosistemas que ocurren en el tiempo pueden ser no direccionales y son el resultado de fluctuaciones estacionales que hacen que el aspecto de la biocenosis cambie en las diversas estaciones del año. El reemplazo de comunidades puede ser de manera rotativa donde se alternen biocenosis muy diversas. Las cambios no direccionales son comúnmente de naturaleza cíclica, pero pueden también ser irregulares.

El objetivo del presente capítulo es estudiar los fundamentos de los principios que regulan los cambios direccionales en los sistemas naturales, cultivados o ganaderos, y establecer las bases para modificar la dirección, tasa de transformación y equilibrio final del sistema. Varios autores discuten el tema en detalle, entre los que puede mencionarse a Weaver y Clements, 1938; Whittaker, 1953; Oosting, 1953; Hanson y Chur-

chill, 1961; Clements, 1916, 1928 y 1936; Benton y Werner, 1965; Cooper, 1960; Dix, 1964 y Sellek, 1960.

Proceso

Sucesión es el proceso mediante el cual un ecosistema de un lugar determinado y en un momento dado, se modifica gradual, direccional e internamente en el tiempo, en todos sus componentes, hasta alcanzar un estado de equilibrio funcional y arquitectónico con el medio. El proceso sucesional, considerado con un enfoque biológico, y por lo tanto centrado en la biocenosis, establece que la acción del medio abiótico original y su modificación constante produce una reacción de la biocenosis, y viceversa, interactuando mutuamente.

El desarrollo cada vez más avanzado de la biocenosis hace que un mismo territorio sea ocupado por comunidades diferentes que se autorremplazan hasta alcanzar una etapa de madurez o etabilidad final del sistema, cuando se establece un equilibrio de la biocenosis con el medio donde se desarrollan, y a su vez con el macroambiente.

La interpretación cuantitativa de las sucesiones debe hacerse sobre la base de un complejo en el cual intervienen todos los componentes del ecosistema (Billings, 1938). Las transformaciones que ocurren durante el transcurso del proceso sucesional son holocenósicas. La interpretación de las transformaciones debe hacerse considerando a todos los componentes individualmente y en conjunto, siendo posible establecer modelos sucesionales predictivos (Horn, 1975).

Cada una de las etapas sucesionales influye y modifica tan profundamente al sistema, que concluye por hacerlo inadecuado para la persistencia de la etapa generadora del proceso de cambios. En sucesiones naturales las transformaciones singenéticas registradas en las diversas etapas son autógenas, lo cual significa que la causa de la transformación de una etapa seral en otra es generada internamente (Tansley, 1939).

Inicialmente cada etapa más avanzada que se desarrolla en un ecosistema, tiende a generar un equilibrio de la biocenosis y el medio. La biocenosis presente en un sistema que no se encuentre en equilibrio, es la resultante de una causa, cual es el ecotopo particular que pudiera existir en un momento determinado. La biocenosis es el efecto de una causa, que en este caso es el ecotopo, pero a su vez, desde el momento en que existe una acción, reacción e interacción entre ambos, los papeles desempeñados por cada uno se invierten.

ecotopo (causa) ⟶ biocenosis (efecto)

La biocenosis resultante del ecotopo produce, a su vez, otras transformaciones sobre el medio abiótico, que estimulan modificaciones sobre el ecotopo.

biocenosis (causa) ⟶ ecotopo (efecto)

Se tiene por lo tanto:

biocenosis (causa y efecto) ⟷ ecotopo (causa y efecto)

La relación de causa a efecto y de efecto a causa opera constantemente en el ecosistema. Se requiere, sin embargo, de un lapso para que se produzca la reacción a efecto; lapso que corresponde al retardo o histeresis. En comunidades naturales o en sistemas silvoagropecuarios, el retardo puede llegar a ser importante, y en algunos casos muy prolongado. Su duración fluctúa entre segundos, días, semanas, años, decenios, e incluso siglos. Frecuentemente, al evaluar las relaciones de causa-efecto no se considera el retardo; por ello, la cuantificación del proceso sólo considera una parte de la reacción o efecto, llegando frecuentemente a conclusiones que la reacción es de menor significación que en la realidad.

Durante todo el transcurso del proceso sucesional existe un desequilibrio entre el ecotopo y la biocenosis. Este desequilibrio es direccional, lo cual hace que las transformaciones del ecosistema vayan orientadas hacia una etapa final única o clímax. En esta etapa final, la causa y el efecto son equivalentes, por lo cual no se generan nuevas transformaciones y el ecosistema permanece estabilizado. Si se le da suficiente tiempo, la vegetación llega eventualmente a un estado de equilibrio con el medio abiótico y la zoocenosis, que se conoce como clímax, lo cual significa lo último (Billings, 1941).

El complejo ecológico integrado por el abiotopo, hábitat, fitocenosis y zoocenosis, en su etapa clímax, también cambia al cambiar el clima general del lugar. Si se hace más frío o cálido, más seco o húmedo, la biocenosis se modifica gradualmente (Billings, 1941). En sistemas naturales, frecuentemente, la dirección del sistema va desde las etapas iniciales, donde a menudo aún no existe biocenosis, hacia la etapa final de equilibrio entre la biocenosis y el ecotopo. Las transformaciones singenéticas conducentes a etapas más avanzadas, y que terminan en el clímax, se denominan sucesiones progresivas o progresiones. Las que se originan en sentido inverso, desde alguna etapa más avanzada a otra inicial, se denominan sucesiones retrogresivas o retrogradación. En ambas circunstancias se trata de cambios graduales.

Los cambios en las etapas sucesionales, o cambios en el tiempo, pueden ser graduales o abruptos. En general son graduales, pero ocasionalmente en las etapas iniciales cuando la tasa de cambios es mayor, o cuando las formas vitales son muy diferentes, los cambios sucesionales pueden calificarse de abruptos. Odum (1960) hace notar que en algunas sucesiones los cambios entre las etapas sucesionales de distinta fisionomía son abruptos. En cambio aquellos que ocurren dentro de la misma fisionomía son graduales, a medida que una población va siendo reemplazada por otras.

La transformación brusca de algunos de los componentes del ecosistema, desde una etapa avanzada a una inicial, se denomina destrucción o transformaciones destructivas. El proceso inverso de transformación brusca desde etapas menos avanzadas se denomina construcción. Cualquiera de los componentes puede ser el que se modifique; la destrucción o construcción de ecosistemas se hace normalmente sobre la base de afectar a alguno de los componentes, sin alterar a los demás. Al transformar sistemas naturales en agrícolas, el cambio es frecuentemente destructivo, donde se elimina a la fitocenosis original para luego reemplazarla por otra. Cuando el objetivo perseguido en la transformación se circunscribe dentro de los marcos aceptados por la buena agricultura, se trata de destruir la biocenosis original sin destruir el suelo. Al contrario, en manejo silvoagropecuario, frecuentemente se trata además de modificar algunas características del suelo, junto al establecimiento de la nueva arquitectura biocenósica.

Cuando el origen de la transformación es ajeno al sistema natural corresponde a modificaciones exógenas. El estímulo inicial de la sucesión, en sistemas silvoagropecuarios, es frecuentemente exógeno, pero las etapas siguientes son autógenas.

La sucesión, además de dirección, tiene una velocidad y tasa de cambios que depende de factores internos y externos. Las características del edafotopo, la temperatura, precipitación y otros atributos del macroclima, fijan en un alto grado la velocidad de las transformaciones. La flora y fauna existentes en el lugar, las posibilidades de migración, la longevidad de cada especie, la edad de reproducción y la tasa de reproducción y mortalidad son algunas de las que regulan la tasa de cambio sucesional.

En comunidades pluriestratificadas, donde predomina un horizonte pratense bajo una cubierta rala de especies arbóreas o arbustivas, el aumento en la dominancia de la estrata superior no necesariamente es la resultante del incremento en el porcentaje de cubierta, sino que puede ser una consecuencia del aumento de la densidad del stand en los alrededores de la planta madre (Schultz, Launchbaugh y Biswell, 1955). La evaluación directa de la declinación en la producción de la estrata inferior, debido al aumento de las especies de las estratas superiores, requiere de muestreos repetidos para determinar la producción por un período de muchos años. Jameson (1971) calculó la relación mediante un programa de simulación en computadora que minimiza la información necesaria. (Figura IX-1). El estudio lo hizo en una pradera del sudoeste de los Estados Unidos, dominada por *Juniperus* spp., *Pinus edulis* y *P. monophyla*. Utilizando varias parcelas de muestreo construidas previamente y determinando cambios observados en la cubierta en períodos cortos de tiempo, se calculó la tasa de cambio de la cubierta de la siguiente forma:

$$\frac{\Delta C}{\Delta t} = \frac{C_{i+t} - C_i}{t}$$

donde $\Delta C/\Delta t$ es la tasa de cambio, C_i la cubierta en la primera medición, C_{i+t} la cubierta en la segunda medición y t el número de años entre mediciones. Se calculó la media y la desviación estándar de la tasa de cambio de la cubierta. A éste luego se le adiciona la cubierta original lográndose, en el caso particular analizado por Jameson (1971), extrapolarlo por un período de 250 años. Para un año n la cubierta de leñosas fue:

$$C_n = \sum_{i \times 1}^{n} \frac{\Delta C_i}{\Delta t}$$

Desde el punto de vista de su origen, las sucesiones pueden agruparse en dos categorías: primarias y secundarias. Las sucesiones primarias o priseres se originan en estratos relativamente no intemperizados, tales como depósitos glaciales, dunas y en otros materiales no habitados previamente. La dirección de la sucesión primaria y el proceso de formación del suelo están determinados, entre otros, por el macroclima y por el material generador (Billings, 1941). Las sucesiones secundarias o subseres se originan en áreas cubiertas de biocenosis, donde ésta fue destruida o transformada. La tasa de cambio y la dirección de la sucesión secundaria dependen de varios factores. El grado de desarrollo edáfico alcanzado en el proceso sucesional predestrucción de la biocenosis, ofrece un límite superior de desarrollo de la subsere, difícil de sobrepasarse en un corto período. El lapso que el suelo ha estado expuesto al viento, agua y sol después de la destrucción de la cubierta fitocenósica y antes de que una nueva cubierta se haya establecido es otro de los factores que limita el grado de desarrollo de la subsere (Billings, 1941).

Las sucesiones secundarias resultan como consecuencia de la perturbación del complejo; son más rápidas que las priseres y pueden ser

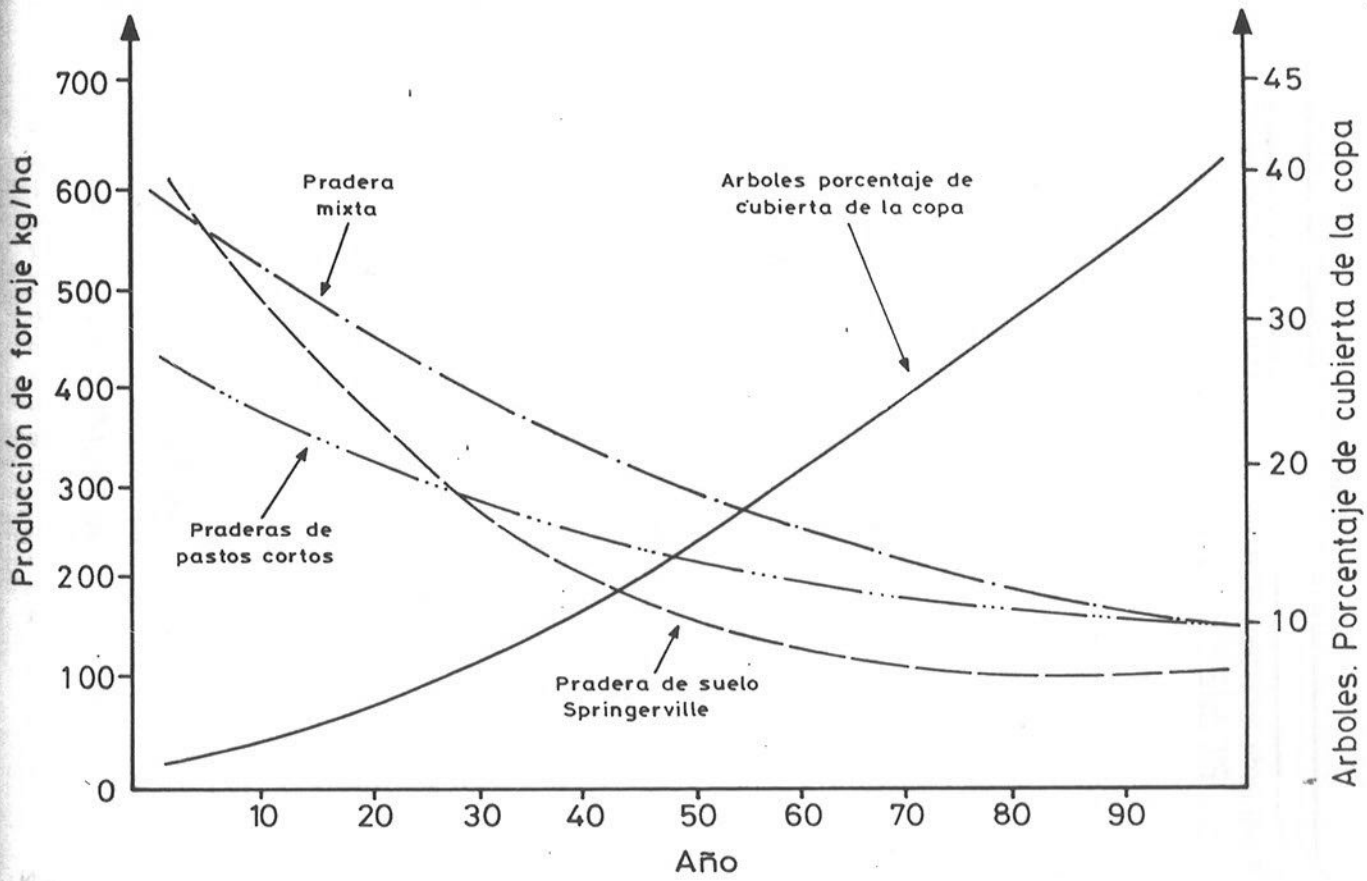


Figura IX-1. *Relación media de cubierta de copa-tiempo y productividad de forraje-tiempo en tres sitios del bosque del tipo* Pinus-Juniperus *que se encuentra en el sureste de los Estados Unidos (Jameson, 1971).*

manipuladas al manejar la biocenosis, produciendo resultados deseables en un período razonable de tiempo (Ellison, 1949). Cuando los cambios son tan extremos como para destruir la integridad del complejo por erosión acelerada u otras causas, el término sucesión ya no es apropiado y se emplea lo que se conoce como cambios destructivos.

Las sucesiones primarias se inician en áreas originalmente desprovistas de vegetación. Los diversos sustratos que se encuentran en tales ambientes pueden ser de la naturaleza más variada, abarcando un rango que va desde el agua pura hasta la roca. Dentro de esta gradiente se encuentran todos los elementos en diversas combinaciones y los componentes abióticos sólidos en los más variados grados de intemperización y descomposición. Las características de los materiales susceptibles de ser colonizados por biocenosis primitivas pueden ofrecer condiciones más o menos favorables para el desarrollo de los organismos. La roca virgen, sin ningún grado de intemperización ni descomposición, corresponde al hábitat más desfavorable para ser colonizado, donde las tasas sucesionales de las etapas prístinas son más lentas. El agua pura, con muy bajo contenido de nutrientes, tal como ocurre en medios oligotróficos, ofrece también condiciones desfavorables para las etapas iniciales. En ambos casos las tasas de cambio sucesionales son de poca consideración.

Los ambientes intermedios son más favorables. El agua con alto contenido de nutrientes, o medios eutróficos, en concentraciones que no sean tóxicas para los organismos o que no produzcan efectos osmóticos altamente desfavorables, ofrece condiciones que pueden conducir a tasas sucesionales más elevadas. Los sustratos sólidos, de partículas finas de arcilla transportada por el viento o el agua, los materiales generadores de löess, las arenas depositadas por el viento en forma de dunas y el ripio depositado por aluviones, pueden corresponder a sustratos favorables para la iniciación de sucesiones. Las tasas de desarrollo de las etapas sucesionales iniciales originadas en estos sustratos, pueden ser altas (Figura IX-2).

La interrupción de la prisere, en cualquier etapa sucesional o en clímax, al destruir la biocenosis o parte de ella, corresponde a un retroceso sucesional. Se producen, entonces, condiciones

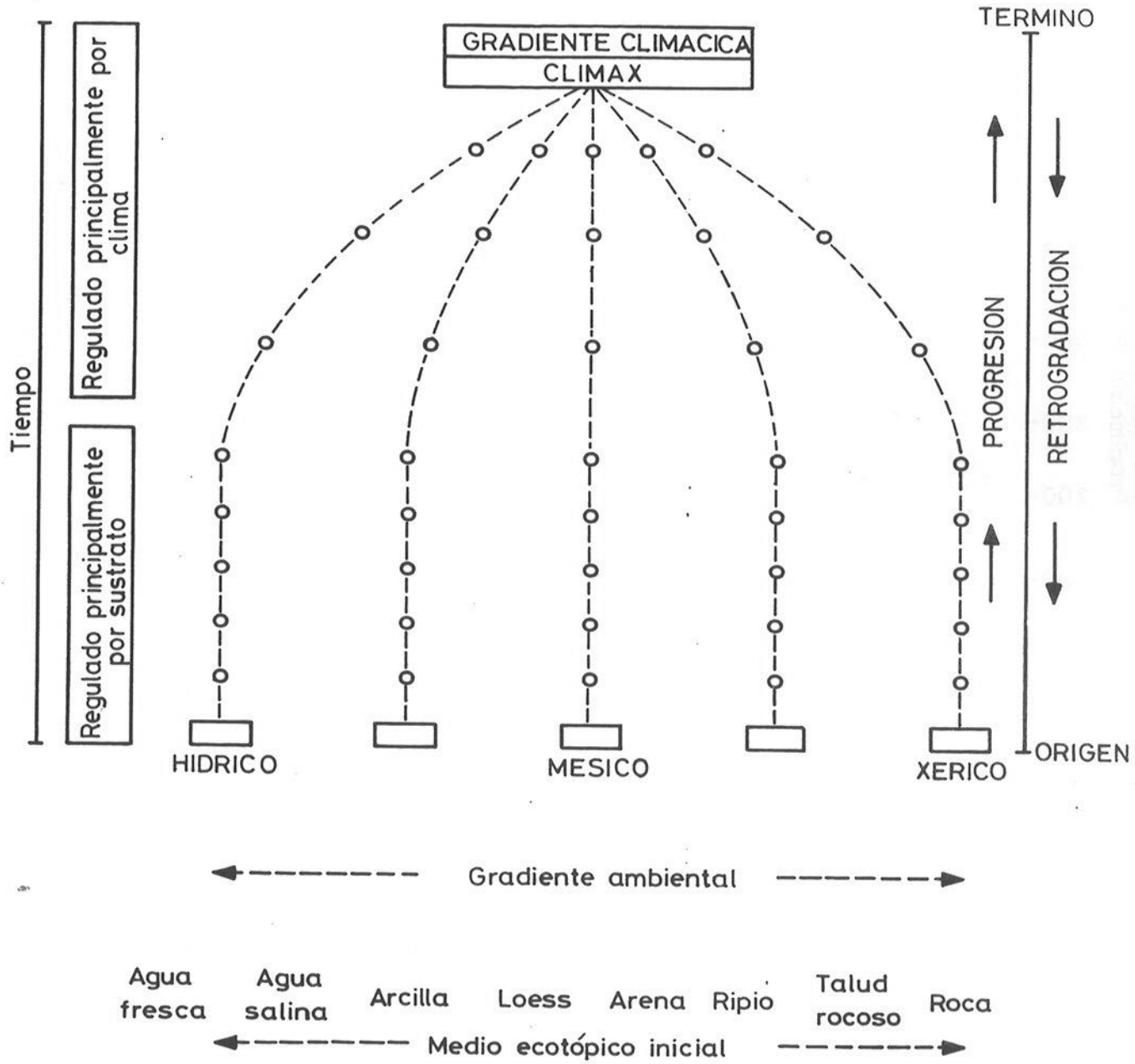


Figura IX-2. *Esquema de las sucesiones primarias progresivas y retrogresivas.*

adecuadas para iniciar un segundo proceso análogo al priseral, pero en un medio ecotópico más favorable que el primero. Se trata en este caso de una sucesión secundaria o subsere.

Cualquier organismo que se encuentre en proceso de descomposición puede transformarse en el sustrato inicial de sucesiones; tal es el caso de los troncos caídos y cadáveres donde se registran todas las etapas sucesionales correspondientes al medio. Las sucesiones aludidas, que ocurren en pequeña escala, se denominan sérulas.

El conjunto de las transformaciones sucesionales que ocurren en un medio y lugar determinado se denomina sere o serie. Cada sere se caracteriza por tener etapas definidas que la describen y características especiales que lo distinguen de otras.

El proceso sucesional incluye transformaciones taxonómicas difíciles de comprender sin el conocimiento de los estados sucesionales de cada taxa. Weaver y Clements (1938) han indicado que cada taxa que se incorpore a un nuevo territorio debe pasar ciertas etapas bien definidas de migración, écesis, agregación, competencia, invasión, reacción y estabilización.

La etapa de migración es aquella en la cual la diséminula se traslada desde su hábitat y territorio original a uno nuevo. La eficiencia de esta

etapa, que tanta importancia tiene en el proceso sucesional, depende de las características anatomomorfológicas de la especie, densidad poblacional, movilidad de la planta, agente diseminador, barreras naturales a la migración y de la distancia que debe ser transportada la diséminula. En general, las especies que se reproducen por semilla o esporas son de mayor movilidad que aquellas que lo hacen por medios vegetativos. Lieth (1960) estudió el movimiento de plantas individuales y de especies en sectores individuales delimitados experimentalmente. Llegó a la conclusión de que en una gradiente ambiental, las macollas de pasto y las poblaciones de plantas se mueven a lo largo de la gradiente más intensamente que lo que a simple vista parece.

En la segunda fase sobreviene la germinación, crecimiento y reproducción de la diséminula; corresponde a lo que se denomina écesis, que no es otra cosa que el ajuste del organismo al hábitat. Deben existir condiciones adecuadas para la germinación y emergencia de la plántula; lo cual está relacionado con algunas características intrínsecas del fruto y con las condiciones ambientales circundadas a la plántula. Las causas de la latencia seminal deben, eventualmente, ser contrarrestadas por el medio. El proceso concluye con la producción de semilla viable.

Los organismos adaptados y establecidos comienzan luego a multiplicarse alrededor de la planta madre, fase que recibe el nombre de agregación. El origen de ella no es otro que una reproducción mayor respecto al organismo del que provienen; aquellos organismos que se reproducen vegetativamente son de difícil dispersión por lo cual, durante las primeras generaciones, sólo se les encuentra localizados en grupos. La tendencia a agregarse es menos pronunciada en organismos de reproducción sexual o con alto grado de movilidad; sin embargo, durante las primeras generaciones, la etapa se distingue fácilmente. El aumento de la agregación, a medida que el territorio comienza a ser ocupado, incrementa la competencia por los recursos que se encuentran en disponibilidad limitada.

Las especies clímax, en su fase de competencia, logran finalmente estabilizar su población. Algunas poblaciones alcanzan su máximo desarrollo en alguna etapa preclimácica y otras, en cambio, lo hacen en la etapa clímax. Cualquiera que sea el caso, las especies clímax tienen poblaciones estabilizadas en su etapa de equilibrio, aunque se trate de densidades submáximas. Las especies no clímax están ausentes en dicha etapa, por lo cual, luego de su apogeo, disminuyen hasta que finalmente desaparecen a medida que la sucesión avanza.

El crecimiento de la población responde a una función logística bien conocida, debido a que la tasa de crecimiento disminuye gradualmente hasta que en la etapa de equilibrio poblacional se hace igual a cero. La curva que aparece en la Figura IX-3 grafica esta relación, donde se indica que la intensidad de lucha por la existencia se incrementa a medida que la población aumenta, pero sigue una curva diferente. La competencia intraespecífica es débil en las etapas iniciales, pero en las siguientes aumenta marcadamente hasta que sobrepasa los límites de la especie.

La invasión, agregación y crecimiento de nuevas poblaciones en un territorio va produciendo nichos nuevos que deben ser ocupados por otros organismos; lo cual da cabida a que la invasión de nuevas poblaciones sea coronada con écesis exitosas en las etapas serales más avanzadas. En esta forma, la complejidad y diversidad de la biocenosis va variando, a medida que algunas de las antiguas poblaciones desaparecen.

En ecología de poblaciones se acepta que la curva de crecimiento poblacional es logística, al término de la cual se alcanza el equilibrio entre la población y el ambiente donde ella se desarrolla. La validez de esta afirmación pierde sentido cuando se trata de ambientes cambiantes, pues el equilibrio poblacional se refiere a ambientes estables lo cual no es el caso en seres no estabilizadas. Lo normal, para una población que haya alcanzado su equilibrio en alguna etapa seral, es que el continuo avance sucesional vaya gradualmente deteriorando el ambiente de la población. Ello trae como consecuencia la declinación poblacional hasta que se concluye con el virtual desaparecimiento de la especie. En esta forma, en el transcurso de la progresión seral, nuevas poblaciones van invadiendo y desapareciendo.

El mecanismo regulador del crecimiento poblacional está centrado en torno a la tasa de crecimiento poblacional (r). Este valor es la resultante de la tasa de natalidad, mortalidad y de migración. En las poblaciones en crecimiento el valor de r es mayor de cero. En la etapa de equilibrio de la población r es igual a cero, lo cual indica que la población no cambia. Durante la etapa de declinación poblacional, el valor de r comienza a ser menor de cero, lo cual hace que la densidad poblacional disminuya gradualmente hasta que finalmente desaparezca (Figura IX-4).

En comunidades sucesionales, las poblaciones no alcanzan a mantenerse en equilibrio porque el ambiente que les circunda es variable, y luego de un lapso en el cual mejora le sigue otro en el cual comienza a empeorar. Sólo en la etapa clímax existe equilibrio poblacional, cuando $r = O$ y densidad $D_e > O$.

Invasión es un término general que incluye migración, écesis y agregación. Algunos ejemplares de una población pueden migrar a un nuevo territorio y sin embargo no invadirlo, para que ello ocurra deben, además, establecerse y mul-

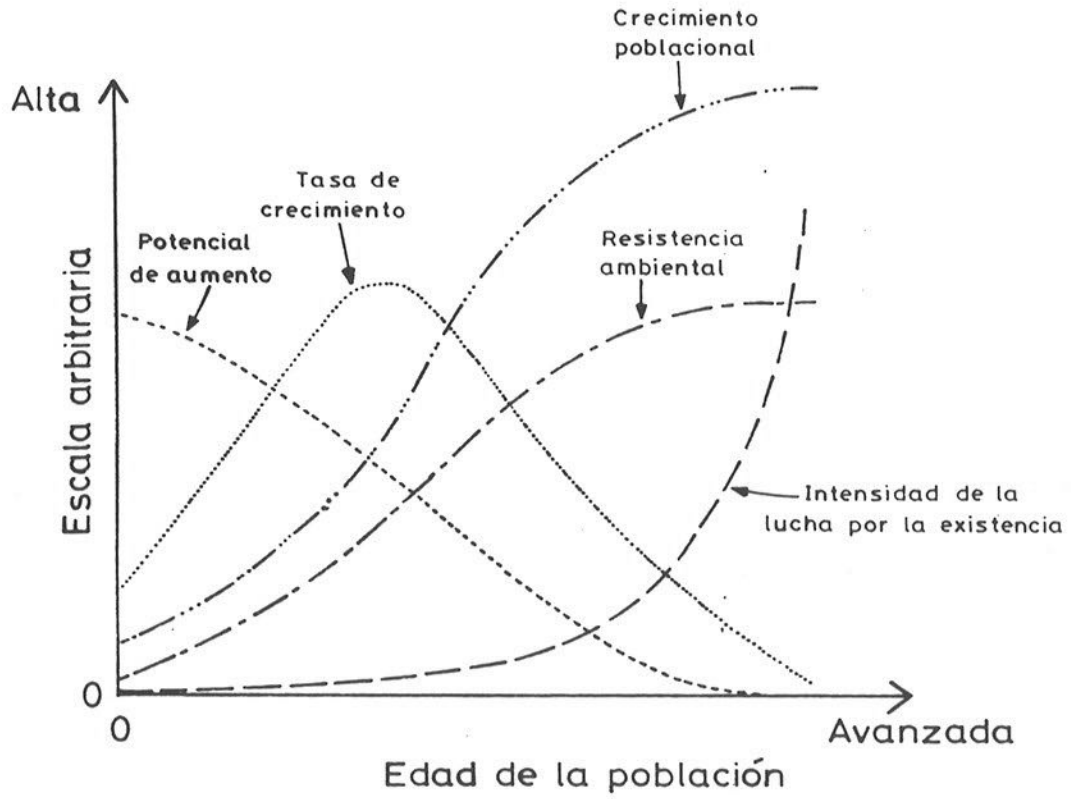


Figura IX-3. *Representación esquemática de las características de la competencia en una población en crecimiento, según Gause (Allee et al., 1949).*

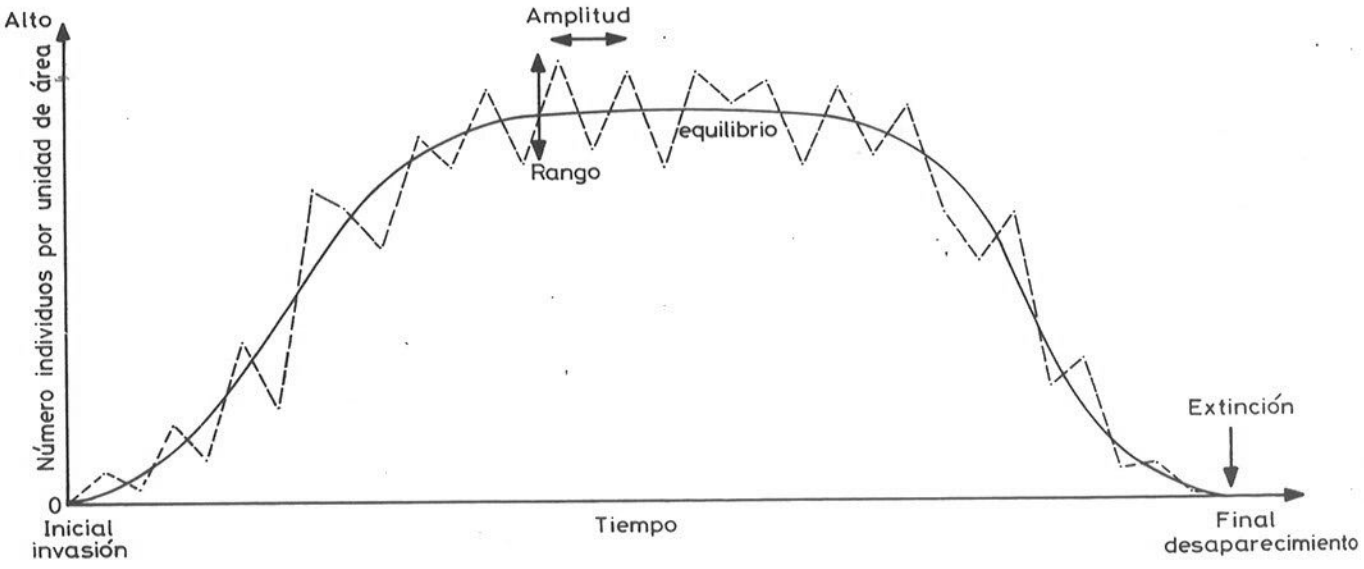


Figura IX-4. *Esquema generalizado del crecimiento y declinación de una población.*

tiplicarse. En el proceso sucesional, algunas poblaciones constantemente invaden y otras desaparecen y la diferencia entre ambas define el grado de diversidad de la biocenosis en la etapa seral respectiva. La invasión de poblaciones trae, también como consecuencia, la reacción de la biocenosis. En su acepción seral se interpreta como la modificación ambiental derivada de su presencia. En la etapa seral final o clímax, las diversas poblaciones están estabilizadas. (Figura IX-5).

El poder competitivo de una especie es una

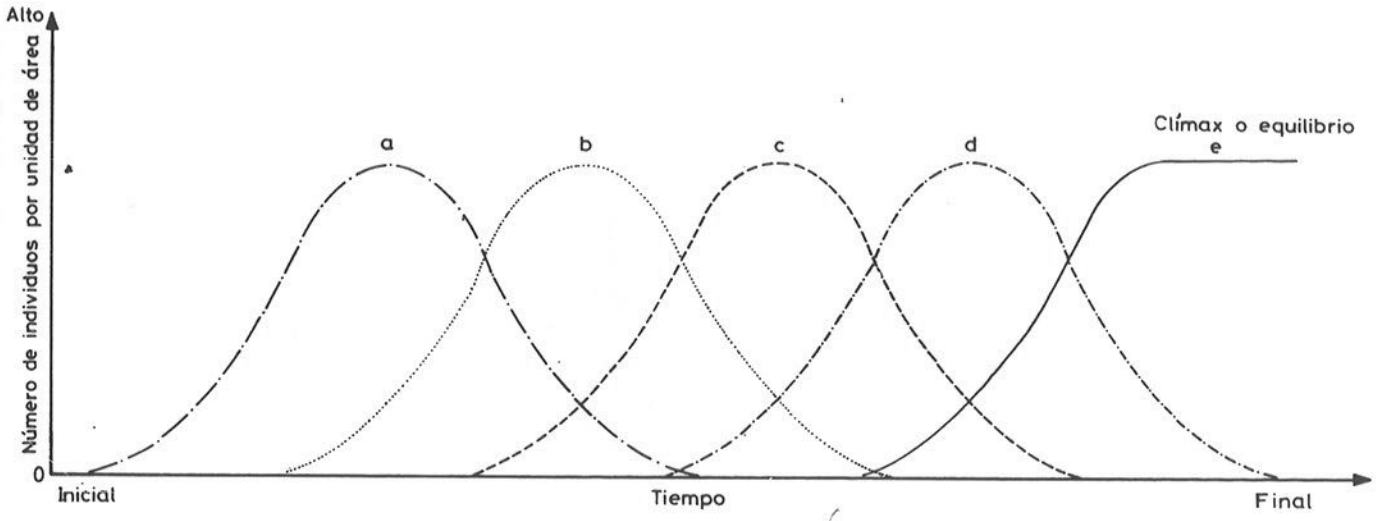


Figura IX-5. *Esquema generalizado de la variación de la sanidad poblacional de diversas especies en etapas serales diferentes. a, b, c, d y e representan a especies que predominan desde etapas iniciales más tardías.*

función que depende no sólo de su adaptación fisiológica sino que también del número de unidades reproductivas que existen en el hábitat (Lieth, 1960). El poder competitivo de un individuo, en cambio, puede depender de su adaptación fisiológica y el aspecto reproductivo, en este caso, no es de importancia.

El poder competitivo de una población es función de la adaptación de los individuos y de su eficiencia de dispersión.

$$K = f(A) \cdot f(V)$$

donde K es capacidad competitiva, A es adaptación y V es la eficiencia de dispersión (Lieth, 1960).

La estructura por edades de la población refleja el éxito reproductivo pasado y presente, lo cual es también indicativo del status sucesional de la comunidad (Roughton, 1966). La estructura por edades de la población de una especie es variable de acuerdo a las circunstancias que la rodean y a su historia. Las diversas etapas sucesionales se caracterizan por presentar estructuras variables de acuerdo a la etapa sucesional de la sere.

Los cultivos herbáceos, pratenses y forestales tienen, de acuerdo a las modalidades de establecimiento y manejo, poblaciones coetáneas o multietáneas. En las etapas de invasión de una población predominan los organismos jóvenes y se encuentran ausentes los maduros y seniles. En las etapas más avanzadas, cuando las condiciones ambientales comienzan a ser desfavorables para la población, las edades juveniles se hallan ausentes.

Las poblaciones en equilibrio de la etapa sucesional clímax, tienen una estructura por edades características. La de la población es la resultante del medio en que se encuentra y de las características de las tasas de mortalidad, natalidad y migración que ocurren en función de la edad de los organismos. El análisis de la estructura por edades de una población presenta información que puede, finalmente, conducir a interpretar su tendencia.

Las características anatomomorfológicas de algunas especies animales y vegetales no permiten determinar la edad de los individuos. El conocimiento de la estructura por edades de la población permite determinar tendencias sucesionales de las diversas poblaciones que integran la biocenosis, y evaluar los efectos del manejo ecosistémico, cualquiera que sea la población de que se trata (Figura IX-6).

Modelos sucesionales

Hidrosere*

Las sucesiones ecológicas que se originan en aguas estancadas se denominan hidroseres. El conjunto de todas las etapas sucesionales comprendidas desde el ecosistema acuático original, constituido por el ecotopo, en ausencia de la biocenosis, hasta la etapa final o clímax, es la hidrosere. A pesar de tratarse de un proceso gradual y continuo, se distinguen algunas etapas características que lo definen.

*Tanto la hidrosere como la xerosere están basadas en la interpretación del Ingeniero Agrónomo, M.S. Edmundo Pisano Valdés, del Instituto de la Patagonia, Punta Arenas.

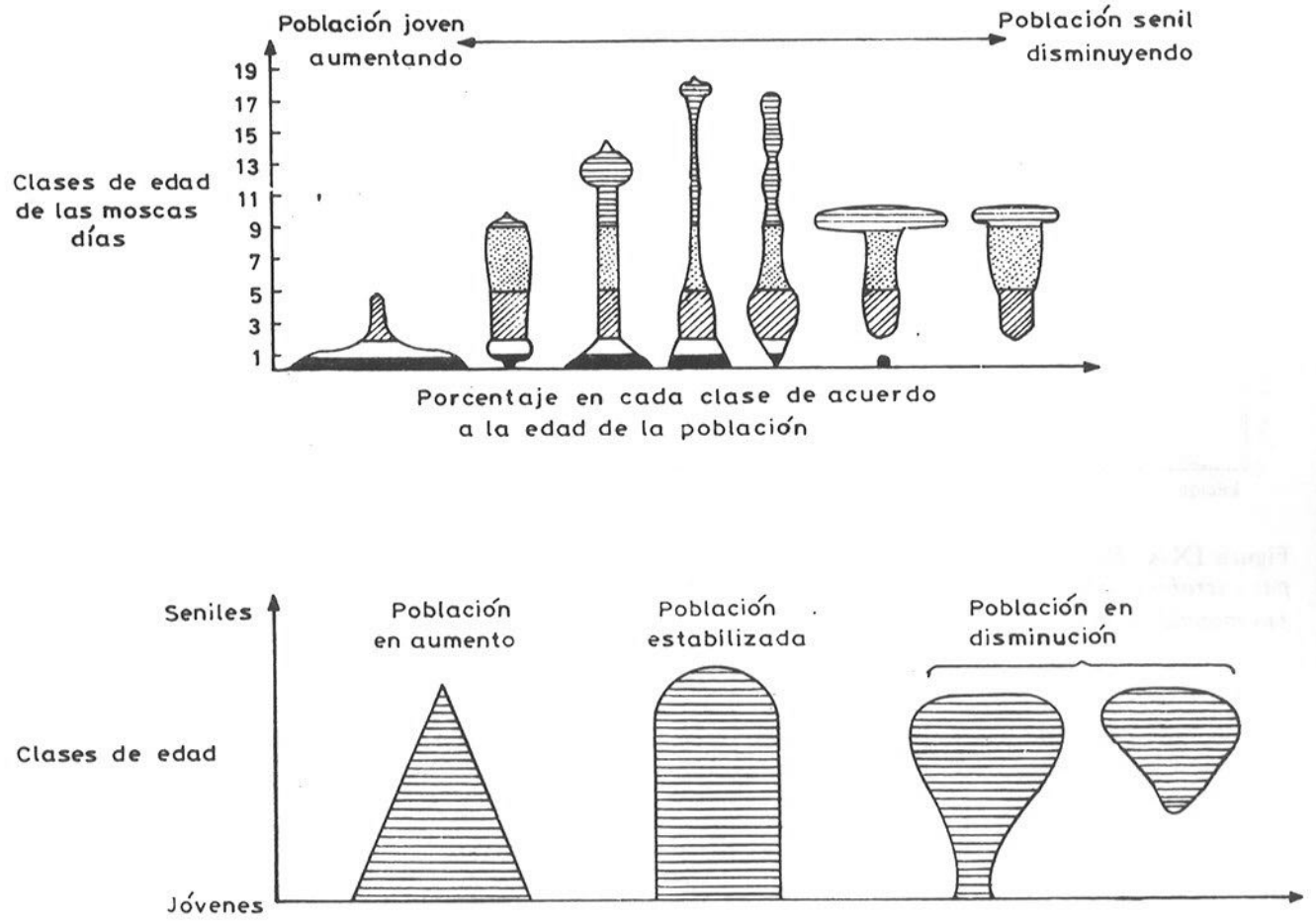


Figura IX-6. *Distribución por edades de una población de* Drosophila melanogaster *en diversas etapas sucesionales, según Bodenheimer, 1958 (Gráfico superior). Esquemas típicos de estructura por edades de poblaciones en aumento, estabilizadas y en disminución (Gráfico inferior).*

Etapa sumergida. Se inicia en las orillas de aguas estancadas claras, cuyo fondo se encuentra a profundidades menores de 6,5 m; en aguas turbias esta profundidad es menor, debido a que la penetración de la luz es también menor. La fitocenosis, además de ser muy simples, se caracterizan por hallarse constituidas por especies arraigadas en el fondo cuyo follaje se encuentra totalmente sumergido. Alguno de los géneros de plantas más comunes son *Elodea, Potamogeton, Ceratophyllum, Triglochin, Utricularia,* y otros. Los ejemplares de éstos y de otras especies y géneros se encuentran comúnmente cubiertos de algas micro y macrocópicas. La escasez de oxígeno y la acumulación de restos vegetales que caracterizan al sustrato, elevan rápidamente la profundidad del fondo debido a la oxidación incompleta de la materia orgánica. La menor velocidad del agua, en torno a la vegetación del fondo acuícola, estimula también una mayor acumulación de sedimentos (Figura IX-7).

Etapa flotante. A medida que la profundidad lacustre disminuye debido a la acción de la etapa sumergida, cuando el fondo alcanza profundidades inferiores a 2,5 m en aguas claras, se crean condiciones favorables para la etapa flotante. Las especies características de dicha etapa también presentan un sistema radical arraigado en el sustrato del fondo. Entre los géneros más importantes se tiene *Potamogeton, Miryophyllum, Polygonum, Ranunculus, Nasturtium,* y *Lemna.* Puede existir un ecotono entre esta etapa y la sumergida, como asimismo, con la siguiente.

Etapa emergente o pantano de cyperáceas. Las especies dominantes de la fitocenosis se hallan arraigadas en el fondo lacustre, pero emergen sobre la superficie del agua. La profundidad hídrica se reduce a unos pocos decímetros, la productividad de biomasa puede ser alta y la acumulación de restos vegetales y de sedimentos también, con posibilidades de presentar un desarrollo edáfico rápido. El nombre vernáculo de los ecosistemas que se encuentran en esta etapa sucesional, en el sur de Chile, es ñadi. Los géneros más característicos son *Scirpus. Ciperus. Polygonum, Typha, Saggitaria* y otros.

Etapa de vega de cyperáceas. La disminución de la profundidad del agua se reduce

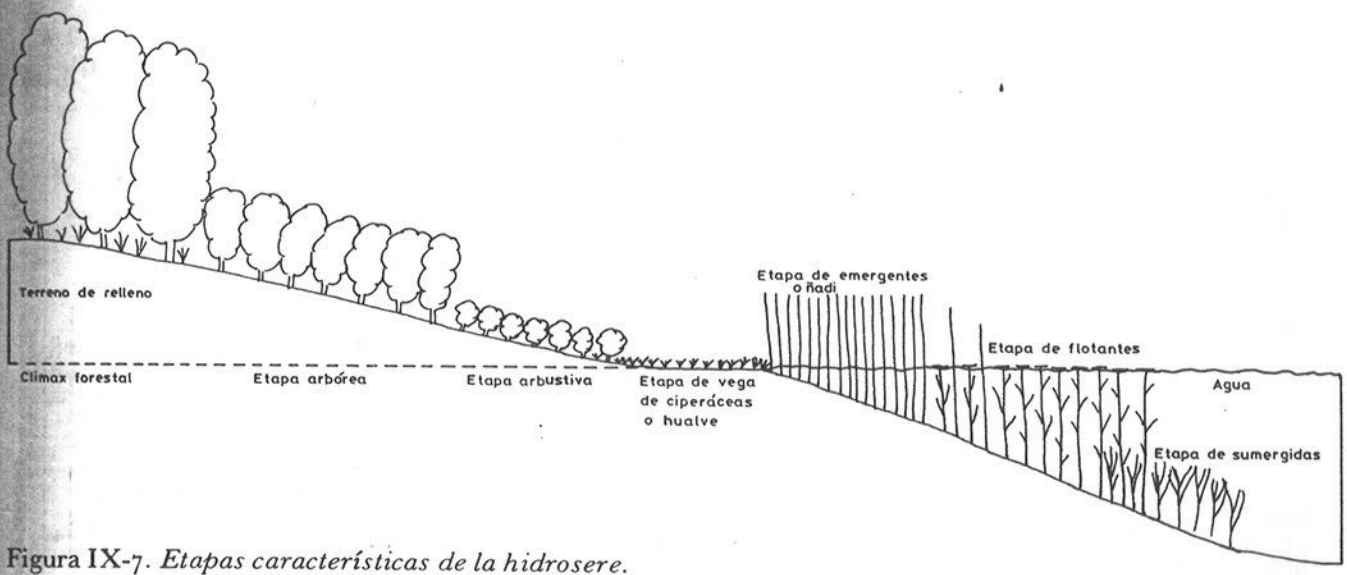


Figura IX-7. *Etapas características de la hidrosere.*

hasta que ya no existe agua libre sobre el suelo. Los sedimentos y restos vegetales cubren totalmente el nivel hídrico, pero el suelo se encuentra saturado hasta la superficie. Las especies dominantes de las etapas anteriores han desaparecido, y la fitocenosis se halla dominada por especies de los géneros *Carex, Juncus, Eleocharis, Mentha, Teucrium, Ranunculus, Valeriana, Gunnera, Plantago, Caltha, Paspalum, Echinochloa* y varios otros. El suelo húmedo se inunda frecuentemente en la estación de las lluvias. El crecimiento de la vegetación es el responsable del microrrelieve. Algunas especies macollan intensamente, elevando el nivel de la superficie del sustrato, haciéndolo simultáneamente más seco. Esta etapa, en Chile, se denomina corrientemente hualve.

Etapa arbustiva. El factor limitante para el desarrollo sucesional ha dejado en parte de ser el suelo, que ya se encuentra mejor desarrollado. El exceso de agua ha desaparecido o sólo se transforma en problema durante algunas de las estaciones del año. El clima comienza a ser el factor limitante. Varias etapas características pueden distinguirse en esta fase del desarrollo seral. El *tepual* dominado por *Tepulia stipularis*, una mirtácea, es una de ellas. El mallín en la región boscosa del sur de Chile está formado por especies *de Pernettya, Ovidio pillo-pillo, Raphithamnus spinosus, Desfontainea spinosa, Aristotelia chilensis, Drymis winteri, Nothofagus antarctica* y *N. pumilio*. En la zona central otras especies son dominantes, tales como *Mirceugenia apiculata, Myrtus meli, Baccharis, Raphitamnus, Drimys* y otros. La modificación ambiental, tanto del suelo como del clima, hacen al medio más adecuado para la etapa final o clímax.

Etapa final o clímax. Las sucesiones ecológicas, concluyen en el clímax o etapa de equilibrio sucesional donde la biocenosis y el ecotopo no se modifican. El ecosistema se encuentra en equilibrio con el macroambiente, pero dentro de dicho equilibrio, el clima general de la región juega un papel importante. El carácter de la biocenosis está determinado principalmente por el clima. En la zona sur, en suelos desarrollados, la biocenosis climácica puede estar dominada por especies tales como *Nothofagus oblicua, Aetoxicum punctatum, Laurelia sempervirens.* En la zona central las especies de *Acacia caven, Trevoa trinervis, Proustia pungens* y otras pueden ser reemplazadas por *Lithreae caustica, Cryptocaria alba, Quillaja saponaria* y otras.

La fisonomía de la etapa climácica puede ser muy variable de acuerdo a las características del clima. En ambientes favorables la fitocenosis final corresponde al bosque, pero en ambientes desfavorables puede ser una estepa. En ambientes intermedios, el clímax puede ser una sabana, una pradera o un matorral (Figura IX-8). En la Figura IX-9 se presentan unos ejemplos de etapas hidroserales en Llanquihue, Chile, en la zona circundante al lago del mismo nombre.

Xerosere

Las sucesiones ecológicas que se inician en roca se denominan xerosere. El conjunto de todas las etapas sucesionales comprendidas desde la roca pura, desprovista de vegetación, hasta la etapa final o clímax es la sere. Algunas de las etapas más características de este proceso gradual se indican a continuación (Figura IX-10).

Etapa de los líquenes crustosos. Las condiciones ambientales para el desarrollo de biocenosis en el ambiente xérico del sustrato lítico son extremas, para la vida. Las características

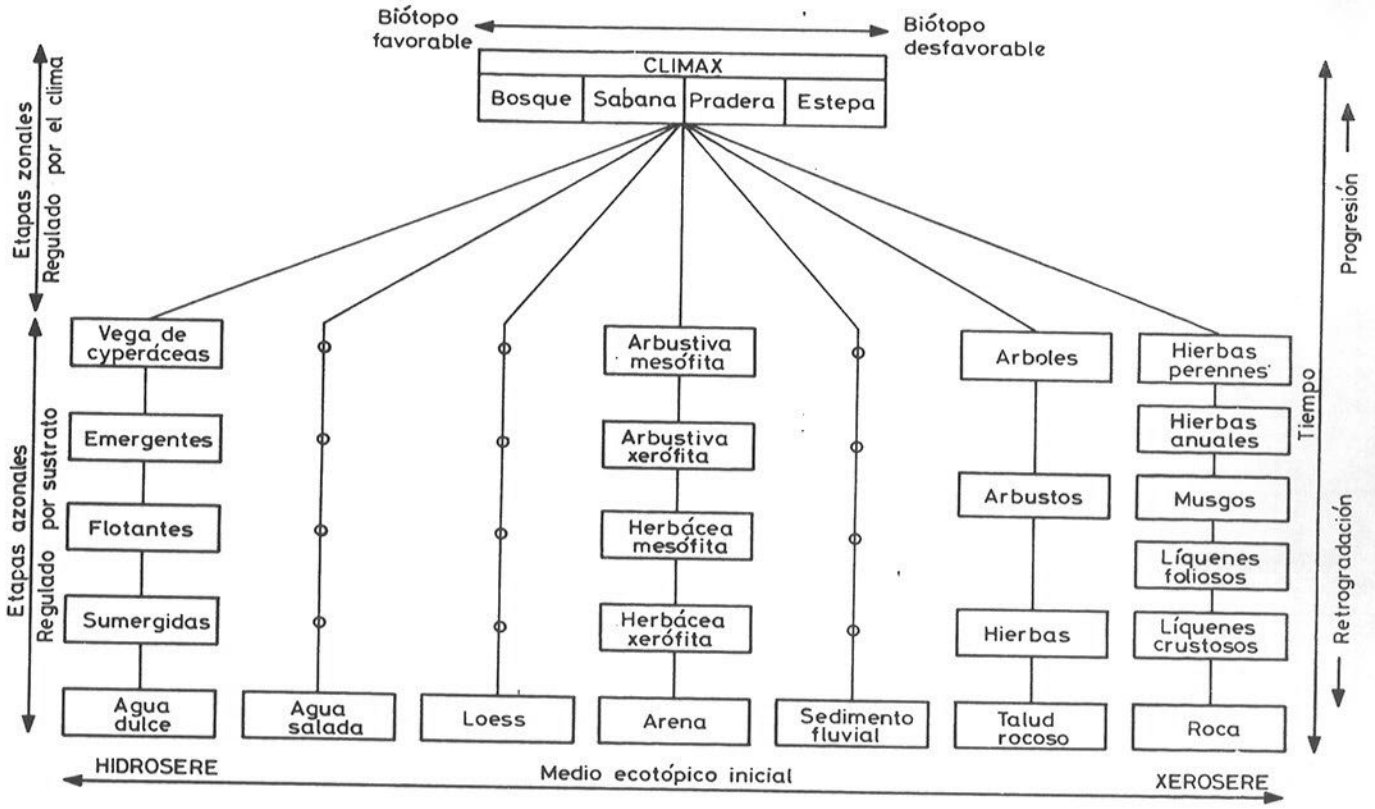


Figura IX-8. *Etapas sucesionales y clímax de las seres más características.*

más sobresalientes son la aridez extrema, debido a que la capacidad de almacenamiento de agua es casi nula. Las disponibilidades de nutrientes son también extremas, pues el sustrato no intemperizado mantiene niveles muy bajos de todos los elementos, especialmente de nitrógeno, el que en una medida importante regula el desarrollo biocenósico. La exposición solar es extrema, las temperaturas máximas muy elevadas y las mínimas muy bajas.

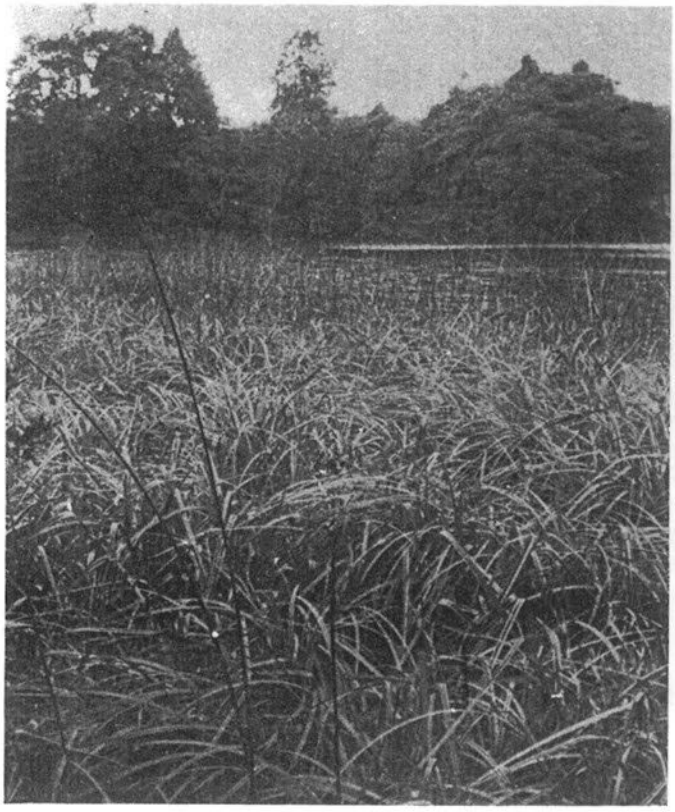
Los únicos organismos capaces de invadir un sustrato con las características indicadas son los líquenes crustosos. Los requerimientos hídricos, nutricionales y luminosos son compatibles con los existentes en las condiciones líticas prístinas. La humedad de estos organismos poikilohídricos depende de las precipitaciones, rocío, neblinas y condensación de nieblas. Los nutrientes provienen en su mayoría de la roca, los que son liberados por la secreción de CO_2 de la planta y su consiguiente formación del ácido respectivo, lo cual perfora la roca y permite la penetración de los rizoides. El agua de lluvia aporta pequeñas cantidades del nitrógeno que la planta necesita para vivir, además del que es fijado por los organismos mismos. Los talos retienen las partículas sólidas que se depositan sobre la planta y el sustrato. El resultado de esta acción holocenósica es el mejoramiento del hábitat y de los recursos, haciéndolo más favorable para el funcionamiento del sistema y para el establecimiento y desarrollo de organismos más exigentes, que eventualmente terminan por desplazar a este grupo de líquenes.

La velocidad del proceso sucesional es muy variable de acuerdo a las características climáticas y del sustrato. Los climas húmedos y cálidos son más favorables para el desarrollo acelerado del proceso. Los sustratos de roca de areniscas y de calizas son de más fácil transformación que otros materiales tales como basalto y cuarcita. Los géneros de plantas más frecuentes son *Rhizocarpon, Lecidea, Rinodia y Lecanora.* Se multiplican por soredias, que no son otra cosa que fragmentos de algas entremezclados con esporas de hongos.

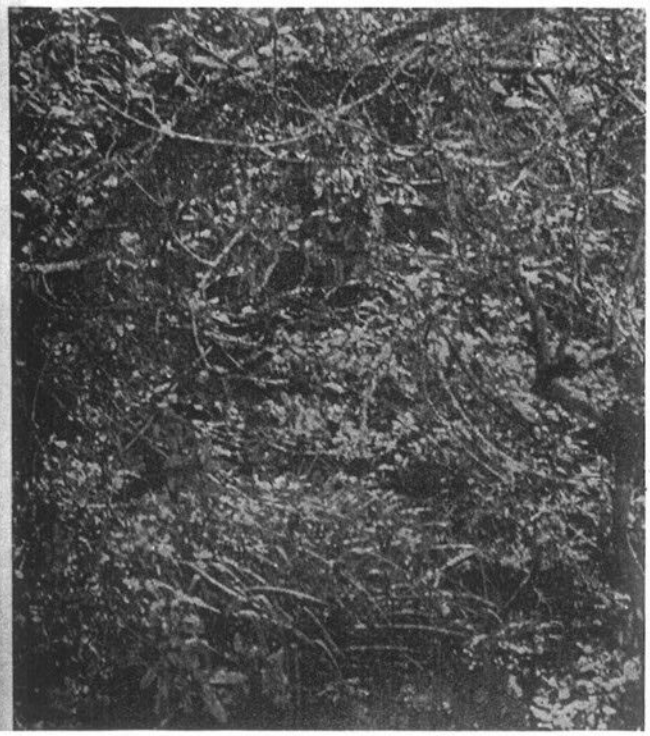
Etapa de los líquenes foliosos. Es la siguiente a la de los líquenes crustosos. Se diferencia de la anterior porque la invasión del territorio susceptible de ser ocupado sobreviene cuando el sustrato y el hábitat están muy mejorados en relación al ambiente ofrecido por la roca original. Los líquenes foliosos se diferencian de los anteriores en que el talo está unido al sustrato en un solo punto. Los primeros ejemplares de líquenes foliosos aparecen en los lugares más favorecidos, tales como grietas de la roca, depresiones donde se acumula agua y nutrientes y en los sectores donde la

(a)

(b)



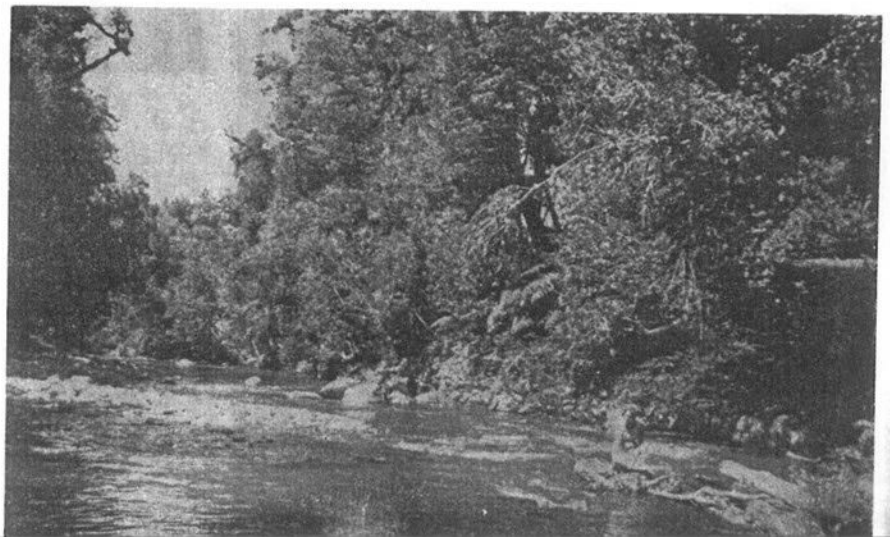
(c)



(d)

(e)

(f)



(g)

Figura IX-9. *Hidrosere en la región de Valdivia: a) Etapa flotante; b) Etapa emergente; c) Etapa arbustiva húmeda; d) Etapa de selva templada húmeda; e) Estratas inferiores de la selva; f) Etapa de bosque, próxima al clímax, y g) Tranformación antropogénica del bosque en pastizal.*

profundidad del suelo es mayor, aunque sea sólo de milímetros o aun menores. El mayor desarrollo aéreo de la planta y su agresividad en ambientes favorables hace que terminen por dominar a los crustosos y, finalmente, los desplacen. Algunos de los géneros más sobresalientes son: *Derenatocarpon, Parmelia* y *Gyrophora.*

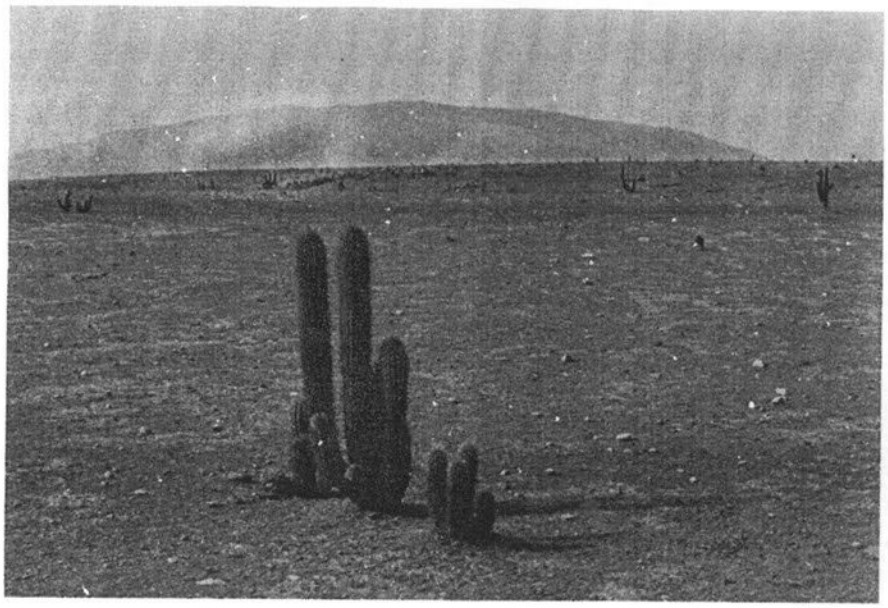
Etapa de los musgos. Son de mayor desarrollo y más exigentes que los líquenes. Su mejor adaptación a ambientes más favorables, donde existe mayor desarrollo edáfico, les hace competir favorablemente con las especies dominantes de la fitocenosis anteriores, a las que terminan por desplazar. El mayor desarrollo, unido a su mayor capacidad de retención de humedad y de evolución de materia orgánica, aceleran el proceso de intemperización del sustrato, incrementando la tasa de formación del suelo. Las condiciones climáticas y edáficas son menos extremas que las de las etapas anteriores y, por lo tanto, más favorables para la génesis edáfica y biocenósica.

Los ciclos biogeoquímicos y las disponibilidades hídricas son más favorables debido a la mayor capacidad de almacenamiento de agua. La mayor tasa de crecimiento de la vegetación, unida a la acumulación de detritus y de partículas sólidas del aire, permiten mayor desarrollo edáfico.

Etapa herbácea. Es la siguiente a la de los musgos. El desarrollo ecotópico, al concluir la etapa anterior, es tal que el hábitat y los recursos comienzan a ser favorables para el desarrollo de hierbas anuales, especialmente de xerófitas. El proceso comienza a acelerarse, el crecimiento de las plantas vasculares es mayor al mismo tiempo la acción intemperizadora de las raíces descompone la roca a una tasa cada vez mayor. El tamaño de las hierbas, mayor que el de los musgos, les permite competir favorablemente con éstos y desplazarlos.

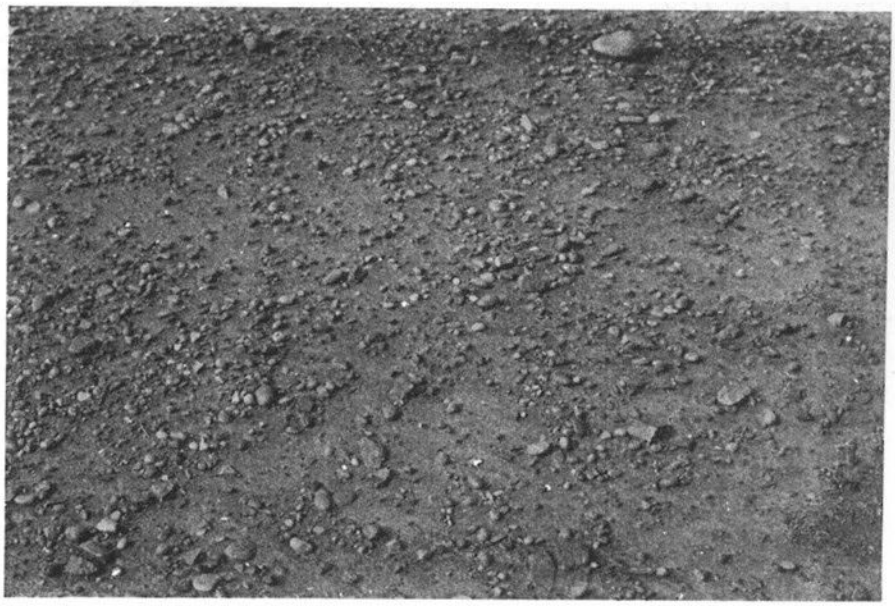
Las especies más destacadas de dicha etapa pertenecen a las familias crucífera, gramínea, compositae, y también se hallan algunos helechos xerófitos. La microflora y microfauna edáfica alcanza también gran desarrollo, lo cual contribuye a acelerar el proceso de formación del suelo. Durante todo el proceso seral, desde su iniciación lítica, la limitante principal está concentrada en el edafótopo. La etapa herbácea marca el límite donde el clima comienza a ser cada vez de mayor importancia.

Etapa arbustiva. Las primeras especies que invaden son las arbustos xerófitos tales como aquellos de los géneros *Colletia, Schinus, Haplopa-*



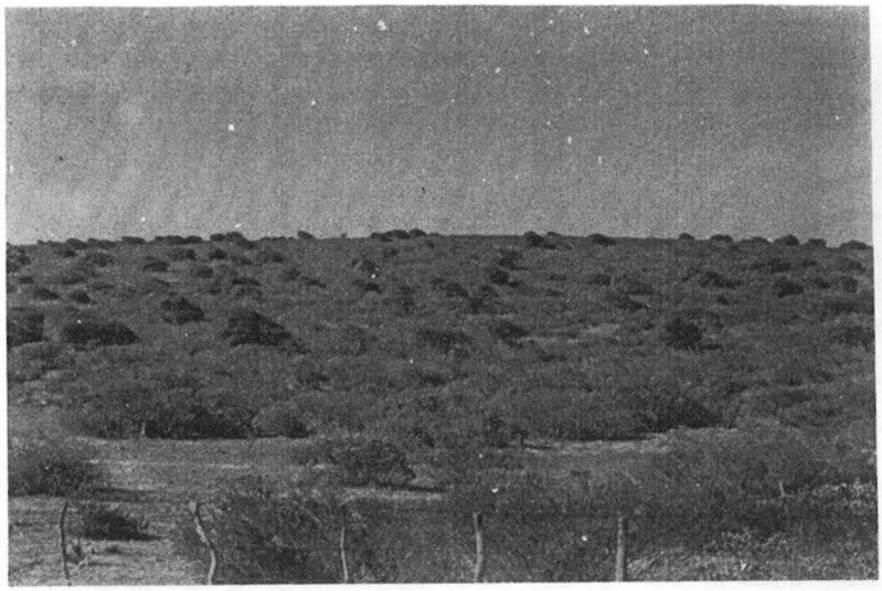
(a)

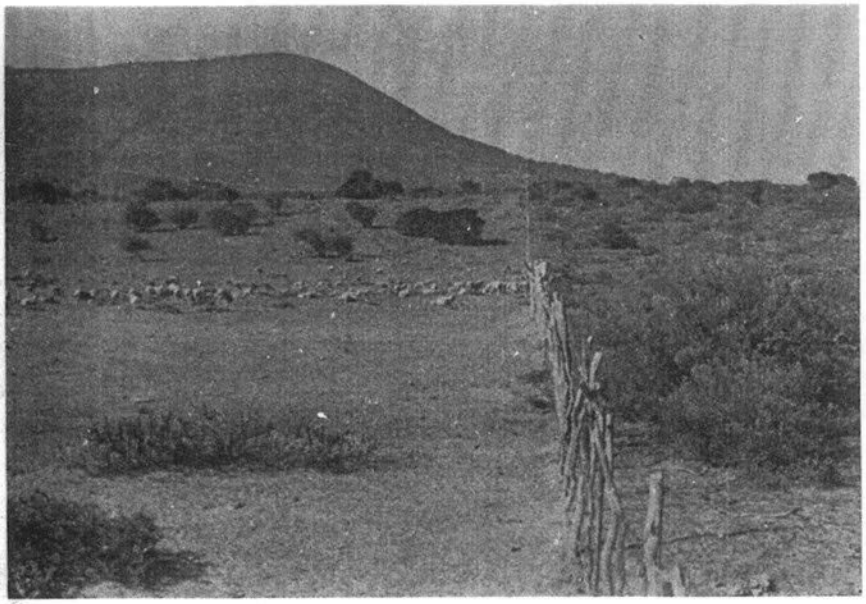
(b)



(c)

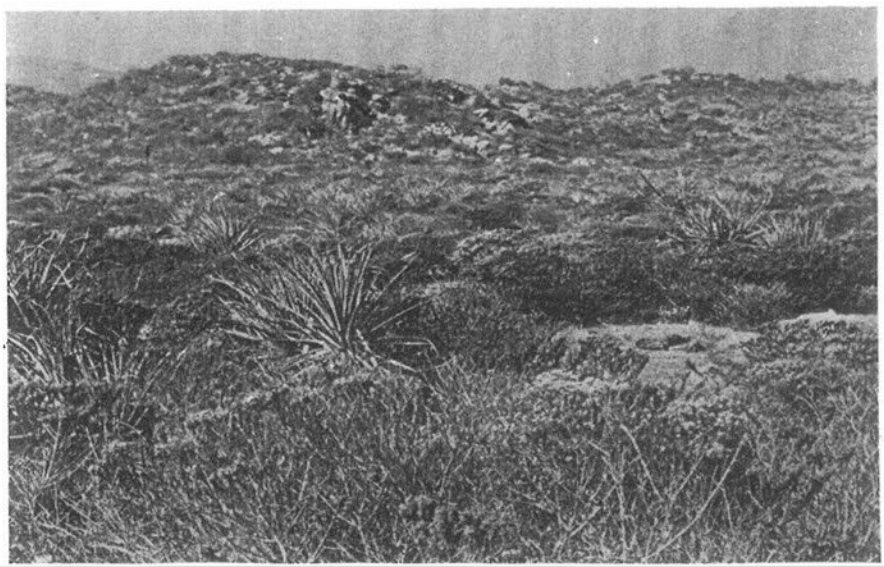
(d)





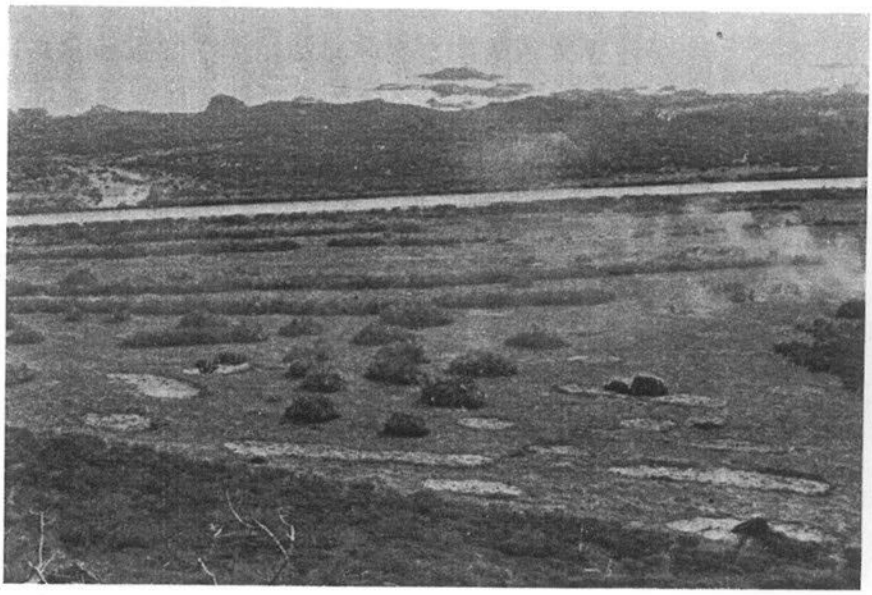
(e)

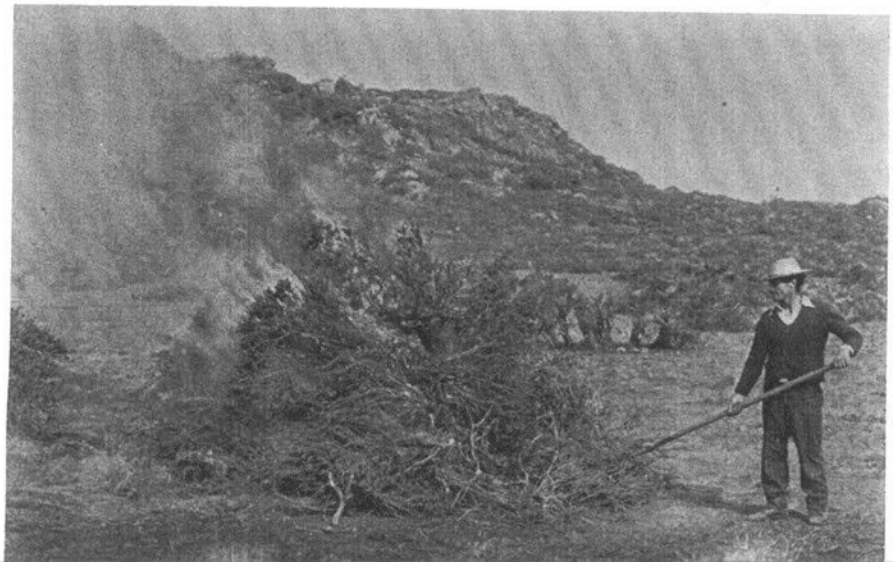
(f)



(g)

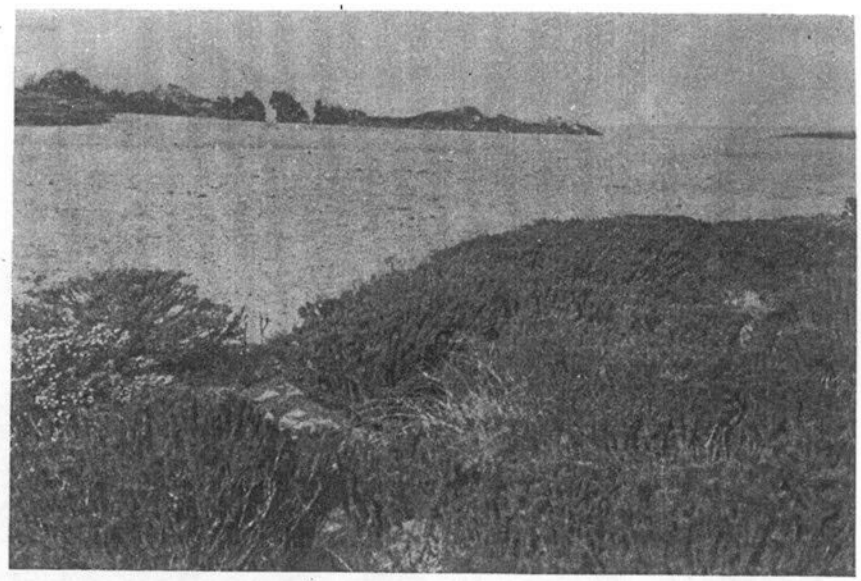
(h)





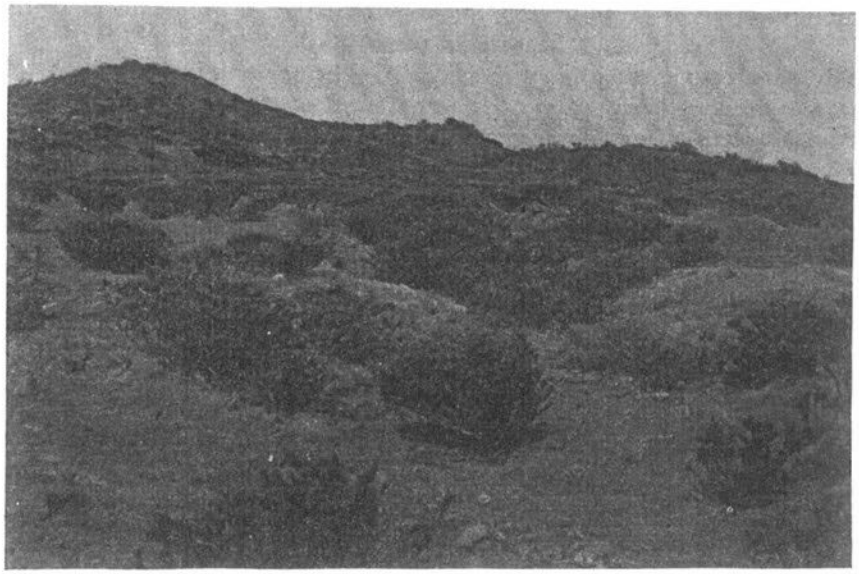
(i)

(j)

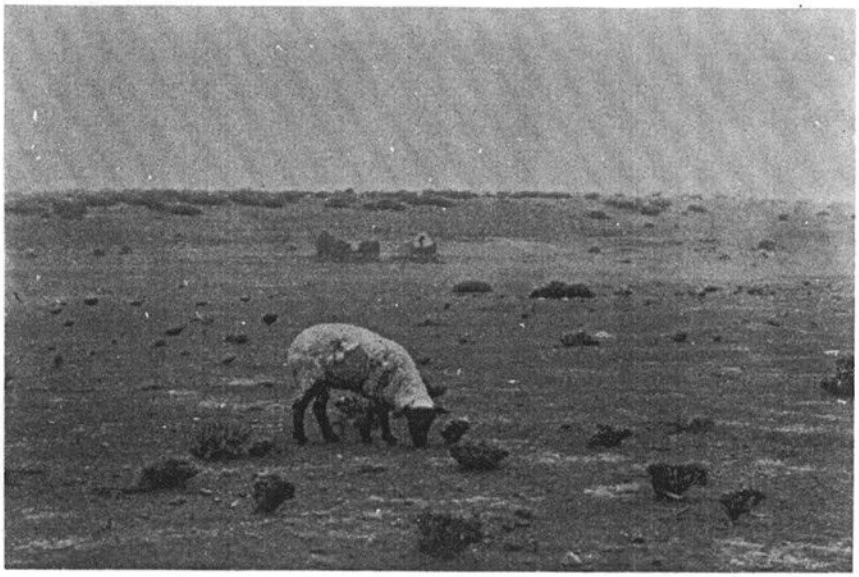


(k)

(l)



(m)



(n)

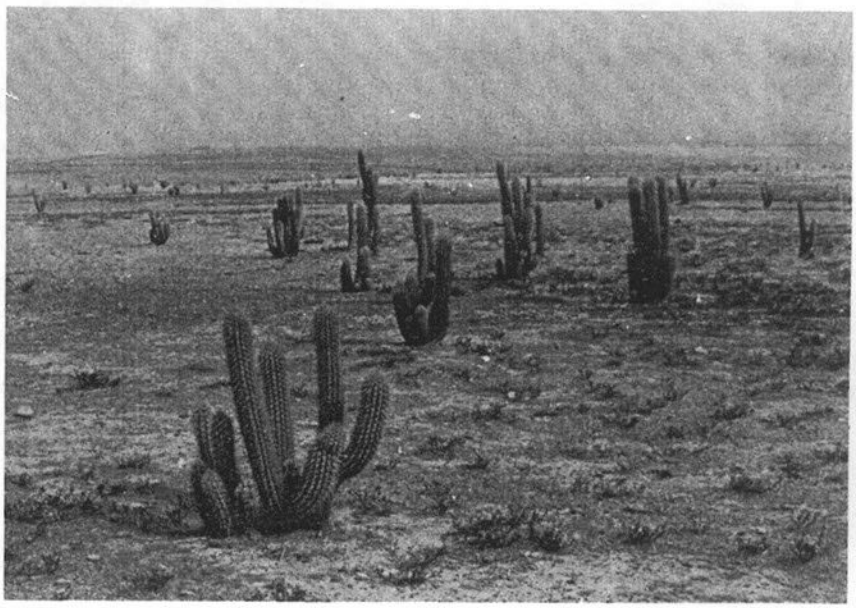


Figura IX-10. *Secuencia sucesional de retrogradación del ecosistema de Terraza Litoral, al ser sobreutilizado por pastoreo cultivos de cereales y luego abandonado, en el Norte Chico de Chile, con una precipitación cercana a los* 200 *mm. a) Vegetación retrograda actual dominante, de* Trichocereus chilensis; *b) pavimento de erosión de este ecosistema donde predominan poblaciones de* Plantago y Dichondra; *c) gramíneas relictuales del género* Nasella *características de la etapa climácica; d) etapa siguiente de retrogradación dominada por* Azara celastrina, Baccharis concava y Bahía ambrosioides; e) *contraste del sector anterior con un sector contiguo sobrepastoreado luego de la aradura realizada con cinco años de anterioridad; f) etapa de* Bahía ambrosioides, Puya chilensis y Baccharis concava *con una estrata de hemicriptófitas de bajo vigor y densidad; g) desmonte selectivo con herramientas manuales; h) amontonamiento; i) quema; j) barbecho; k) cultivo de cebada en un año seco; l) vegetación y abandono del ecosistema luego de la erosión del suelo y con cárcavas cicatrizadas, predominando* Bahía ambrosioides; *m) sobrepastoreo del sector abandonado de cultivo y abandono de moradas; n) etapa final actual de retrogradación, con invasión de* Trichocereus chilensis, *etapa máxima de desertificación con el ecotopo estabilizado.*

ppus, Colliguaya, Adesmia, Trevoa y Muehlenbeckia. La rápida invasión y dominancia de tales especies altera considerablemente el microclima, al mismo tiempo que sus raíces ocupan íntegramente el suelo, penetran en las grietas del subsuelo y contribuyen a fragmentarlo y a aumentar su profundidad y contenido de materia orgánica. La capacidad competitiva de este grupo de especies es tal, que sólo logran dominar la estrata de nanofanerófitas, pero sin llegar a desplazar totalmente a las terófitas.

Etapa boscosa clímax. En climas favorables, la sere concluye en la etapa boscosa clímax, donde la biocenosis y el edafótopo logran finalmente estabilizarse. Es el máximo grado de desarrollo sucesional y corresponde a la transformación microclimática más mésica que pudiera corresponder para un clima dado. El bosque alcanza el máximo desarrollo y estabilidad. La estratificación es alta en relación a la de los estratos pioneros, presentándose sinusias heliófitas y sciófitas. Los estratos herbáceas subordinados se favorecen, apareciendo también, a menudo, algunas lianas, epífitas y arbustos de sotobosque.

No siempre la etapa clímax corresponde al bosque. Dependiendo del clima general de la localidad, de la fisiografía y de otras características, la fisonomía general puede ser de sabana, matorral, estepa, pradera o alguna otra.

Sucesiones en taludes rocosos

La génesis del proceso priseral iniciado en taludes rocosos corresponde, aproximadamente, al de una xerosere. Las diferencias más marcadas que les distingue se concentran en las etapas iniciales de líquenes, musgos y plantas anuales. El material rocoso fragmentado en partículas, de tamaños diversos, ofrece mejores condiciones para el crecimiento que la roca no fragmentada. Las estepas iniciales son más rápidas o incluso, con frecuencia, pueden no presentarse.

La velocidad de los cambios sucesionales y las etapas que se presentan, dependen de las características del clima y del material generador. En ambientes favorables, la evolución sucesional puede ser muy rápida, tal como ocurre en regiones cálidas y lluviosas. Las etapas más características de esta sere son talud rocoso, hierbas de mediana y corta vida, arbustos, árboles y clímax.

Sucesiones en morrenas

Un estudio de sucesiones que presenta información valiosa de las etapas sucesionales priserales en regiones frías, es el de Viereck, de 1966. Algunas de las conclusiones más importantes logradas en su trabajo se extractan a continuación. En dicho estudio se consideraron cinco etapas, que complementan la cronosecuencia priseral. Las edades de cada una de las etapas son indicativas de lapso necesario para alcanzar el desarrollo seral respectivo. La etapa pionera estudiada tenía 25 a 30 años de vida, la etapa de vega 100 años de edad, la de arbustos precoces 150 a 250 años y la de arbustos tardíos 200 a 300 años. La etapa de clímax tundra tenía una edad estimada de 5.000 a 9.000 años.

El desarrollo vegetacional en el extremo boreal de América del Norte, en Alaska, es gradual y más lento que el de regiones húmedas cálidas. En la etapa inicial o pionera, el ripio de lavado glacial se invade por ejemplares de varias especies, algunas de las cuales son leguminosas. Todas tienen en común un tamaño de diséminulas restringido, siendo muy livianas. Una de las especies más importantes la *Dryas drummondii,* que luego de migrar se establece rápidamente produciendo gran proliferación de raíces adventicias. Otras pioneras, de diséminulas livianas son *Epilobium latifolium, Crepis nana* y varias especies de Salicáceas. *Astragalus nutzoninensis* es también muy común, además de otras leguminosas tales como *Oxytropis gracilis y Astragalus tananica.* El desarrollo de los ejemplares de estas especies disminuye la velocidad del viento y permite la acumulación de arena y limo al centro de ellos, lo cual origina condiciones de macrohábitat favorables para el desarrollo de un musgo, *Ditrichum flexicaule.* El desarrollo de este organismo deteriora el microambiente donde las otras pioneras se establecieron a tal punto que pronto fueron desapareciendo y dejando el territorio apto para el musgo. Esta especie, unida a *Sterecaulon paschale* son las únicas dos criptógamas que presentan una cobertura de importancia. En esta etapa, la cubierta vegetal no logra hacerse continua (Figura IX-11).

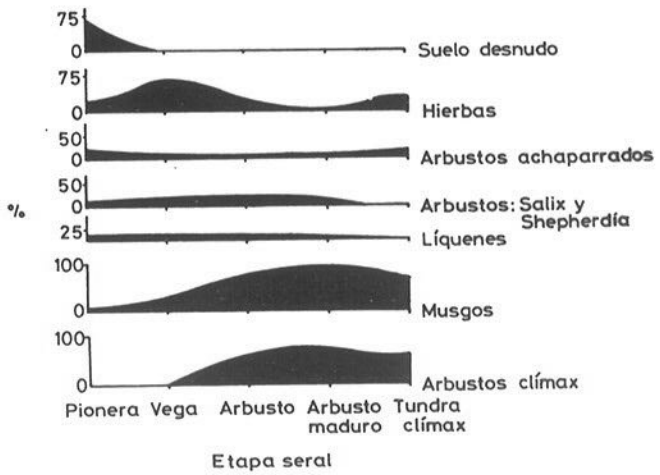


Figura IX-11. *Cubierta de suelo de varias formas vitales en dos etapas priserales descritas para Alaska, EE. UU. por Viereck* (1966).

En la etapa de vega, una gráminea, *Elymus innovatus*, se establece e invade el territorio desplazando a algunas especies prístinas y creando un medio favorable para dos especies de musgos que paulatinamente comienzan a invadir: *Hylocomiun splendens* y *Pleurozium schrebri*. Los sauces, inicialmente, sólo se mantienen intercalados entre la vega pero los ejemplares de la misma especie no vuelven a invadir el terreno a medida que los más antiguos desaparecen. Otras especies de la etapa pionera también se encuentran presentes ocasionalmente en esta etapa.

En la etapa arbustiva inicial, arbustos y alfombras de musgos comienzan a formarse bajo los sauces y eventualmente los reemplazan. En la etapa final o de clímax-tundra, la fisonomía es de algunos arbustos intercalados entre pastos macolladores que crecen entre musgos tales como *Sphagnum* y otros (Figura IX-12).

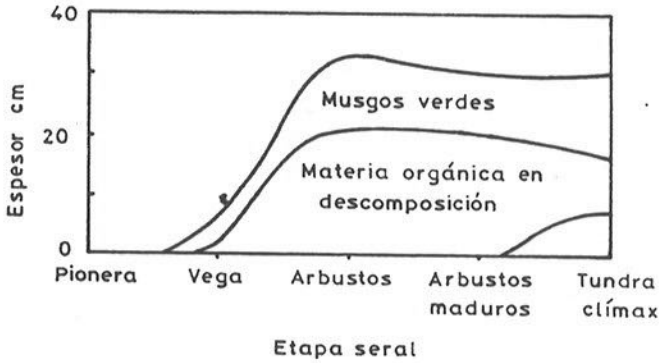


Figura IX-12. *Cambios en el grosor de los musgos y de la materia orgánica en descomposición, en la sucesión ecológica de Alaska, según Viereck* (1966).

Sucesiones en sedimentos fluviales ripiarios

La depositación de sedimentos fluviales en el curso medio e inferior de los ríos, origina acumulación de ripio, arena, limo o arcillas susceptibles de ser ocupadas por biocenosis. Además del tamaño de las partículas y de otras características intrínsecas a ellas, tales como su fertilidad, constitución de la roca de origen, susceptibilidad a ser descompuestas en procesos de interperización, debe considerarse al clima de la localidad y a las características de la napa de agua en los depósitos. Normalmente, la napa de agua se halla situada próxima a la superficie.

Etapa de hierbas anuales y perennes. Las primeras etapas serales en algunos ríos de la región central y centro sur de Chile, se desarrollan en suelos saturados o con una napa hídrica situada cerca de la superficie. Las especies anuales y perennes más características pueden pertenecer a los géneros *Rumex, Polypogon, Cynosurus, Oenothera, Mimulus, Plantago, Trifolium, Juncus y Cyperus*. Dicha etapa puede ser errante si se trata de cauces fluviales que constantemente modifican su curso; en caso contrario, le siguen otras etapas.

Etapa de arbustos hidrófitos. Los suelos más estabilizados y con mayor depositación superficial de partículas finas de limo o arena, son invadidos y ocupados por especies características de etapas más avanzadas. *Tessaria absinthioides y Baccharis* spp. dominan frecuentemente dicha etapa. El levantamiento de la superficie edáfica ocasiona un descenso de la napa hídrica y, por lo tanto, una xerificación del ambiente, lo cual viene acompañado por la sustitución seral de fitocenosis mejor adaptadas.

Etapa arbustiva xérica. Las primeras especies invasoras de los ecotopos xéricos pueden pertenecer a varios géneros, pero tienen en común una alta capacidad invasora de ese tipo de hábitats y, frecuentemente, una alta tasa de reproducción sexual o vegetativa. Entre las especies que frecuentemente se desarrollan bajo estas condiciones puede citare a *Proustia pungens* y a *Schinus polygamus*. La última invade frecuentemente una vez que la primera se ha establecido.

Etapa arbustiva arborescente. Algunas especies arbóreas bajas reemplazan gradualmente a la anterior y terminan por dominar a la comunidad. Entre éstas cabe mencionar a *Quillaja saponaria* y *Cryptocaria alba*. El ambiente se va haciendo cada vez más mésico y el suelo va mejorando sus características hasta hacerse más favorable para otras especies más exigentes.

Etapa arbórea clímax. Es la culminación del proceso sucesional. Corresponde a la etapa de estabilización ecotópica simultáneamente con la fluvial. La fitocenosis clímax puede estar dominada por *Nothofagus obliqua* u otras especies.

La sere originada en sedimentos fluviales, luego de las dos primeras etapas, en lugar de hacerse más xérica puede continuar con su napa a escasa profundidad. En ese caso, la tercera etapa puede ser diferente, y estar dominada por especies arbustivas tolerantes a hábitats más hídricos y donde sobresalgan especies tales como *psoralea glandulosa* o incluso *Cortedaria* spp.

La etapa arbórea corresponde a poblaciones de *Salix, Populus, Aristotelia*, o diversas especies de la familia *Myrtaceae*. La etapa clímax es la más mésica correspondiente al clímax general de la región y puede estar dominada por la misma especie mencionada en el caso anterior.

Psamoseres

El proceso de desgaste de la superficie edáfica por erosión natural o inducida como una resultante de la acción antropogénica implica, además, el traslado y depositación de las partículas en otros sectores. Los sectores invadidos deben

luego ser colonizados y transformados en ecosistemas con biocenosis que eventualmente alcanzan su equilibrio. El agua, el viento, el hielo o la gravedad son los agentes que trasladan al sustrato de su lugar. El hielo y la gravedad no seleccionan en alto grado a las partículas por tamaño. El agua y el viento, en cambio, las clasifican por su tamaño y las depositan en lugares diferentes.

Las dunas pueden ser la resultante de procesos de erosión natural, aunque frecuentemente son el producto de la acción antropogénica al practicar agricultura, al sobrepastorear, o debido a la destrucción de la cubierta como consecuencia de la acción pírica. El origen de las dunas no será analizado en el presente capítulo, pero la comprensión del proceso psamoseral requiere de los rudimentos de su génesis.

El material edáfico suelto, arrastrado por las aguas desde los terrenos intervenidos es conducido subsecuentemente a los ríos, desde donde son transportados al mar o a lagos. Allí son depositados contiguos a la desembocadura y el movimiento hídrico y las corrientes terminan por depositar las partículas más gruesas en las playas. Los vientos predominantes de la estación seca trasladan luego estas partículas al interior, donde se depositan.

Etapa de las dunas embrionarias. Los depósitos incipientes de arena que se depositan cerca de la playa son, inicialmente, invadidos por gramíneas y otras plantas que soportan ambientes xéricos. La presencia de colonias de vegetación hace que se genere en el lugar un centro de deposición de arena. Paulatinamente la altura de la duna embrionaria comienza a elevarse, lo cual se transforma en el mecanismo seleccionador de las especies de alta capacidad de prolongación vertical. Eventualmente, la acumulación de arena eleva excesivamente la duna hasta que las especies colonizadoras terminan por desaparecer y la duna embrionaria continúa deambulando bajo la acción eólica.

Esta etapa puede conducir a la fijación de la duna y, de ser así, corresponde a la iniciación de la sere. En caso contrario, si al término de la etapa embrionaria se retrocede a la etapa inicial de arena libre, se trata de una sucesión no direccional.

Etapa de duna errante. Son depósitos de arena que se originan en la playa, pero que se moviliza en la dirección del viento alejándose cada vez más de su punto de origen. La forma es característica, desarrollando montículos que se caracterizan por tener el lado expuesto al viento con pendiente suave mientras la pendiente del sector en reparo es abrupta, aproximándose a la vertical. La proporción del lado expuesto es frecuentemente 9/10 del largo total versus 1/10 en el sector protejido.

A medida que la duna se aleja de la playa, el viento va perdiendo fuerza y la velocidad de traslación de la masa de arena disminuye a tal punto que finalmente logra detenerse. Mientras existe movimiento de la arena no se logra la colonización exitosa de la superficie expuesta. La detención de la duna puede ocurrir a distancias variables de la playa, dependiendo de muchos factores, y fluctuando corrientemente entre uno y dos kilómetros.

Etapas serales de la duna detenida. Los primeros organismos que logran invadir y colonizar la duna sitúan en los lugares más favorables localizados en la parte inferior de la duna. Se trata de especies herbáceas anuales o perennes con órganos de reproducción vegetativa, que les permite establecerse exitosamente en lugares previamente no ocupados.

En el sector protegido, las etapas sucesionales son las siguientes: etapa herbácea xerófita, herbácea mesófita, arbustiva xerófita, arbustiva mesófita y bosque clímax. En el sector expuesto al viento las sucesiones difieren de las etapas en hábitats protegidos: herbácea anual, herbácea perenne, arbustiva estolonífera, bosque xerófito y bosque clímax.

Cambios sucesionales

Las transformaciones singenéticas del ecosistema pueden ser de naturaleza muy variada de acuerdo a las características de la unidad original y al tiempo transcurrido en el proceso. Mucho se ha mencionado en la literatura los cambios que se producen en los factores ambientales y bióticos, a medida que se producen sucesiones progresivas y retrogresivas. Sin embargo, los estudios ecológicos relacionados con las ciencias silvoagropecuarias no son muy claros en este sentido. Varios autores (Odum, 1963; Cooke, 1967 y Margalef, 1958 y 1964), han resumido los cambios que se producen en el desarrollo sucesional, los cuales pueden ser presentados en forma tabular. Algunos de los atributos del ecosistema en las etapas sucesionales y en las maduras, cuando el ecosistema se aproxima al clímax, aparecen presentados en el Cuadro IX-1.

Los ecosistemas agrícolas o ganaderos son, considerados desde un punto de vista estructural y singenético más jóvenes que los ecosistemas naturales, los cuales pueden ser considerados como maduros. La mayor diferencia entre éstos consiste en que los sistemas jóvenes maximizan producción, crecimiento y cantidad, en tanto que los maduros lo hacen con protección, estabilidad y calidad (Odum, 1972).

El proceso sucesional ha sido definido, de manera tal que las transformaciones susceptibles de ocurrir se circunscriben dentro de márgenes estrechos. No pueden, sin embargo, hacerse gene-

Cuadro IX-1. *Tendencias que se presentan en el desarrollo sucesional del ecosistema según datos por Odum (1963), Margalef (1964), Cooke (1967) y otros.*

Atributos del ecosistema	*Etapas sucesionales*	
	Iniciales	*Maduras*
Energía de la Comunidad		
Producción bruta/respiración de la comunidad (Pb/R)	> 1 (autótrofas) < 1 (heterótrofas)	1 aproximadamente
Producción bruta/Biomasa en pie (Pb/B)	alta	baja
Producción neta de la comunidad (Pn)	alta	baja
Cadena alimenticia	lineal (Predominantemente pastoreo)	Reticular (Predominantemente detritus)
Fotosíntesis bruta de la comunidad (Fb)	alta	baja
Fotosíntesis neta de la comunidad (Fn)	alta	baja
Nictorrespiración de la comunidad	alta	baja
Biomasa en pie/Fotosíntesis bruta (B/Fb)	baja	alta
Biomasa de fotosíntesis bruta	alta	baja
Fotosintesis bruta/Clorofila	baja	alta
Ciclo de Nutrientes		
Nutrientes inorgánicos libres	alto	bajo
Ciclos minerales	abierto	cerrado
Tasa de intercambio de nutrientes organismo-ambiente	rápido	lento
Papel del animal en la regeneración de nutrientes	no importante	importante
Agua		
Proporción de pérdidas por transpiración/evaporación	baja	alta
Proporción de pérdidas por transpiración/escurrimiento	baja	alta
Longitud del período favorable	corto	largo
Eficiencia		
Mantenimiento del sistema	baja	alta
Producción neta	alta	baja
Homostasis		
Simbiosis interna (interdependencia de organismos)	baja	alta
Conservación de nutrientes	mala	buena
Estabilidad (resistencia a la perturbación externa)	mala	buena
Entropía	baja	alta
Información	baja	alta

Historia Vital

Especialización del nicho	amplia	ajustada
Tamaño de organismos	pequeños	grandes
Ciclos de vida	cortos	largos

Estructura

Biomasa en pie y materia orgánica	baja	alta
Diversidad de especies	baja	alta
Diversidad bioquímica	baja	alta
Estratificación	poco desarrollada	bien desarrollada

ralizaciones de cambios taxonómicos específicos, pues en cada lugar geográfico las especies suelen ser diferentes; diversas especies pueden haber evolucionado hacia la ocupación de nichos similares. Lo opuesto ocurre también si nichos diversos son ocupados en diversos sistemas por una misma especie.

Las transformaciones sucesionales pueden agruparse en siete categorías principales: energía, nutrientes, agua, eficiencia, homostasis, historia vital y estructura.

El modelo tabular de sucesiones presentado, en el Cuadro IX-1 indica categóricamente que no puede existir una etapa clímax en la cual la proporción entre producción bruta y respiración de la comunidad sea distinta de 1. En sucesiones heterótrofas, donde la respiración excede por un amplio margen a la producción bruta, esta proporción es muy pequeña en las etapas iniciales, pero aumenta a medida que la sere madura, cuando alcanza un valor cercano a 1.

En las sucesiones autótrofas, que es el caso de la mayoría de los sistemas silvoagropecuarios ocurre, sin embargo, lo inverso. El valor de la proporción es en un comienzo muy alto, mucho mayor que 1, ya que debe producirse un exceso de materia orgánica y de biomasa en pie de manera de modificar al medio. Estas modificaciones graduales que ocurren en un ecosistema desbalanceado son, en realidad, el motor impulsor del avance sucesional.

No puede existir sucesión en un ecosistema natural, a no ser que se produzcan modificaciones autógenas en él. De todos los parámetros que pueden determinarse en una sucesión, la proporción Pb/R es, probablemente, la más significativa. Ella evalúa en forma integral la totalidad de la energía a través de la producción bruta del ecosistema, en un momento determinado y los factores substractivos o degrandantes de la energía que se representan por la respiración total del ecosistema. El consumo total de oxígeno es un índice de la productividad bruta del ecosistema. La Figura IX-13 indica, cuantitativamente, que la vegetación clímax representa un consumo mayor de oxígeno que la transicional; en cuanto a la pionera, tiene el menor consumo de las tres. Sin embargo, la vegetación clímax por su naturaleza misma no puede producir modificaciones autógenas y la mayor producción bruta debe ir acompañada de un mayor consumo de material energético en las funciones vitales, lo que se manifiesta por un mayor flujo de energía a través del cauce detritófago. England y Rice (1957) y Webster (1957) discuten también los cambios sucesionales en las poblaciones de hongos del suelo y de la vegetación en proceso de descomposición.

De lo discutido en los párrafos anteriores se desprende que, en la etapa clímax, la producción bruta menos la respiración tiene que ser igual a cero, pues de lo contrario se estarían produciendo modificaciones autógenas en el ecosistema global. No puede haber modificación global en el ecosistema y existir, al mismo tiempo, equilibrio. Ahora bien:

$$\text{Producción bruta del ecosistema} - \text{Respiración del ecositema} = \text{Producción neta del ecosistema}$$

$$P_b - R = P_n$$

Si se tiene una sere autótrofa en la etapa sucesional clímax:

$$\frac{Pb}{R} = 1$$

por lo tanto,

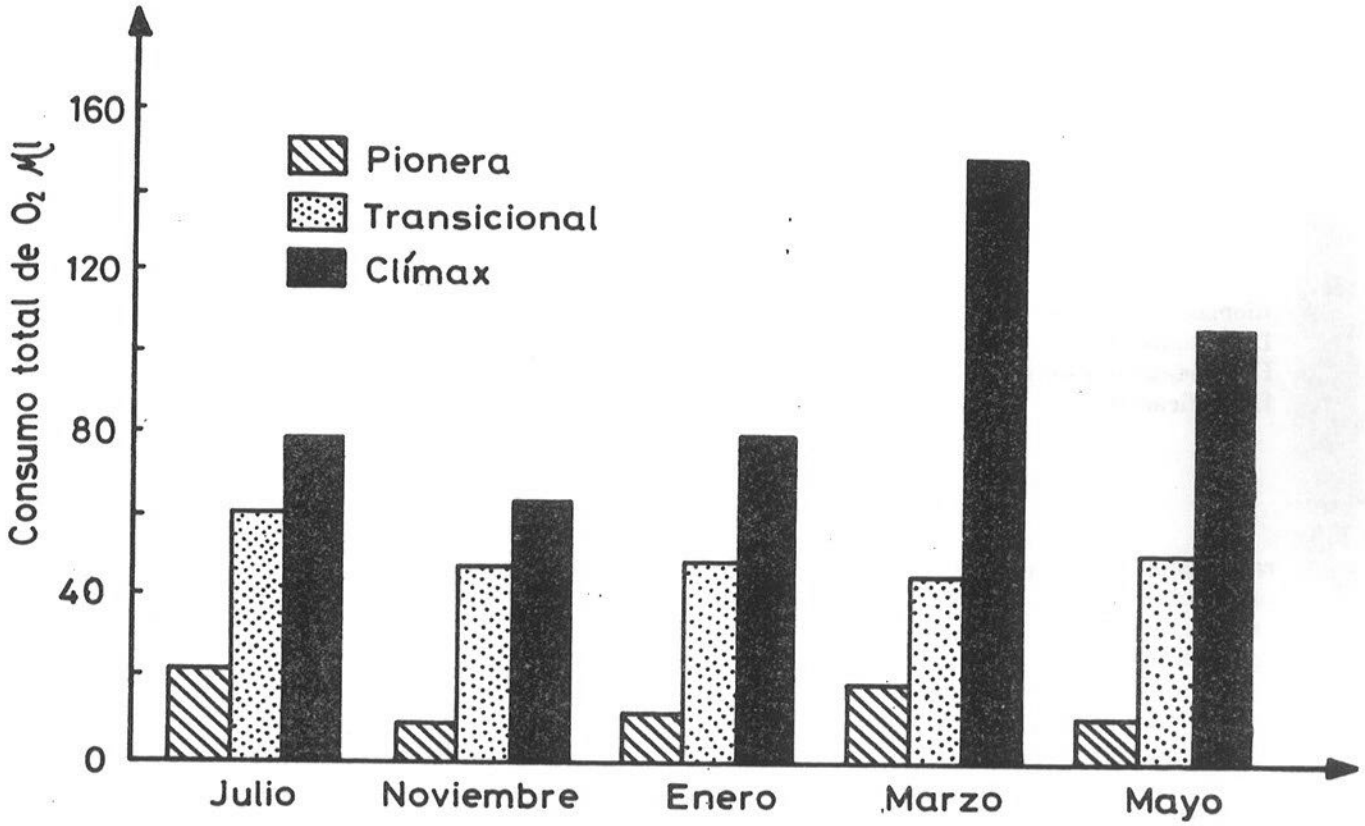


Figura IX-13. *Consumo total de oxígeno por microorganismos del suelo, en tres etapas sucesionales diferentes y en diversas épocas del año según Mallik y Rice (1966).*

$$Pb = R$$
$$Pb - R = O$$

como $Pb - R = Pn$,

entonces $Pn = O$

Esto que ocurre en el clímax no puede pretenderse mantenerlo en un sistema productivo en etapa clímax, por cuanto la producción neta de ella sería igual a cero y eso es precisamente lo que no se persigue. Los sistemas silvoagropecuarios importan o exportan producción neta desde otros sistemas. En sistemas silvoagropecuarios en equilibrio, el balance final de aportes y pérdidas totales debe ser igual a cero:

$$\frac{\text{Producción bruta} + \text{Importaciones}}{\text{Respiración} + \text{Exportación}} = 1$$

de donde, en equilibrio:

Producción bruta + Importación = Respiración + Exportación

Los sistemas silvoagropecuarios más comunes son autotróficos, es decir la energía atada a compuestos orgánicos deriva de procesos de fotosíntesis. Los sistemas heterotróficos derivan de energía producida en otros sitemas, la cual es importada al sistema que la utiliza. Son sistemas que no tienen clorofila, o bien que las importaciones de energía producida por otros sistemas sobrepasa ampliamente a la producida en el lugar. La producción de setas y de levaduras son ejemplos de modelos ecológicos constituidos por organismos heterotróficos. Los sistemas ecologicos que se desarrollan en aguas servidas también lo son. Los ríos torrentosos corresponden en un alto grado a esta categoría, pues derivan su energía de detritus de los sistemas terrestres que les circundan.

Generalmente los sistemas silvoagropecuarios son autotróficos, pero en cierta medida se comportan como heterotróficos, dependiendo de las importaciones y exportaciones de energía atada a sustancias orgánicas generadas en el ecosistema.

La secuencia de los eventos sucesionales sigue cuatro etapas características que corresponden a pionera, construcción, madura y decadente. La productividad sigue una curva en la cual, en la primera etapa, la pionera, se tiene su equivalencia al segmento inicial de la curva, y alcanza al óp-

timo en el punto máximo de la etapa madura, para continuar con una reducción de la productividad en la etapa de decadencia (Watt, 1947).

La productividad bruta sigue una curva similar a la de biomasa foliar (Figura IX-14); aumenta rápidamente en las etapas subserales iniciales siguiendo una curva sigmoídea, luego su tasa de crecimiento disminuye hasta alcanzar la máxima productividad bruta. Luego de este valor, la tasa continúa disminuyendo y se transforma en negativa hasta que finalmente se estabiliza.

La biomasa de madera, al contrario de lo que ocurre con la biomasa foliar, tiene una curva aproximadamente rectilínea durante la mayor parte de la vida activa del árbol, aunque corresponda de manera muy sutil a una curva sigmoídea. La respiración foliar presenta una forma similar a la de la biomasa foliar y a la de la producción bruta, pero cuantitativamente de menor magnitud.

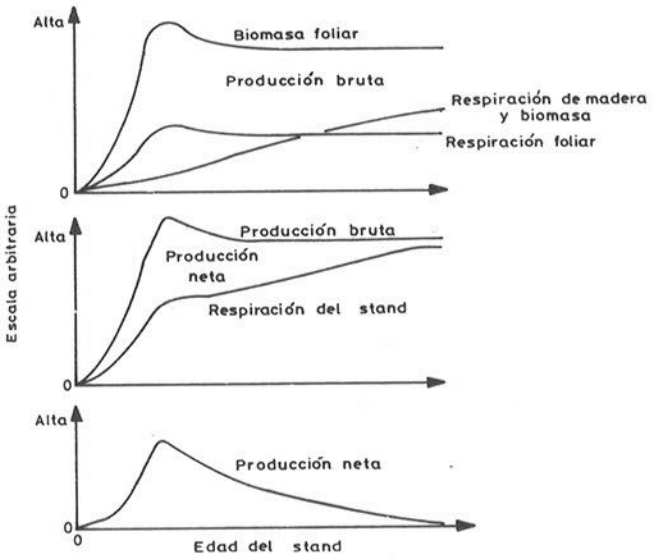


Figura IX-14. *Tendencias sucesionales hipotéticas de la producción bruta, respiración de la fitocenosis, producción neta y biomasa en etapas serales diferentes, en stands puros (Kira y Shidei, 1967).*

El consumo debido a la respiración es proporcional a la biomasa de la comunidad, de allí que al aumentar la edad de la comunidad y la biomasa total, aumenta la respiración total del stand. La producción neta del stand, corresponde al área comprendida entre la respiración y la producción bruta. La producción neta del stand aumenta siguiendo una curva sigmoídea hasta alcanzar un máximo, y luego disminuye gradualmente hasta hacerse igual a cero en etapas serales más avanzadas. Las etapas en las cuales ocurre un incremento de la productividad neta son más breves que aquellas en que ésta disminuye. Ello se expresa con una curva cuya parte inicial tiene una pendiente ascendente mayor que en el segmento descendente, puesto que el lapso en que éste perdura es mayor.

Marks y Borman (1972) presentan evidencia que cuantifica la relación entre la edad stand y su productividad neta anual. De él se concluye que, inicialmente, la productividad neta es baja (Figura IX-15). Luego aumenta rápidamente en un lapso breve para descender gradualmente en los años siguientes. Ello es el resultado del continuo aumento de la respiración como consecuencia de dos procesos simultáneos: uno, el incremento de la biomasa en pie, que aumenta la respiración total del sistema y el otro, el aumento de la biomasa foliar, que es de mayor actividad respiratoria que la primera.

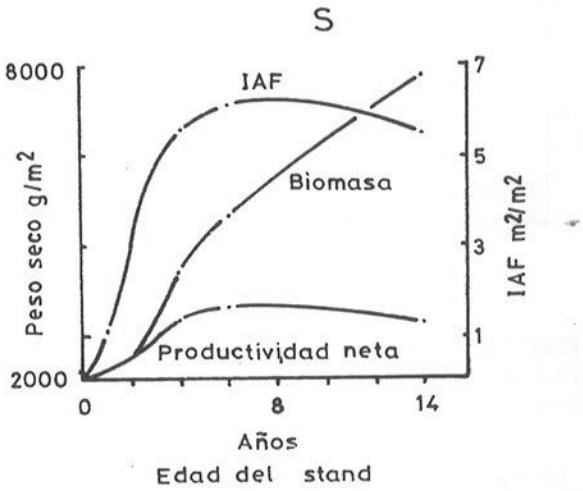


Figura IX-15. *Relación existente entre biomasa (g/m^2 de materia seca), productividad neta anual (g/m^2 de materia seca) e índice de área foliar (m^2/m^2) según Marks y Bormann. 1972.*

El índice de área foliar crece rápidamente durante las primeras etapas sucesionales y de allí que la productividad bruta también aumente. Pero la productividad neta aunque aumenta en las primeras etapas sucesionales, a medida que la sere avanza se va deteriorando cada vez más debido al crecimiento de la respiración de la mayor cantidad de biomasa acumulada.

En los sistemas de producción se trata de elevar rápidamente el índice de área foliar. Cualquiera que sea la naturaleza del sistema o la estructura que se pretenda darle, en todos se persigue una utilización eficiente de la energía luminosa especialmente en las primeras etapas de la sere.

La edad del cultivo y de la sucesión hace variar la dominancia de biomasa foliar del stand. La hoja, a pesar de ser sólo una pequeña porción de la biomasa total es de mucha importancia debi-

do a su actividad fotosintetizadora, la cual debe ser analizada por separado. El desarrollo sucesional de la biomasa foliar hasta alcanzar su máximo para luego estabilizarse en algún valor diferente, ha sido estudiado por Kira y Shidei (1967).

Las diferencias en el desarrollo de la biomasa foliar a través de los años y el de la biomasa total es considerable (Figura IX-16). La biomasa total en una comunidad forestal es acumulativa en alta medida, en cambio la biomasa foliar no es acumulativa y se reemplaza constantemente. Llega un momento, en alguna etapa sucesional, cuando la producción de biomasa foliar es equivalente a sus pérdidas.

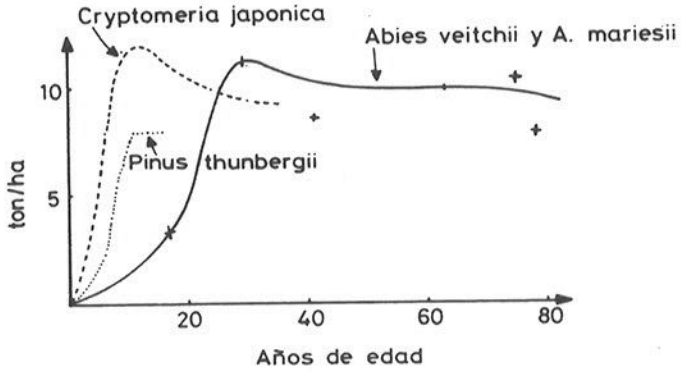


Figura IX-16. *Tendencia de la biomasa foliar de plantaciones forestales de edades variables (Kira y Shidei,* 1967).

El ejemplo dado por los autores citados corresponde a plantaciones forestales donde en sentido estricto no ocurre el proceso sucesional de manera integral, pues los organismos no se reemplazan. Sin embargo, para los fines perseguidos en este trabajo es ilustrativo, pues corresponde a la cuantificación de un parámetro que define el envejecimiento comunitario. En su primera etapa, las curvas determinadas para las diversas especies estudiadas son de naturaleza sigmoídea; luego de alcanzar a un máximo, en un lapso fluctuante de tiempo que sitúa aproximadamente entre los 10 y los 25 años, disminuye levemente hasta alcanzar su equilibrio.

Los valores absolutos de biomasa foliar son muy variables de una comunidad a otra y de una especie a otra. En los bosques deciduos templados la biomasa foliar fluctúa entre 2 y 4 tonealdas por hectárea, en tanto que en los bosques de especies latifoliadas siempreverdes y en los pinos, la biomasa foliar es de 7 a 9 ton/ha. Algunas coníferas subalpinas alcanzan a tener una biomasa foliar de hasta 20 ton/ha o incluso más. Fuera de ello existe también una relación entre longevidad de la hoja y su biomasa. En general, la mayor longevidad foliar corresponde también a mayor biomasa foliar.

La longevidad foliar de las especies deciduas es menor que la de las siempreverdes que sobreviven entre 1 y 3 años, la de los pinos es en promedio de 2 años y la de otras coníferas, de 3 a 5 años.

Las transformaciones antropogénicas de los sistemas ecológicos naturales pueden perseguir objetivos diferentes de acuerdo a la utilización que se le pretenda asignar al sistema modificado. Sin embargo, todos ellos tienen algo en común, pues en toda transformación se considera que deben cumplir al menos dos requisitos: productividad y calidad de acuerdo a los intereses antrópicos. Para ello deben sacrificarse algunas buenas características del sistema natural para ser reemplazadas por otras de mayor interés antropogénico.

Dentro del marco de las transformaciones ecosistemáticas, los sistemas naturales pluriestratificados de fisonomía forestal, han solido ser el objetivo antropogénico. La agricultura y la ganadería actuales se practican frecuentemente sobre terrenos originalmente cubiertos de bosques. Las sucesiones secundarias que siguen a la destrucción de la fitocenosis original pueden ser de naturaleza muy variada y desarrollarse en tasas diferentes, de acuerdo a las circunstancias. Basile y Jensen (1971) estudiaron las sucesiones secundarias de terrenos cuya fitocenosis forestal original fue removida. Llegaron a la conclusión de que la productividad del sotobosque es baja tanto antes de la corta de las estratas superiores como inmediatamente después de hacerlo. La productividad herbácea comienza a disminuir después de un tiempo, cuando el renoval de las estratas superiores comienza a dominar nuevamente a la comunidad. Esta tendencia se manifiesta marcadamente a los 17 años de la iniciación de la sucesión posterior a la limpia del bosque.

La producción de la estrata herbácea fue superior en las etapas serales que siguieron a la tala de la vegetación arbórea, alcanzando su máximo once años después del desmonte. Sin embargo, cada una de las formas vitales se comporta difete, tal como aparece indicado en la Figura IX-17. La diferenciación de tasa de aumento y desarrollo seral de cada forma vital es normal en sucesiones ecologicas.

La tendencia general de la producción de las estratas inferiores en el terreno desmontado es a aumentar en las etapas serales iniciales, y a disminuir con posterioridad. A medida que la cubierta boscosa aumenta, las raíces de los árboles se expanden y compiten con las especies herbáceas, lo cual trae como consecuencia una disminución de estas últimas, debido a menores disponibilidades de luz y agua.

Los ejemplares forestales que aparecen después del desmonte no están uniformemente distribuidos, lo cual hace que la productividad de las estratas herbáceas sea también variable.

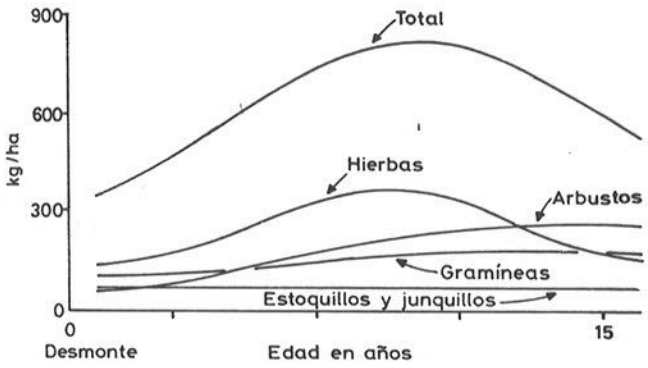


Figura IX-17. *Tendencia de la producción de las estratas inferiores luego de extraer la estrata arbórea de* Pinus contorta. *Cambios sucesionales en función del tiempo transcurrido desde el desmonte, expresado en producción de materia seca (Basile y Jensen, 1971).*

De ello se desprende que el coeficiente de determinación entre la edad de la subsere y el rendimiento de materia seca sea inferior que cuando se considera, además la densidad forestal:

rendimiento $= f$(tiempo); $r^2 = 0{,}38$
rendimiento $= f$(tiempo + % de *P. contorta*); r^2
$r^2 = 0{,}47$
rendimiento $= f$(tiempo + % de todos los árboles); $r^2 = 0{,}55$

La longevidad de la subsere es, como ya se ha indicado, importante en la cantidad de transformaciones sucesionales registradas, pero otros factores, además de la densidad de ejemplares y de la dominancia de la copa de las especies leñosas, también lo son:

rendimiento $= f$ (tiempo + capacidad campo horizonte A y B); $r^2 = 0{,}74$

Si a ello se le agrega el contenido de arena del horizonte A, lo cual a su vez también está relacionado con el contenido hídrico, se tiene que:

$$\text{rendimiento} = -251{,}4000 + 383{,}5379\, e^{-\left(\frac{(T-11)^2}{60}\right)} + 3{,}1646\, FC_a + 16{,}8020\, FC_b$$

$$+ 291.7550\, e^{-\left(\frac{(\text{Arena} - 55)^{2,5}}{1200}\right)};\ r^2 = 0{,}79.$$

En lugar de la capacidad de campo (FC) se puede emplear porcentaje de marchitez, y lográndose que el valor de r^2 permanezca muy similar. El potasio disponible en el subsuelo también es importante, el cual hace que:

rendimiento $= f$ (tiempo + potasio disponible subsuelo); $r^2 = 0{,}73$
rendimiento $= f$ (tiempo + potasio disponible subsuelo (K) + contenido arena horizontes A y B); $r^2 = 0{,}81$
rendimiento $= f$(tiempo + K_B); $r^2 = 0{,}70$
rendimiento $= f$ (tiempo + K_B + arena_B); $r^2 = 0{,}80$

tal como ocurre en la ecuación

$$\text{rendimiento} = -228{,}051 + 588{,}614\, e^{-\left(\frac{(T-11)^2}{60}\right)} + 1{,}702\, K_B +$$

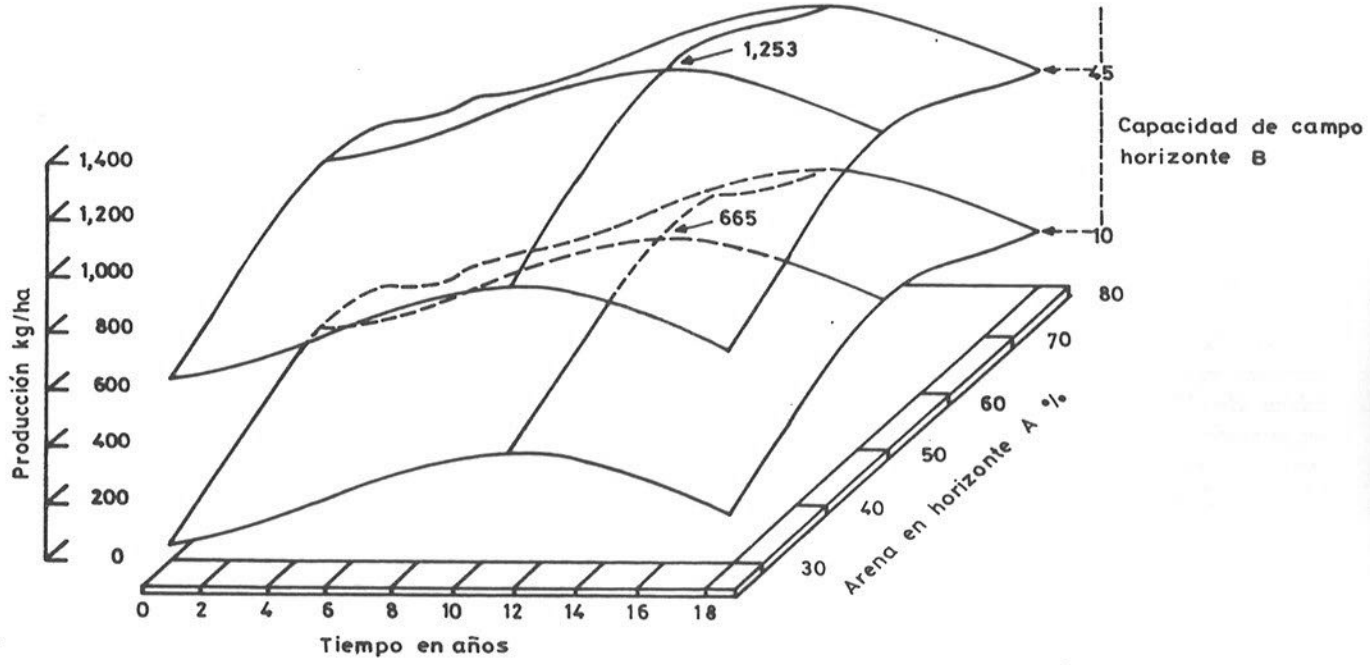
$$+ 282{,}783\, e^{-\left(\frac{(\text{Arena}_B - 55)^{2,5}}{1{,}200}\right)}.$$

Dichas ecuaciones pueden ser empleadas según los autores en la predicción de la productividad de las estratas herbáceas (Figura IX-18).

La cantidad de mantillo depositado sobre la superficie edáfica regula causalmente la productividad de la fitocenosis. En un estudio presentado por Heady (1956) se llegó a la conclusión de que la productividad neta de la pradera varió entre un rango de 116,3 kg/ha cuando la pradera no recibió aportes anuales de mantillo cada año, versus una productividad de 256,2 kg/ha cuando toda la materia vegetal producida por la pradera se dejó sobre el suelo (Cuadro IX-2).

El aumento del contenido de mantillo, sin embargo, no elevó considerablemente el contenido de nitrógeno del suelo. Aunque los resultados expresan algunas diferencias, éstas son pequeñas y de poca significación. La disminución del mantillo originó un aumento de las leguminosas lo cual puede ser el agente causal del aumento del nitrógeno en los tratamientos con menos mantillo. El contenido de fósforo del sistema no varió al cambiar la cantidad de mantillo. El contenido de materia orgánica del suelo, en el tratamiento testigo sin mantillo, fue inferior a los demás. La densidad aparente del suelo fue, en cambio, mayor. La razón del aumento en densidad aparente está en la menor estructuración del suelo sin mantillo.

La tasa de descomposición del mantillo puede evaluarse si se toma una superficie de ecosistema y se evita que se contamine con un nuevo tejido muerto. Al momento inicial se pesa el contenido de materia orgánica de una superficie de terreno y se encuentra que su peso es igual a F_e. Si se evitan nuevos aportes de materia orgánica muerta que caiga de la cubierta vegetal, al fin del año, debido a la descomposición propia, el mantillo original pesará menos, sólo $_2F_e$. Para que la materia orgánica sin vida se mantenga estable, las pérdidas anuales debido a su descomposición tienen que compensarse con los aportes de materia orgánica o mantillo que cae (A) (Jenny, 1961).



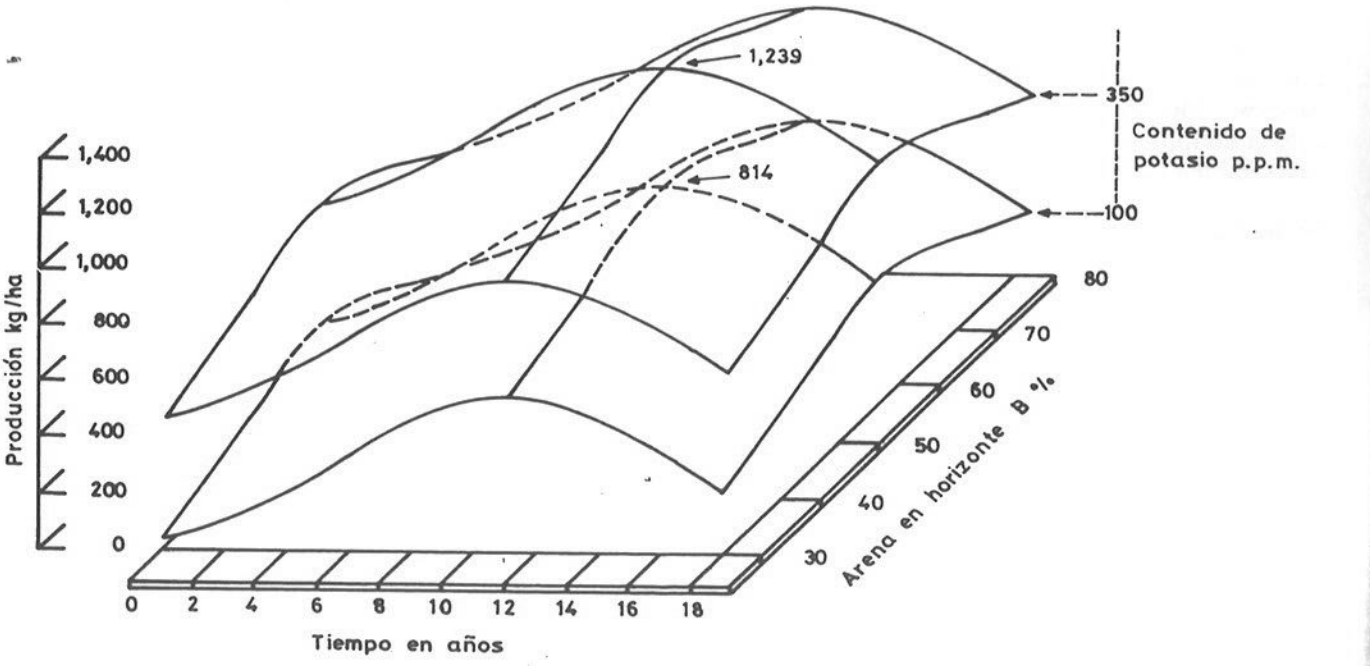


Figura IX-18. *Respuestas extremas a la capacidad de campo y al contenido de potasio de las estratas herbáceas en relación a la edad de la subsere y contenido de arena (Basile y Jensen, 1978).*

Cuadro IX-2. *Productividad media de 7 años de la pradera mediterránea de California sometida a distintas densidades de mantillo, contenido de nitrógeno y fósforo en los 7,5 cm. superiores, y densidad aparente del mismo horizonte (Heady, 1956).*

Tratamiento de devolución de mantillo	*Productividad kg/ha*	*Nitrógeno Total kg/ha*	*Fósforo Total kg/ha*	*Densidad aparente g/cc*
Suelo desnudo	116,3	1.242	224	1,36
Corte a 3,2 cm. Sin devolución	170,1	1.547	245	1,30
Corte a 3,2 cm. 25% devolución	189,1	1.424	225	1,25
Corte a 3,2 cm. 50% devolución	201,3	1.478	226	1,21
Corte a 3,2 cm. 75% devolución	205,6	1.410	228	1,26
Corte a 3,2 cm. 100% devolución	227,1	1.623	248	1,26
Corte a 6,2 cm. Sin devolución	234,7	1.555	230	1,23
Sin corte. Devolución total	256,2	1.524	232	1,14

El mantillo en descomposición (α) es igual a: $\alpha = k_2 F_e$ por otro lado $\alpha = k_1 - {}_1A$, siendo k_1 la constante de descomposición del mantillo aportado y k_2 la constante en el suelo forestal. Por ello, según el mismo autor: $k_2 F_e = A - k_1 A$, de donde:

$$A = k_2 F_e{}^m K_1 A$$

Como es difícil determinar k_1 y k_2 puede, en cambio, relacionarse la pérdida combinada del mantillo aportado y del que se encontraba en el suelo en relación a la suma de lo que se hallaba presente al momento inicial y al total aportado.

$$k = \frac{k_2 F_e + k_1 A}{F_e + A} = \frac{A}{F_e + A}$$

La acumulación de mantillo disminuye en la pradera natural a medida que la sucesión vegetal avanza. En un corto período de tiempo, después que la pradera ha sido quemada se alcanza un equilibrio en el cual los aportes de mantillo se igualan con la descomposición de éste. En el estudio presentado por Ehrenreich y Aikman (1963), el equilibrio se logra el quinto año después de la quema, cuando se alcanza una densidad 2,0 toneladas por hectárea.

Durante el primer año después del fuego, la acumulación de mantillo fue de 0,70 toneladas por acre, 0,53 durante el segundo y 0,35 durante el tercero. En el estudio citado la tasa de acumulación disminuyó entre un tercio y un cuarto al año (Figura IX-19).

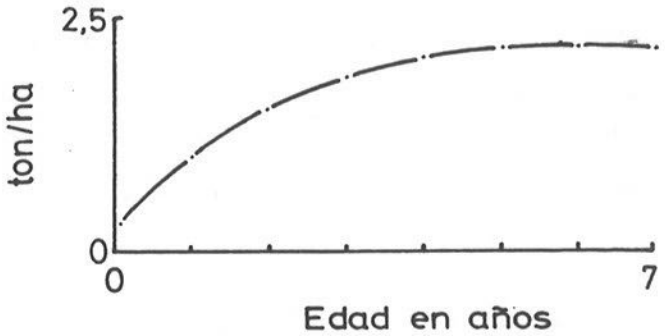


Figura IX-19. *Acumulación sucesional de mantillo en una pradera natural (Ehrenreich y Aikman, 1963).*

La densidad aparente del suelo, especialmente de los horizontes superiores, sufre también cambios bajo la acción de la vegetación en el transcurso de las sucesiones ecológicas. No sólo la vegetación tiene influencia en las transformaciones de la densidad aparente del suelo; otras causas climáticas también pueden influir. Los cambios en el contenido de materia orgánica alteran la estructura del suelo y otras características, lo cual trae como consecuencia estas transformaciones (Figura IX-20).

La reacción de la fitocenosis luego de su destrucción, puede ser rápida, y a menudo lo es. Algunas especies se caracterizan por reaccionar más rápidamente que otras. Este mecanismo de recuperación, ante la eventualidad de una destrucción de la biocenosis le permite minimizar las pérdidas de nutrientes y la destrucción del edafótopo

La regulación del ciclo de nutrientes, luego de una destrucción de la biocenosis (Marks y Bor-

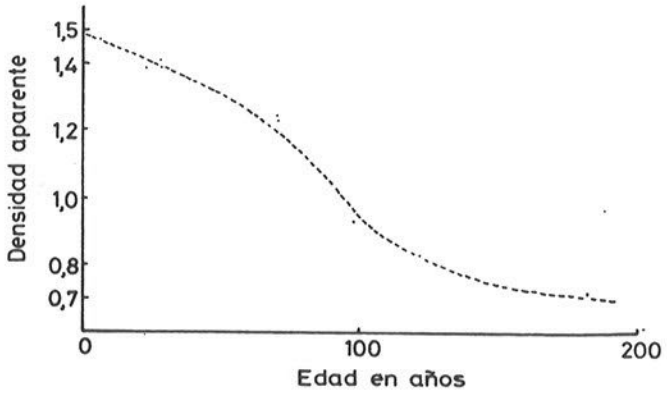


Figura IX-20. *Densidad aparente de los horizontes superiores del suelo en función de la edad de la sucesión (Croker y Major,* 1955).

man, 1972) se lográ a través de la interacción de la canalización del escurrimiento superficial del agua hacia pérdidas por evapotranspiración reduciendo así las pérdidas de nutrientes; reducción de la tasa de descomposición de la materia orgánica a través de una moderación microclimática durante la estación de crecimiento, lo cual disminuye el suministro de iones susceptibles de perderse en el drenaje interno; e incorporación simultánea de los nutrientes en la biomasa que se desarrolla rápidamente y que de otra manera se perderían (Figura IX-21). Las pérdidas de nutrientes por erosión y lixiviación disminuyen inversamente con el desarrollo de la vegetación. Así se tiene que existe una relación aproximadamente inversa entre la tasa de regeneración y la de pérdida de nutrientes (Bormann, Likens y Eaton, 1969).

El estudio de la secuencia cronológica o cronosecuencia de priseres indica que la acumulación de nitrógeno y de materia orgánica es constante y rápida durante las primeras décadas en los suelos jóvenes; luego se reduce levemente su tasa de acumulación en forma gradual hasta que finalmente se estabiliza, más o menos a los mil años (Jenny, 1961). Al momento en que cambia el contenido de materia orgánica (MO), cuando dMO/dt se hace igual a cero, el factor tiempo cesa de tener influencia (Figura IX-22). El tiempo necesario para alcanzar el equilibrio es mucho menor en sucesiones secundarias que en priseres. Las primeras tienen condiciones físicas y químicas favorables para el desarrollo de la biocenosis, en cambio las priseres deben iniciar el desarrollo del edafótopo desde un material que frecuentemente no ofrece condiciones favorables para el crecimiento de organismos.

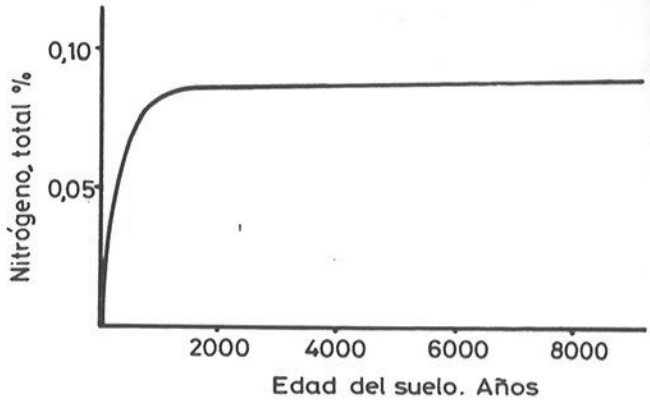


Figura IX-22. *Construcción del contenido total de nitrógeno en relación a la edad del suelo, en una prisere de duna (Olson,* 1958).

La tasa de acumulación de nitrógeno en una cronosecuencia puede ser muy variable de acuerdo a las condiciones ambientales de temperatura, humedad y características del suelo y vegetación. Suponiéndose que la vegetación es el factor sucesional que regula los cambios en el suelo, la comunidad vegetal desarrollada en el ecotopo, es la responsable de los cambios. En las etapas iniciales, la limitante, además de la fitocenosis, puede ser el tiempo que ha operado la cronosecuencia (Figura IX-23).

El porcentaje de materia orgánica del suelo y el contenido de nitrógeno son menores en los terrenos cultivados que en las praderas clímax

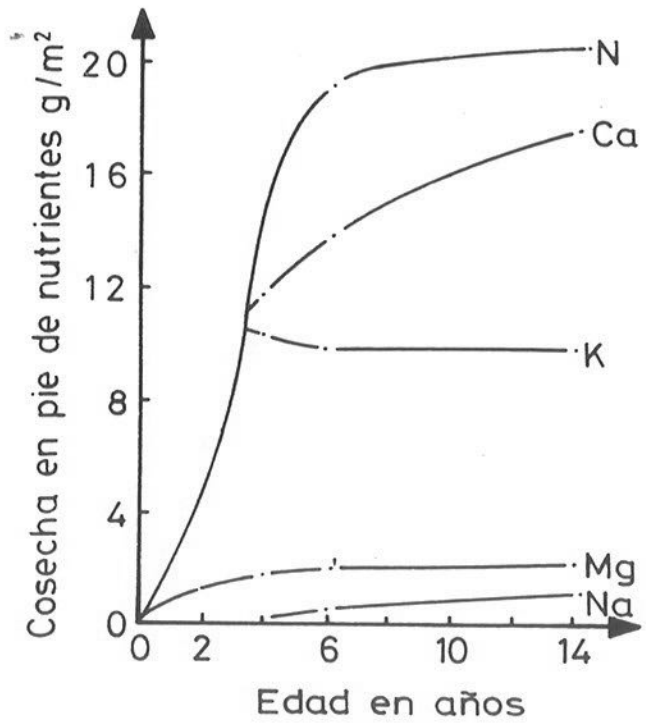


Figura IX-21. *Cosecha en pie de nutrientes en stands de diversas edades (Marks y Bormann,* 1972).

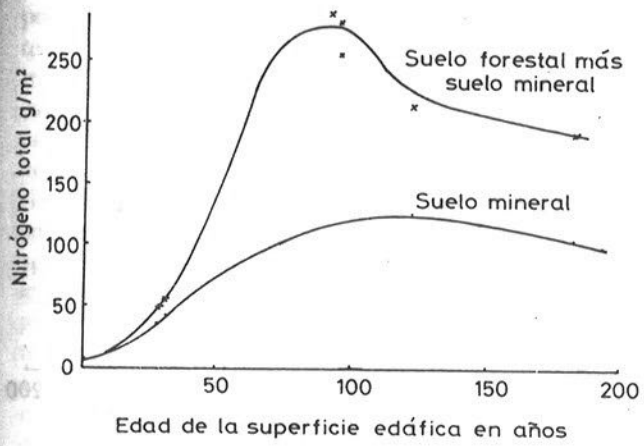


Figura IX-23. *Cronosecuencia del nitrógeno según resultados de Croker y Major (1955) en Alaska, en g/m² /m² /0,45 m. superiores del perfil.*

originales (Figura IX-24). Lo opuesto ocurre en relación a la infiltración y percoloración, según Judd y Weldon (1939), quienes estudiaron las sucesiones secundarias en terrenos abandonados, originalmente cubiertos de praderas clímax. El contenido de biomasa radical del suelo es también mayor en la pradera que en el terreno cultivado.

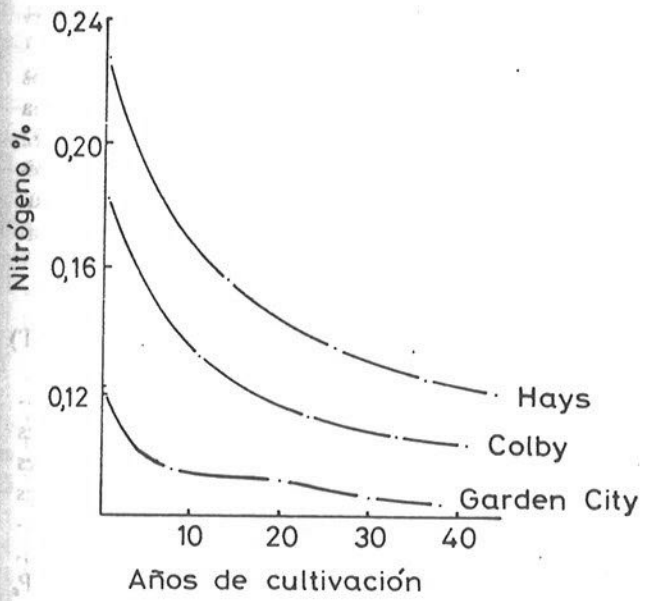


Figura IX-24. *Pérdidas de nitrógeno de los horizontes superiores de tres suelos pratenses al ser cultivados durante varios años consecutivos (Bidwell y Hole, 1956).*

La materia orgánica y los nutrientes minerales no aumentan en el suelo durante los primeros tres años de la sucesión secundaria postcultivo. En los suelos de textura arenosa, no sólo no aumentan sino que disminuye, lo cual indica que la lixiviación excede a la tasa de descomposición y regeneración de nutrientes de los horizontes superiores del suelo (Odum, 1960).

El proceso inverso, de destrucción de sistemas naturales organizados sucesionalmente, libera nutrientes originalmente fijados. Likens, Bormann y Johnson (1960) estudiaron la concentración iónica del agua de ríos provenientes de cuencas hidrográficas donde la biocenosis fue destruida.

La concentración de nitratos en los ríos originados en una cuenca hidrográfica de reciente deforestación aumentó desde 0,9 miligramos por litro antes de la deforestación a 53 miligramos por litro dos años después. La movilización de los nitratos se debe probablemente a la nitrificación microbiana, que es al mismo tiempo equivalente a todos los otros aumentos netos de cationes y disminución de aniones que se observa en el agua drenada.

Aumentos considerables en la concentración iónica del agua cosechada fue registrada en el estudio de Likens *et al.* (1970). Todos los iones más importantes aumentaron considerablemente cinco meses después de la deforestación con la sola excepción de NH_4^+, SO_4, y HCO_3^- (Cuadro IX-3). La concentración de nitratos fue 41 veces superior el primer año y 56 veces el segundo. El promedio de aumento de las concentraciones iónicas fue de 417 % para el Ca^{++}, 408 % para el MG^{++}, 1.558 % para el K^+, 177 % para Na^-

Cuadro IX-3. *Cambios en la concentración iónica de la cosecha hídrica de una cuenca forestal natural no alterada y de la misma luego de su alteración (Likens, Borman y Johnson, 1969).*

Ion	*Antes*		*Después*	
	1964-65	*1965-66*	*1966-67*	*1967-68*
H^+	0,010	0,008	0,056	0,051
K^+	0,005	0,005	0,050	0,077
Na^+	0,037	0,037	0,065	0,066
NH^{4+}	0,003	0,008	0,004	0,003
Ca^{++}	0,069	0,091	0,323	0,378
Mg^{++}	0,030	0,031	0,112	0,125
Al^{+++}	0,022	0,026	0,167	0,222
NO_3^-	0,020	0,015	0,614	0,846
Cl^-	0,014	0,014	0,025	0,022
HCO_3^-	0,010	0,013	0,002	0,000
SO_4^{++}	0,134	0,143	0,080	0,078
Total (+)	0,176	0,206	0,777	0,922
Total (−)	0.178	0,175	0,721	0,946

Las mayores pérdidas por exportación de los nutrientes disueltos se debe a la alteración del ciclo del nitrógeno en el ecosistema. La turbidez del agua, a consecuencia de la deforestación fue insignificante, aunque la cantidad de partículas se cuadruplicó.

Algunas características edáficas se alteran considerablemente en el proceso sucesional. En el transcurso de las transformaciones cronosucesionales, la textura del suelo se hace más fina debido principlamente al aporte de partículas acarreadas por el viento y, secundariamente, debido a la interperización de la arena (Figura IX-25). Simultáneamente, se produce un balance positivo entre la adición y descomposición de la materia orgánica, lo cual paulatinamente va aumentando su porcentaje.

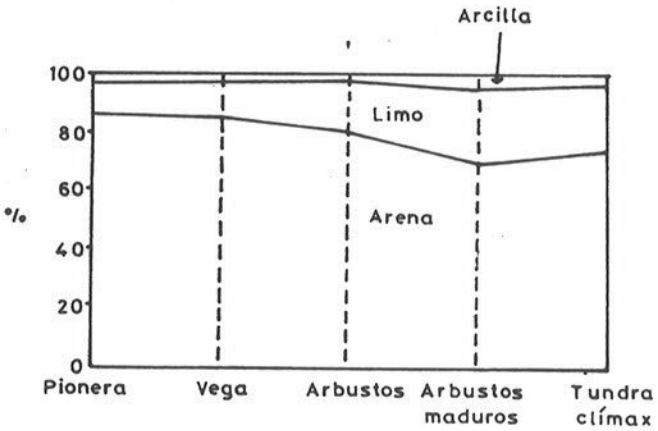


Figura IX-25. *Textura a los* 10 *cm. de profundidad en relación a la cronosecuencia (Viereck,* 1966*).*

La reacción del suelo varía también paralelamente con otras transformaciones del ecosistema. En regiones frías de Alaska, el pH original del lavado cuyo rango varía entre 8,0 y 8,4 en las etapas pioneras, disminuye hasta alcanzar valores de 4,4 en la etapa climácica de la tundra. Debido al efecto de aislante térmico de la vegetación, se produce un horizonte de hielo permanentemente o permafrost que impide el movimiento descendente del exceso de agua, lo cual crea condiciones húmedas favorables para el desarrollo de musgos tales como *Spagnum* y de macollas de estoquillos y junquillos (Viereck, 1966.

La reacción del suelo cambia rápidamente bajo la acción de la vegetación. Crocker y Major (1955) estudiaron en Alaska los cambios en la reacción del material generador original, constituido por residuos morrénicos finos, de pH elevado (Figura IX-26). La edad de *Alnus crispa* se determinó por medio de los anillos de crecimiento y se correlacionó con el pH del suelo. La especie vegetal que forma la fitocenosis es la que

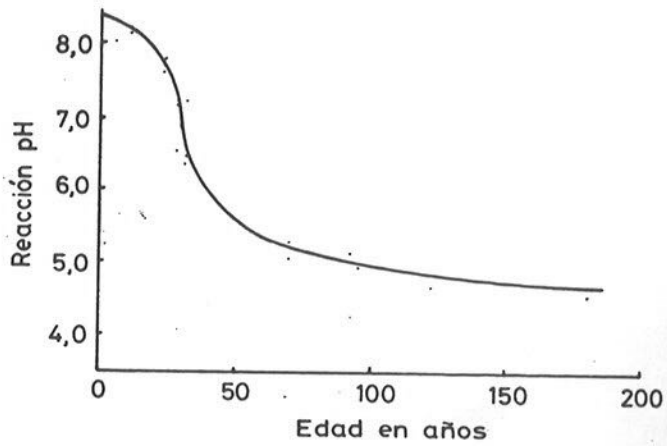


Figura IX-26. *Reacción del horizonte de suelo localizado en* 0 *y* 5 *cm. de profundidad y de los residuos de mantillo y su variación en relación a la edad de la cubierta vegetal de* Alnus crispa *(Crocker y Major, 1955).*

fija la tasa de cambio de la variable. Los suelos desnudos, desprovistos de vegetación macroscópica tienen aproximadamente el mismo pH el material generador original; lo contrario ocurre con las superficies cubiertas de vegetación que presentan valores diferentes del original, siendo el efecto modificador del pH de algunas especies mayor que el de otras.

El almacenamiento hídrico en el suelo y los cauces por los cuales el agua penetra al sistema o sale de él se altera en el proceso singenético. El cambio en el contenido hídrico del suelo es la resultante de la precipitación, escurrimiento superficial, infiltración bajo la zona radical, evaporación y transpiración.

$$\Delta W = (P + E_a + E_v) - (I + E_p + P_e + E + T)$$

donde ΔW es la diferencia de contenido de humedad del suelo, P es la precipitación, E_a es el aporte por escurrimiento superficial, E_v es el aporte de neblinas y de humedad relativa, I es la intercepción, E_p son las pérdidas por escurrimiento superficial, E son las pérdidas por evaporación, T las pérdidas por transpiración y P_e son las pérdidas por percolación profunda.

Las pérdidas hídricas están reguladas por las características ecotópicas y biocenósicas propias del sistema. Las pérdidas por escurrimiento superficial, E_p, están reguladas por la permeabilidad del suelo, estructura, contenido de materia orgánica, porosidad, y otras características relacionadas con el ecosistema. P_e representa las pérdidas por infiltración profunda, que dependen de la capacidad de almacenaje, profundidad radical, densidadad de raíces, de desarrollo de la fitocenosis y otras. La eva-

poración E es la pérdida de agua por el aire, sin que pase por la planta, lo cual corresponde a transpiración T. En las etapas serales, no sólo cambia el uso que se hace del agua, sino que también se modifica el potencial hídrico del medio donde la biocenosis se desarrolla. La eficiencia de utilización del agua sigue una curva análoga a la de la productividad neta. El agua aportada al sistema, en las etapas serales iniciales, es aprovechada ineficientemente pues la productividad neta del sistema es baja. La máxima eficiencia se logra cuando la productividad neta es mayor. Luego, la proporción de la biomasa neta producida por unidad de volumen de agua disminuye hasta la etapa clímax, donde se hace igual a cero.

La productividad neta del sistema aumenta en las etapas serales intermedias, debido a muchas razones, entre otras porque tanto las disponibilidades como el potencial hídrico son más favorables para el crecimiento de la planta. En las etapas más maduras, aun cuando las condiciones son más favorables, el aumento del costo de mantenimiento de la arquitectura, originado en el consumo de energía por la respiración, hace que la resultante sea una menor eficiencia.

El microclima del sistema se hace más mésico en las etapas más avanzadas. Las condiciones para el desarrollo de la biocenosis son más favorables en las etapas intermedias y maduras que en las iniciales. Pimpstein (1973) hizo un estudio microclimático del bosque de *Nothofagus glauca* (Roble maulino) donde llegó a la conclusión de que la temperatura del aire y del suelo demostraron ser de menor fluctuación diaria que en área análogas desporvistas de la fitocenosis forestal (Figura IX-27). El efecto tampón de la vegetación reduce la incidencia de las temperaturas extremas y el ambiente se hace más mésico.

La eficiencia del sistema expresado en torno a su productividad es máxima en las etapas intermedias donde la productividad neta es también máxima. En la etapa clímax la eficiencia disminuye. La eficiencia de mantenimiento es alta en las etapas avanzadas o maduras, y es baja en las iniciales. Los sistemas desarrollados, que han alcanzado etapas serales cercanas al clímax, se encuentran en condiciones de mantenerse sin sufrir cambios direccionales que les modifiquen en las etapas serales siguientes. Los sistemas inmaduros tienen, en cambio, una baja capacidad de mantenimiento.

En agricultura, el desarrollo de sistemas pioneros de baja capacidad de mantenimiento, crea condiciones de inestabilidad que deben ser contrarrestadas con otras estrategias exógenas. A través de la intervención antropogénica dirigida, se logra a menudo aumentar el mantenimiento del sistema, especialmente, en macroambientes relativamente estables. La intervención antropogénica para aumentar el mantenimiento del sistema no siempre es exitosa. El esfuerzo antropogénico de mantenimiento es frecuentemente muy alto y su costo puede llegar a ser superior a la productividad. Bajo tales circunstancias, sería preferible reducir la productividad neta del sistema, circunscribiéndolo a etapas serales más avanzadas, con el fin de mejorar su mantenimiento interno.

La homostasis total del sistema puede evaluarse en torno a varios parámetros. En las etapas iniciales, la simbiosis interna o interdependencia de organismos es baja. La diversidad de especies y las interacciones entre ellas son bajas, lo cual hace que los nichos disponibles no sean integralmente utilizados. El incremento de la interdependencia de organismos en circunstancias cada vez más complejas, crea mayor homostasis.

Los ciclos biogeoquímicos son inicialmente abiertos, pero a medida que la sere madura se van haciendo cada vez más cerrados. La conservación de nutrientes es más estable en ciclos cerrados que en los abiertos. La alteraciones extremas del sistema afectan en menor grado a su funcionamiento interno. Los sistemas que contienen mayor acumulación de información presentan, a la vez, una homostasis más alta.

La actividad antrópica del hombre lo transforma en un dispersador de recursos naturales tales como petróleo, agua no contaminada, suelo sobre la cubierta de la tierra, minerales en su estado natural. El proceso antientrópico le hace concentrar nitrógeno del aire, energía atómica de las rocas, metales del mar y mantener los suelos fértiles en su lugar. El hombre es testigo de la lucha constante de las fuerzas de organización y de las de desorganización tratando que predominen las fuerzas de organización (Bidwell y Hole, 1965).

La historia vital de las poblaciones que integran el sistema ecológico es diferente en las etapas iniciales que en las maduras. Los nichos son más amplios en las poblaciones pioneras que en las clímax, siendo la tendencia a desarrollar nichos cada vez más ajustados y especializados uno de los parámetros que define el proceso singenético.

El tamaño de los organismos es mayor en las etapas avanzadas. La mayor acumulación de biomasa se concentra en un número más alto de poblaciones integradas por organismos de mayor tamaño y de ciclo vital más largo.

Las transformaciones silvoagropecuarias en pro del mejoramiento de la productividad sacrifican algunos de los atributos más valiosos de los ecosistemas. En sistemas antropogénicos de cultivos, la simbiosis interna y la conservación de nutrientes se reduce, al igual que la esta-

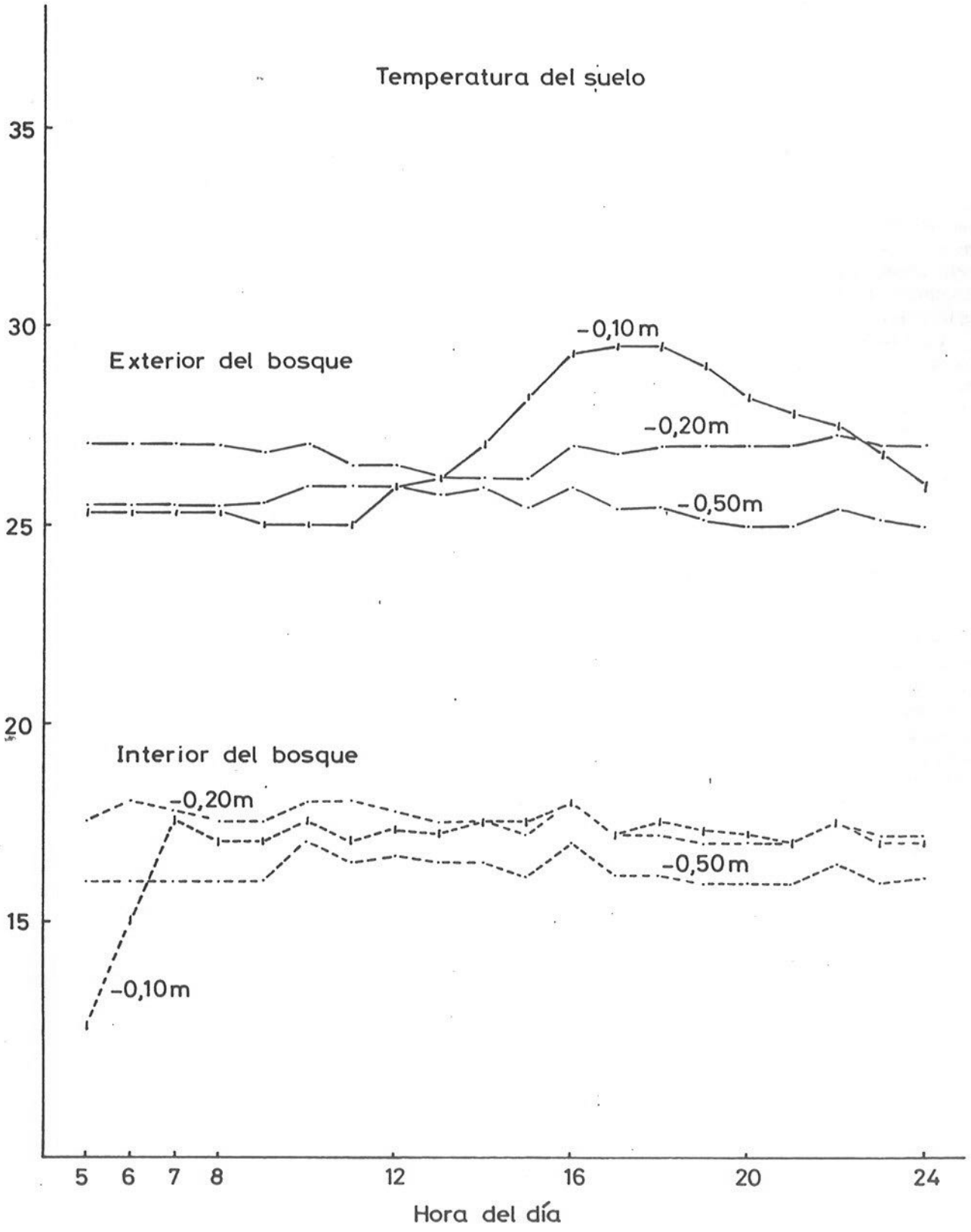


Figura IX-27. *Ciclo diario de temperatura del aire a 2 m de altura, temperatura del suelo a tres profundidades, en el bosque de* Nothofagus glauca *y en la pradera natural deforestada contigua durante la estación estival, en Coronel de Maule, Maule, Chile (Pimstein, 1973).*

bilidad y la información. Los nichos de las especies son amplios y los organismos son relativamente pequeños y de ciclos de vida corta. Varias estrategias antropogénicas han sido diseñadas para contrarrestar estos atributos de las transformaciones que deterioran al sistema.

La estructura de los sistemas maduros es más compleja que la de los pioneros. La diversidad de especies y bioquímica es inicialmente baja, luego aumenta en las etapas maduras, para finalmente disminuir levemente en el clímax. La estratificación alcanza su máximo desarrollo en las etapas maduras anteriores al clímax. En los sistemas artificiales se sacrifica la estructura de la comunidad en pro del mejoramiento de la productividad. La diversidad de especies y bioquímica disminuye, la estratificación se hace poco desarrollada y la biomasa en pie es reducida. La resultante de estas transformaciones afecta la homostasis del sistema.

La diversidad de especies de todas las formas vitales varía en las etapas sucesionales. Mallik y Rice (1966) determinaron que el menor número de especies de hongos edáficos ocurría en la etapa pionera, el máximo en la etapa intermedia y un número levemente menor en la clímax. De un total de 157 encontrados, 73 ocurrían en la etapa pionera, 125 en la etapa de transición y 115 en la clímax (Cuadro IX-4). El 34% de las especies era común a todas las etapas, el 7% de las especies eran común sólo a las etapas pioneras y de transición, y el 4% a las etapas pionera y clímax. El 18% de las especies era común a la etapa de transición y a la clímax. El número de especies que estaba restringido sólo a una etapa era muy pequeño: 1,3% a la primera, 17,8% a la de transición y 14,6% a la clímax.

La composición taxonómica de la diversidad de especies son características estructurales de la comunidad (Dysterhuis, 1958). La comunidad vegetal de campos abandonados por los cultivos varía gradual y constantemente en sus características funcionales, especialmente la productividad que disminuye poco a poco durante los primeros años hasta lograr su equilibrio (Figura IX-28). La densidad de mantillo se estabiliza también al cabo de algunos años (Odum, 1960).

Se sabe que los cambios sucesionales en la composición taxonómica de la comunidad son obviamente graduales y continuos y por ello, se ha deducido que la productividad también aumenta (Odum, 1960). Oosting (1953) afirma que sólo una fracción de los nichos disponibles se utiliza en las etapas pioneras y que esta utilización aumenta paulatinamente hasta alcanzar un máximo en la etapa final o clímax. No existe, según Odum (1960), una relación establecida entre la composición taxonómica y la productividad que establezca una variación de ésta última al aumentar la diversidad.

La Figura IX-29 presenta un resumen de las transformaciones de los atributos del sistema en las etapas serales prístinas y avanzadas.

Cuadro IX-4. *Importancia relativa de algunas especies de hongos en tres etapas sucesionales forestales (Mallik y Rice, 1966).*

Especie	*Pionera*	*Transicional*	*Clímax*
Alternaria geophila	3,5	...	...
Aspergillus candidus	...	1,1	5,4
A. niger	4,3	5,0	4,5
Cephalopporium curtipes	6,2	6,4	1,4
Cephalothecium sp.	...	...	3,6
Cladosporium epiphyllum	7,4	1,2	1,0
Fusarium solani	1,2	2,8	3,7
Gliocladium penicilloides	...	3,8	9,6
Mycelia sterilia	1,6	3,8	4,0
Rhizoctonia sp.	...	4,7	...
Sclerotium sp.	...	4,8	...
Tricholdermakoningi	3,4	3,0	2,8
T. lignorum	4,3	5,6	5,8
Verticillium terrestre	...	*0,9*	*3,7*

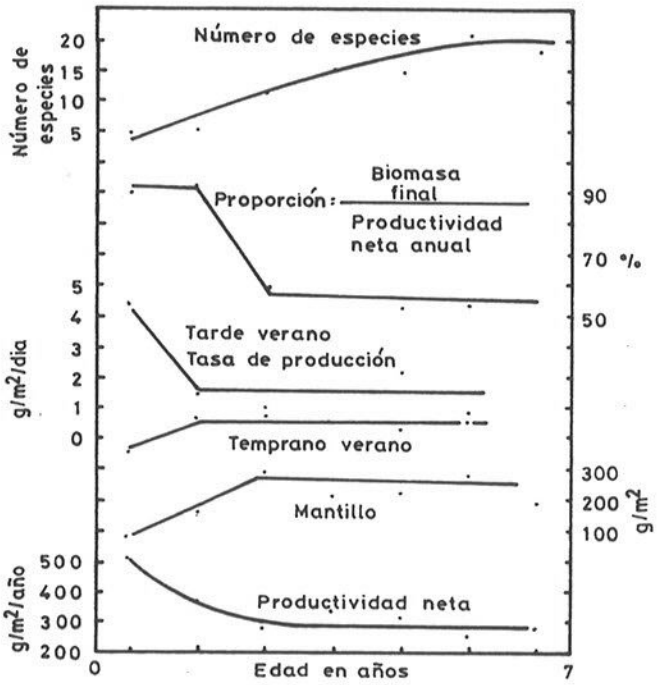


Figura IX-28. *Diversidad de especies, densidad de mantillo y productividad neta durante los siete primeros años abandonados de cultivos (Odum, 1960).*

Singenética silvoagropecuaria

La comprensión integral del concepto singenético requiere una delimitación y definición de los diversos tipos de sistemas silvoagropecuarios. Como se trata de un concepto ecológico en su naturaleza su definición debe corresponder necesariamente a las fases que tratan directamente aspectos relacionados con los organismos y el medio abiótico en que viven y las relaciones intra e interespecíficas de los organismos mismos.

La clasificación singenética de los sistemas silvoagropecuarios requiere, como primera división, la distinción del estado de equilibrio o

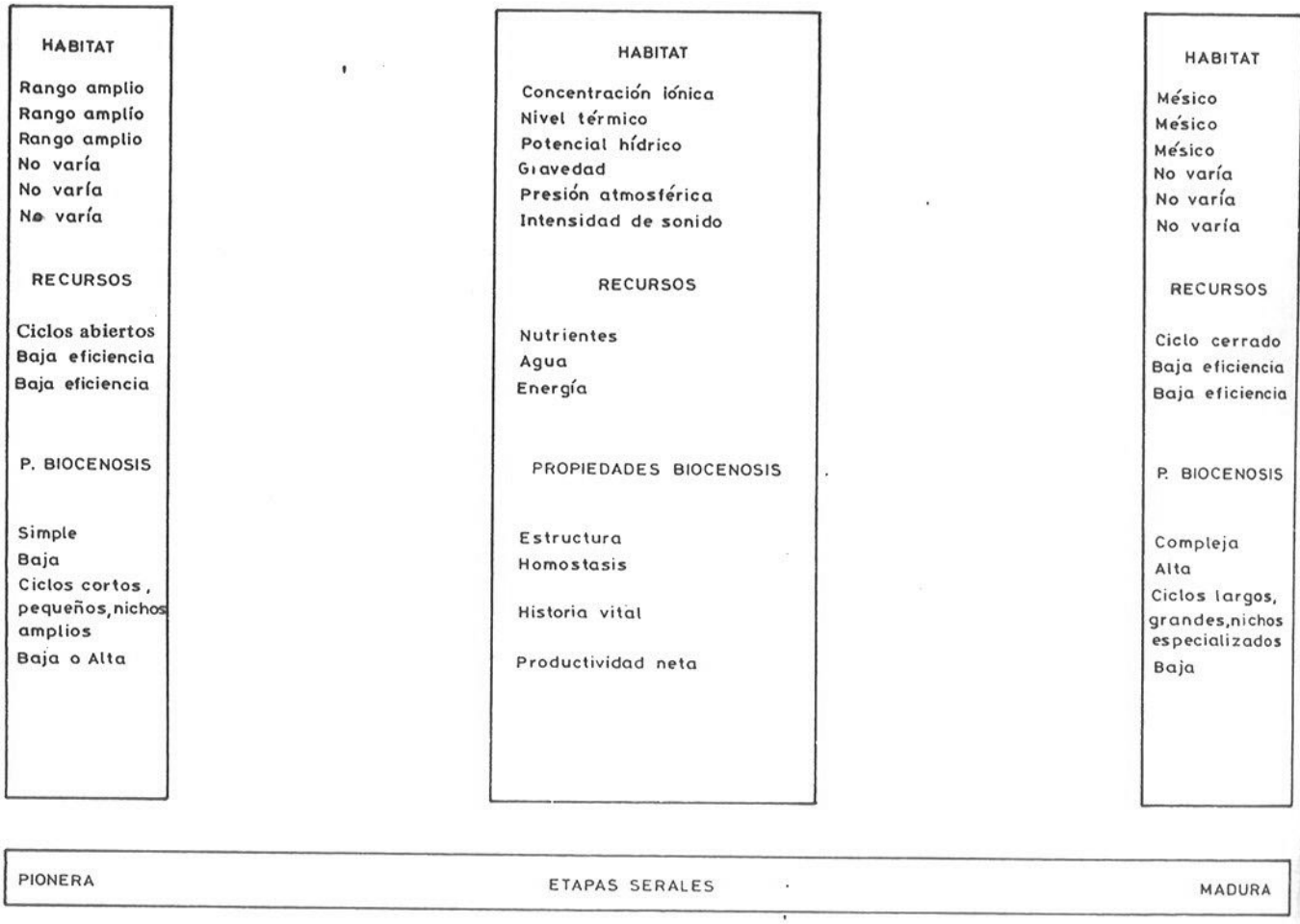


Figura IX-29. *Esquema de las variaciones sucesionales de algunos atributos del ecosistema en etapas pioneras y maduras.*

de evolución que representan las unidades silvoagropecuarias, constituyendo los grupos principales de ellas. Un resumen de la clasificación singenética se halla al final del presente subcapítulo.

Los agrosistemas sucesionales son aquellos que están en cualquier etapa sucesional ajena al clímax en un sentido policlimácico o en cualquier otra de las etapas sucesionales interrumpidas temporalmente. Ellas, sin embargo, permanecen estables en forma inducida y son mantenidas temporalmente por factores controlables que representan desequilibrio. El otro grupo de agrosistemas se halla representado por unidades en equilibrio, interpretado aquí en el sentido más amplio de la palabra que significa cualquier estado de estabilidad, sea éste natural o inducido por modificación temporal de algún o algunos factores ambientales que, en condiciones naturales, ejerza una distinta magnitud de la intensidad biológica sobre los elementos que constituyen la bioma antropogénica. En este sentido agrosistema se refiere sólo a aquellos terrenos cubiertos de biocenosis naturales, cultivadas o manejadas.

La literatura relacionada con agrosistemas, se refiere de manera implícita a los sistemas cultivados inestables. En el presente trabajo se le ha dado una acepción más amplia que incluye tanto a los sistemas sucesionales y a los estabilizados como asimismo a los naturales y artificiales. Es preferible pensar, por esta razón, en forma más amplia acerca de la sere, que puede mantenerse en etapa climácica y considerar como tal a cualquier estado de equilibrio sucesional, sea éste natural o inducido. En dicha forma, la teoría policlimácica se adapta mejor y más ampliamente al concepto indicador del sistema.

El concepto, en la forma mencionada en este trabajo, es aún más amplio e incluye también a organismos exóticos al sitio, o bien, mejorados genéticamente por medio de cruzas o selección de la población natural de acuerdo a las necesidades productivas de la biocenosis. Así se incluyen especies cultivadas o residentes naturalizadas que han sido mejoradas en forma antropogénica.

Agrosistemas sucesionales son todos aquellos que hallándose en un medio físico cualquiera, su componente biocenósico vegetal está compuesto por organismos de corta o larga vida y de corta o larga duración, pero nunca se encuentran estabilizados en clímax; siempre son sucesionales. La capacidad de evolucionar sucesionalmente de las biocenosis que se desarrollan en un sitio y de sus interrelaciones con el ecotopo, es una tendencia natural que conduce finalmente a un equilibrio lo cual es común a muchas ciencias (Tansley, 1935).

Los sistemas sucesionales se dividen en dos grupos principales: priseres o sucesiones primarias y subseres o sucesiones secundarias. Dentro de los agrosistemas priserales, entre los grupos principales están las praderas perennes en clímax bosque. Este grupo de praderas representa un área relativamente pequeña en relación al área total donde la etapa sucesional constituida por pradera perenne se manifiesta durante el desarrollo evolutivo de la sere cuyo clímax es bosque perennifolio o caducifolio y cuyos componentes principales son árboles de hoja ancha.

La razón de esta singular reducción de la importancia de este grupo característico de praderas, se debe a la corta duración en relación al tiempo que demora la sere en llegar al clímax y la duración del clímax mismo. La pradera priseral de pastos perennes pasa casi inadvertida dentro del conjunto evolutivo de la sere y constituye una transición escasamente delimitada. Además, cuando ella se manifiesta, los demás factores del medio donde la sere se desarrolla evolucionan rápidamente y ofrecen condiciones favorables para hierbas altas gigantes y, frecuentemente, también de arbustos y otras plantas leñosas que pueden normalmente vegetar en esas condiciones. La etapa sucesional representada por hierbas perennes de poco desarrollo, que como productora primaria ofrece tejido vegetal útil para el ganado y otros organismos, es en esta forma reemplazada por otras etapas sucionales más avanzadas. Esta evolución progresiva en el desarrollo seral de la biomasa significa, por lo tanto, una aproximación al clímax. En relación a la bioma pratense constituye sin embargo, una evolución retrogresiva o regresión, por cuanto indica un alejamiento de la etapa óptima, y por ello de la pradera. La etapa seral óptima es aquella en la cual se obtiene el máximo de tejido útil, en un sentido pratense, de cultivo, pecuario o algún otro objetivo del uso antropogénico del recurso.

En biomas sucesionales en general, sean éstas priserales o subserales, retrogresión significa alejamiento de la etapa sucesional más avanzada. En términos silvoagropecuarios, retrogresión puede representar progreso o retroceso. Por tal razón, en el presente trabajo en lugar de progresión y retrogresión, en el sentido ecológico, se utilizan a menudo el término alejamiento progresivo y alejamiento retrogresivo respectivamente. El primero significa progresión sucesional en un sentido ecológico, pero en etapas evolutivas posteriores al óptimo. El segundo significa retrogresión sucesional en un sentido ecológico y en sentido antropogénico significa, también, retrogresión silvoagropecuaria a partir del agrosistema de máximo desarrollo, o del más conveniente.

Las hidroseres priserales pratenses son de gran importancia en los clímaces de los bosques templados de lluvia de Chile. A orillas de lagos, ríos y vertientes se hallan frecuentemente praderas priserales de alta producción. Sin embargo, en muchas circunstancias es factible argüir que se trata de praderas clímax en equilibrio con el medio físico donde se desarrollan. Considerando el equilibrio comunitario en sentido policlimácico, es posible pensar que se trata de un medio edáfico diferente y, por consiguiente, de dos clímaces edafotópicos diferentes. En muchos casos ocurre así y se trata simplemente de praderas sucesionales en diferentes etapas evolutivas.

Las praderas de plantas perennes, constitutivas de xeroseres primarias en los clímaces de bosques templados de lluvia, son sólo de escasa importancia debido a la pequeña superficie que ellas ocupan. La pradera sucesional anual en clímax matorral es otro ejemplo de prisere pratense. Representan un área mayor que la anterior y su existencia se debe a una duración más larga de las etapas sucesionales en las cuales las plantas anuales constituyen el mayor componente entre los productores de tejido vegetal útil. Los organismos vegetales anuales endémicos del sitio respectivo se encuentran a menudo invadidos y mezclados con organismos exóticos y naturalizados, los cuales en conjunto son las especies residentes. Resulta a menudo difícil encontrar praderas anuales sucesionales pues la mayor parte de ellas representan algún tipo de clímax. El mayor desarrollo de este grupo de praderas ocurre en la zona de clima mediterráneo del centro de Chile, especialmente en la zona del Norte Chico y provincias centrales.

Dos grupos de priseres pratenses merecen ser mencionadas en este trabajo. El primero de ellos se refiere a las priseres pratenses psamoserales que manifiestan su mayor desarrollo en las dunas costeras. Otra prisere de regular importancia es la constituida por plantas anuales en clímax de pastos perennes. Estas son de escasa importancia por su superficie. Sin embargo, si se considera a la pradera anual mediterránea del centro de Chile, que está constituida por plantas anuales endémicas y naturalizadas, como una etapa sucesional de una sere que concluye en clímax de pastos perennes, este último grupo de praderas sería importante, sin embargo, debe mencionarse, que en el presente trabajo la pradera mediterránea anual ha sido considerada como un disclímax o subclímax del clímax matorral o bosque latifoliado de estatura reducida.

Los agrosistemas sucesionales son biocenosis intermedias desarrolladas después que las poblaciones que forman las etapas serales anteriores han sido eliminadas con anterioridad al establecimiento de las biocenosis silvoagropecuaria que invade y reemplaza a la bioma original; en ella puede observarse que las poblaciones características de la etapa pionera colonizan y se establecen presentando tasas de natalidad e inmigración inicialmente altas ($n + m_i$), pero ellas decrecen a medida que la interferencia intraespecífica aumenta. Luego, con posterioridad, la tasa de natalidad se reduce debido a la mayor densidad y, por consiguiente, competencia, además de la invasión de especies características de etapas serales más avanzadas, las que finalmente terminan por dominar la bioma.

Entre las priseres inducidas cobran especial importancia el control de dunas con biocenosis de *Ammophila arenaria*, que posteriormente puede ser reemplazada por bosques naturales o artificiales.

El otro grupo de biomas sucesionales está constituido por subseres no climácicas de las sucesiones secundarias. Uno de los grupos más característicos de fitocenosis pertenecientes a esta categoría se halla representado por cultivos y praderas derivadas de la alteración de la cubierta vegetal con implementos que modifican el medio edafotópico, tales como arados, rastras, rotovator, cultivadoras y otros. Este grupo ha sido denominado cultiseres prístinas o cultivos y praderas sucesionales prístinas postalteración mecánica del medio.

El grupo recién descrito se divide en dos categorías principales. Una, está representada por agrosistema que necesita adición de semillas o diséminulas para desarrollarse y la otra por aquellos sistemas cultisucesionales prístinos postalteración del edafótopo que no requieren aporte adicional de semillas. Entre los primeros se hallan las praderas temporales o anuales, tales como aquellas de avena (*Avena sativa*); trigo, maíz (*Triticum aestivum*) o cebada (*Hordeum vulgare*) establecidos para ensilaje, maíz *(Zea mayz)*, sorgo *(Sorghum vulgare)*, avena con arvejilla (Vicia atropurpurea) y los cultivos forestales.

Se encuentran, además, la mayoría de los cultivos escardados tales como tomates, zapallos, melones, sandías, repollo, coliflor, fréjoles, maíz, papa, arveja, cebolla. Los frutales corresponden también a esta categoría: nogales, durazneros, limoneros, damascos, ciruelos, manzano. Todos ellos necesitan de las condiciones prístinas de la sere secundaria para lograr mantenerse y producir rendimientos elevados. Los cultivos anuales no escardados, tales como trigo, cebada, avena, centeno, lino y otros son también pioneros y necesitan de la preparación del suelo con anterioridad a la siembra.

Las especies asociadas con cultivos no escardados de cereales pequeños se caracterizan según, Beckwith (1954), por ajustarse a algunas de las siguientes categorías:

adaptarse a ambientes abiertos y a suelos minerales, como cama de semilla,
algunas especies poseen semillas de tamaño y forma que les permite presentarse como impurezas de las semillas de los cultivos, prolongando período de latencia seminal durante el tiempo que permanecen en el suelo,
plantas con semillas livianas, de fácil dispersión por el viento, y
especies perennes, capaces de soportar las araduras anuales.

El objetivo de la preparación de suelos para el establecimiento de la biocenosis, es la generación de ambientes pioneros. Ello involucra tanto la destrucción de la biocenosis original y eliminación de la competencia como, asimismo, la remoción del suelo, incorporación de materia orgánica, mejoramiento de la estructura y aumento de la aireación.

Las especies pioneras o susceptibles de comportarse como tales deben recibir un trato especial del modelador del sistema. La mayoría de los cultivos herbáceos corresponden a esta categoría. Algunas especies forestales, entre ellas la mayoría de las cultivadas que se utilizan en la plantación de terrenos forestales, son especies pioneras. Entre ellas cabe destacar: *Pinus radiata, Eucaliptus globulus, Populus* spp. y muchas otras que se comportan como pioneras y que tendrían probablemente escaso valor como especies clímax.

La productividad neta anual de la parte aérea y subterránea de algunas especies forestales pioneras puede ser alta. En un estudio presentado por Marks y Bormann (1972) se calculó en 1.650 g/m^2 en subseres de seis años de edad. Este valor, según los autores, es superior al de las comunidades climácicas correspondientes a climas templados, cuyos montos fluctúan entre 1.200 y 1.500 g/m^2 (Westlake, 1963; Whittaker, 1966; Art y Marks, 1971).

El éxito de los cultivos desarrollados en etapas serales pioneras de las sucesiones secundarias, depende de la interrupción del proceso singenético natural que continúa a no ser que por la acción antropogénica se le detenga y se retroceda a la etapa inicial. Los cultivos se practican en ambientes pioneros, sobre suelos evolucionados que se mantienen estabilizados. El fracaso conservacionista del manejo del edáfotopo conduce a la reducción de la productividad y, eventualmente, a la destrucción del agrosistema (Figura IX-30).

Del concepto analizado en los párrafos anteriores emana la determinación de la capacidad de uso del ecotopo. Bajo ciertas condiciones macroclimáticas, no es posible desarrollar agrosistemas pioneros de las sucesiones secundarias, donde el edáfotopo es constantemente alterado, aumentándose al máximo su inestabilidad. Los ecotopos más inestables deben mantenerse en

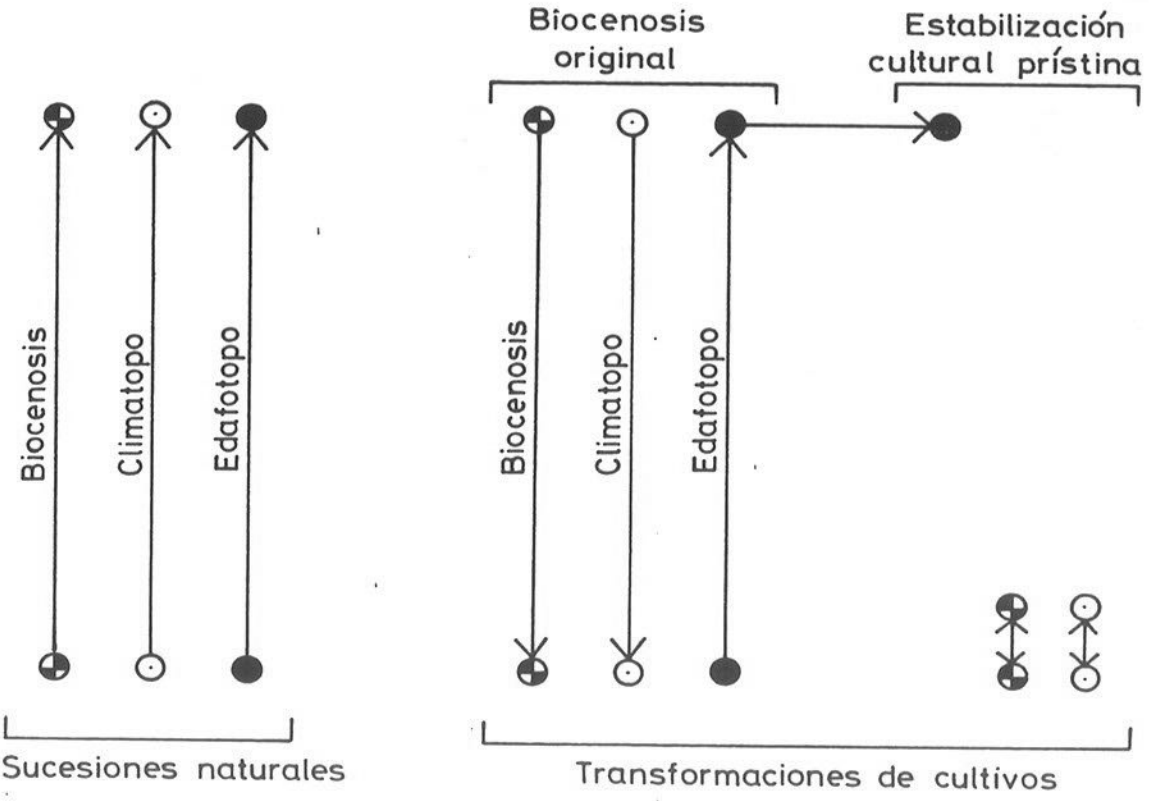


Figura IX-30. *Esquemas de la retrogradación de etapas serales avanzadas mediante la transformación antropogénica en etapas pioneras.*

etapas serales más avanzadas que son, a la vez, más estables.

Los cultivos forestales se practican también en condiciones pioneras. Los bosques artificiales de pino insigne, eucalipto y álamo corresponden a cultivos pioneros, donde poblaciones coetáneas y monoespecíficas de árboles dominan la fitocenosis por un período prolongado de tiempo; eventualmente, deben ser cosechados o bien se autodestruyen. El mantenimiento de las comunidades forestales pioneras requiere la regeneración antropogénica del medio abiótico inicial, ideal para el desarrollo y establecimiento de una nueva generación del cultivo.

Las especies sucesionales y pioneras, a pesar de estar ausentes en la etapa final o clímax, deben ser consideradas dentro de la sere. La evolución de las especies sucesionales características de la etapa pionera de la sucesión sucendaria, se ha orientado hacia su adaptación al medio alterado repetidamente por el hombre. Diferentes modelos de alteración del medio han hecho variar la presión evolutiva hasta desarrollar especies mejor adaptadas a esas condiciones.

La sola influencia del hombre sobre el ecosistema natural modifica automáticamente el ambiente general donde el sistema evoluciona. Cualquier transformación que produzca un desequilibrio entre el componente biótico origina sucesiones que tienden a modificar los componentes hasta alcanzar un nuevo clímax o equilibrio. La mapipulación ambiental puede ser analizada desde un punto de vista antropogénico y catalogarse como benéfica o detrimente, de acuerdo a sus características.

Bidwell y Hole (1965) hacen un análisis de los efectos benéficos y detrimentes de la acción antropogénica. Algunos autores tales como Simonson (1951), Kellog (1951), Whitney (1925), Jacks (1962), han indicado efectos benéficos; otros han indicado efectos perjudiciales (Jackman, 1960). En el Cuadro IX-5 se presenta un resumen de los efectos humanos sobre el suelo, considerados en torno a un patrón arbitrario de los intereses antropogénicos.

La importancia de las especies y comunidades pioneras en la recuperación de biocenosis degradadas o destruidas debe ser adecuadamente evaluada. La introducción y el mejoramiento de sistemas deteriorados sólo puede lograrse si se dispone de las especies pioneras ajustadas a los nichos disponibles. La destrucción de la biocenosis origina un aumento significativo de la tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo, de la nitrificación, de la concentración de sustancias inorgánicas disueltas en el agua, principalmente de nitrógeno nítrico, del escurrimiento superficial y de la erosión. La concentración de nutrientes y partículas en las vías de desagüe de los ríos y esteros crea problemas de eutroficación (Marks y Bormann, 1972). Las especies pioneras ocupan un nicho importante evitando que ello ocurra.

Las tierras de cultivo corresponden a sistemas que originalmente alcanzaron un desarrollo seral avanzado, frecuentemente cercano a su equilibrio o clímax. La fisionomía de la fitocenosis original pudo haber sido muy variada, correspondiendo a gradientes que van desde desiertos, estepas, praderas o bosques. En todas ellas, el suelo debió haber alcanzado etapas avanzadas de desarrollo, pues de lo contrario no corresponderían a suelos arables susceptibles de ser altamente productivos.

Algunos de los suelos incorporados a cultivos o praderas no corresponden a las características que deben tener los suelos donde se hace agricultura o se hallan en climas inadecuados debido a lo que se destruyen por erosión u otras causas. Cualquiera que sean las circunstancias en torno a la transformación de las biocenosis naturales, en la biocenosis cultivadas el ambiente debe transformarse de manera de adaptarlo al óptimo requerido para los cultivos que se hagan.

El origen de la agricultura en el Nuevo y el Viejo Mundo se organizó sobre bases diferentes. En el Viejo Mundo se desarrollaron los cereales de grano pequeño que se cultivan al voleo en camas de semillas bien preparadas y extensas. En el Nuevo Mundo evolucionaron las chacras o cultivos donde se preparaba la cama de semilla localizada en torno a la semilla. En el primer caso se destruyó la biocenosis forestal y se la transformó en un modelo pionero con suelo evolucionado pero sin vegetación ni fauna natural. En América, la situación fue a menudo diferente. No se destruyó la vegetación original pues no existía, ni tampoco existía el suelo; se debió construir el suelo y la vegetación haciéndose, en este caso, una agricultura de jardines. En ambos casos el ecotopo se mantuvo en condiciones pioneras. Los árboles frutales de clima templado también evolucionaron en el Viejo Mundo, en ambientes pioneros las horatalizas se cultivan en la misma etapa seral; las especies forestales cultivadas son en su mayoría pioneras.

Varias son las razones que hicieron que el hombre, que inventó por lo menos dos veces la agricultura, lo haya hecho usando una misma estrategia, cual es la transformación de etapas serales avanzadas en etapas pioneras. Sólo en contadas excepciones las especies y condiciones clímax tienen importancia antropogénica como modelos silvoagropecuarios altamente productivos.

La intervención del hombre sobre los recursos naturales renovables tiene frecuentemente un común denominador, cual es la degradación de etapas serales avanzadas y su transformación en una etapa pionera. La agricultura de cul-

Cuadro IX-5. *Influencia del hombre en cuatro factores de formación del suelo (Bidwell y Hole, 1965).*

Benéficos	*Perjudiciales*
Material generador	
Adición de fertilizantes minerales. Acumulación de conchas y huesos. Acumulación local de cenizas. Remoción de excesos de algunas sustancias tales como sales.	Remoción por las cosechas de mayor cantidad de nutrientes animales y vegetales que los aportados. Adición de materias en cantidades tóxicas para plantas y animales. Alteración de los constituyentes en forma de deprimir crecimiento.
Topografía	
Control de la erosión desemparejando la superficie, formando suelo y construyendo estructuras. Nivelación de suelos por acumulación de materiales. Nivelación.	Caída del suelo por drenaje de tierras húmedas y por minería. Aceleración de la erosión. Excavación.
Clima	
Adición de agua de riego. Lluvia artificial por siembra de nubes. Liberación de CO_2 por la actividad industrial con posible tendencia a elevación temperaturas del aire. Calentamiento del aire cerca del suelo. Calentamiento subsuperficial del suelo con electricidad o por calor de cañerías. Cambio del color del suelo para cambiar el albedo. Remoción de agua por drenaje. Desviación del viento.	Exposición del suelo a un exceso de insolación, congelamiento, viento y compactación. Alteración de la exposición al formar suelo. Creación de bruma. Limpieza y quema de la cubierta de materia orgánica.
Organismos	
Introducción y control de poblaciones de animales y plantas. Adición directa o indirecta de materia orgánica a través de organismos. Remoción del suelo por araduras para admitir más oxígeno. Barbechos. Remoción de organismos patógenos, por medios tales como el fuego controlado.	Remoción de plantas y animales. Reducción del contenido de materia orgánica del suelo por medio de quemas, araduras, sobreutilización por ganado, cosechas, oxidación acelerada, lixiviación. Adición o estímulo de organismos patógenos. Adición de substancias radiactivas.
Tiempo	
Rejuvenecimiento del suelo a través de la adición de material generador fresco o de la exposición del material local por erosión. Habilitación de suelos sumergidos bajo agua.	Degradación del suelo por remoción acelerada de nutrientes del suelo y cubierta vegetativa. Enterramiento del suelo bajo agua o sólidos.

tivo está basada en el mantenimiento de condiciones pioneras subseriales, lo cual significa la intervención rutinaria del hombre para evitar que el proceso natural ordenado de las sucesiones que normalmente tiene lugar, se interrumpa sucesivamente en la etapa inicial, pues los cultivos domesticados por el hombre necesitan del ambiente pionero para subsistir. La agricultura de cultivos es la lucha del hombre contra las sucesiones; en praderas y silvicultura ocasionalmente se trabaja en etapas serales más avanzadas, pero en agricultura de cultivos sólo se hace en raras ocasiones.

Las labores agrícolas de aradura, rastraje, y cultivación detienen las sucesiones y hacen que año tras año se repita la misma etapa inicial, caracterizada por su forma vital, composición taxonómica, biomasa en pie, diversidad, homostasis interna y otros parámetros. El abandono de las tierras agrícolas inicia la continuidad sucesional donde las etapas serales que continúan siguen un ordenamiento característico del medio, de acuerdo a la historia y atributos del sistema.

El tipo de cultivo, número de años, método de cultivo, prácticas de conservación y manejo del suelo, tipo de habilitación del suelo, características edáficas y climáticas, el fuego y otros factores son importantes en la predicción de la velocidad y causas de la sucesión. Beckwith (1954) hizo un estudio detallado al respecto, considerando tres condiciones iniciales: cultivos forrajeros destinados a la producción de heno, cultivos de cereales pequeños no escardados y cultivos escardados. Los resultados del estudio indican que las tierras utilizadas por cultivos escardados anuales se mantienen permanentemente con suelo desnudo, desprovisto de malezas, debido a las constantes labores de remoción del suelo para evitar el establecimiento de malezas. Los años que siguen al abandono del terreno se caracterizan por la rápida invasión de especies anuales y bianuales, debido a la abundancia de semillas latentes y a la invasión de otras. En las etapas siguientes, al aumentar la competencia de las especies perennes ya mejor establecidas, las especies anuales y bianuales disminuyen abruptamente su importancia relativa y el número de especies se hace menor (Figura IX-31).

Algunas gramíneas perennes siguen a las anuales durante períodos que se prolongan hasta 10 años. Otras especies perennes que requieren condiciones más mésicas invaden, en las etapas que siguen, a las especies herbáceas anuales y perennes; los árboles y arbustos invaden posteriormente. En la última etapa, a los treinta años, invaden los árboles intolerantes.

Los cultivos de granos pequeños no escardados, contrastan con los escardados, pues debido a la falta de cultivación muchas especies anuales y perennes logran establecerse. La densidad de plantas, en las primeras etapas postcultivo, es mayor que en las siguientes a los cultivos escardados. El mayor número de ejemplares de especies anuales y bianuales ocurre en el último año del cultivo; siendo la tendencia general de la sucesión igual a la de los cultivos escardados. El número de especies herbáceas perennes es inferior a la sere que se inicia con el cultivo escardado, pero la tendencia general es similar. Existen además algunas diferencias en la edad seral al momento de iniciarse las etapas de arbustos y la edad al concluir la de hierbas perennes; las dos, sin embargo, presentan ciertas similitudes.

En comunidades vegetales de praderas mezcladas con especies leñosas la tendencia general es hacia el incremento de las leñosas (Biswell, 1954). Las seres que se inician en praderas de corte difieren de las dos anteriores. Al momento de abandonarse la pradera, la superficie y el subsuelo se encuentra ocupado por diversas poblaciones, corrientemente de especies herbáceas perennes. Sólo las especies que toleran la siega o que tienen un margen de tolerancia plástica amplio pueden permanecer en la fitocenosis original. Las especies leñosas y algunas herbáceas perennes no palatables desaparecen o se minimizan durante el período de manejo y utilización pratense. El abandono de la fitocenosis y la discontinuidad de la elaboración de heno, origina condiciones favorables para su crecimiento.

Las especies anuales y bianuales desaparecen después del abandono de la pradera, para luego de algunos años volver a aumentar, pero nunca a los niveles alcanzados por este grupo de plantas en las etapas postcultivo. La reducida diversidad de especies perennes herbáceas en la etapa pratense original se incrementa en las etapas siguientes y alcanza valores mayores que en cualquiera de las otras seres. Las anormalidades que se presentan en la tendencia sucesional postpratense se deben en un alto grado a las características del manejo pratense, con anterioridad al abandono de la pradera. La siega reduce a las especies anuales y bianuales al cortar los órganos y los frutos antes de su maduración. La competencia de las perennes contribuye a la reducción de las de más corta vida. La reducción en densidad, al aumentar la senilidad de los componentes originales de la pradera, desocupa territorios que posteriormente son ocupados por otras hierbas perennes con un alto grado de diversidad. El retraso de esta invasión se debe principalmente a la demora en la ocupación del territorio (Beckwith, 1954).

Las praderas bianuales y las de rotación corta, que duran más de un año y menos de cuatro, por el hecho de estar constituidas principalmente por especies prístinas, pioneras de las sucesio-

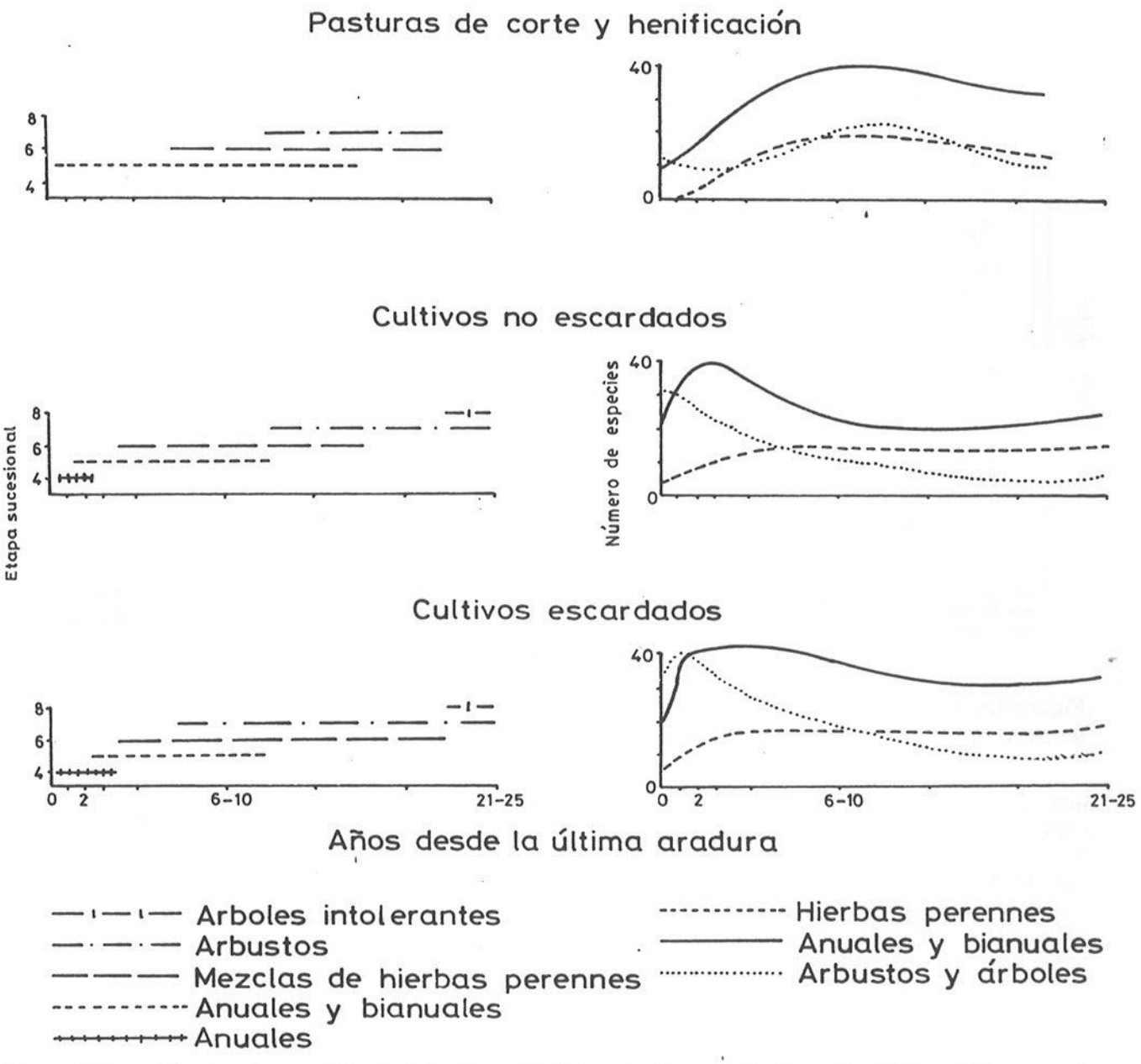


Figura IX-31. *Tendencia sucesional en la diversidad de especies y en la duración de las etapas sucesionales posteriores de campos agrícolas y pratenses abandonados (Beckwith*, 1954).

nes secundarias, requieren ser mantenidas en las etapas sucesionales iniciales. Así se tiene que tales praderas deben ser destruidas periódicamente con implementos mecánicos y reemplazadas por otras de la misma naturaleza, pero más jóvenes. El objetivo principal de esta práctica es mantener el carácter pionero de los componentes botánicos de la pradera.

La Figura IX-32 presenta un esquema de la variación de la densidad de las plantas útiles en cultiseres prístinas con aporte adicional de diséminulas y sin reproducción vegetativa posterior a la población aportada. En ella se observa que al establecer la fitocenosis, la tasa de natalidad más de la de inmigración es muy alta durante un período relativamente corto, el cual coincide con la germinación de gran número de semillas y la emergencia de las plántulas. Luego esta línea desciende bruscamente, lo cual coincide con el agotamiento de las semillas potencialmente en condiciones de germinar, pues la reserva de ellas en el suelo es muy baja y el almacenamiento de semillas duras, es mucho menor.

Simultáneamente con la curva de incrementos está la curva de reducción de la población debido a mortalidad y emigración. Dada la naturaleza de las especies domesticadas se presume

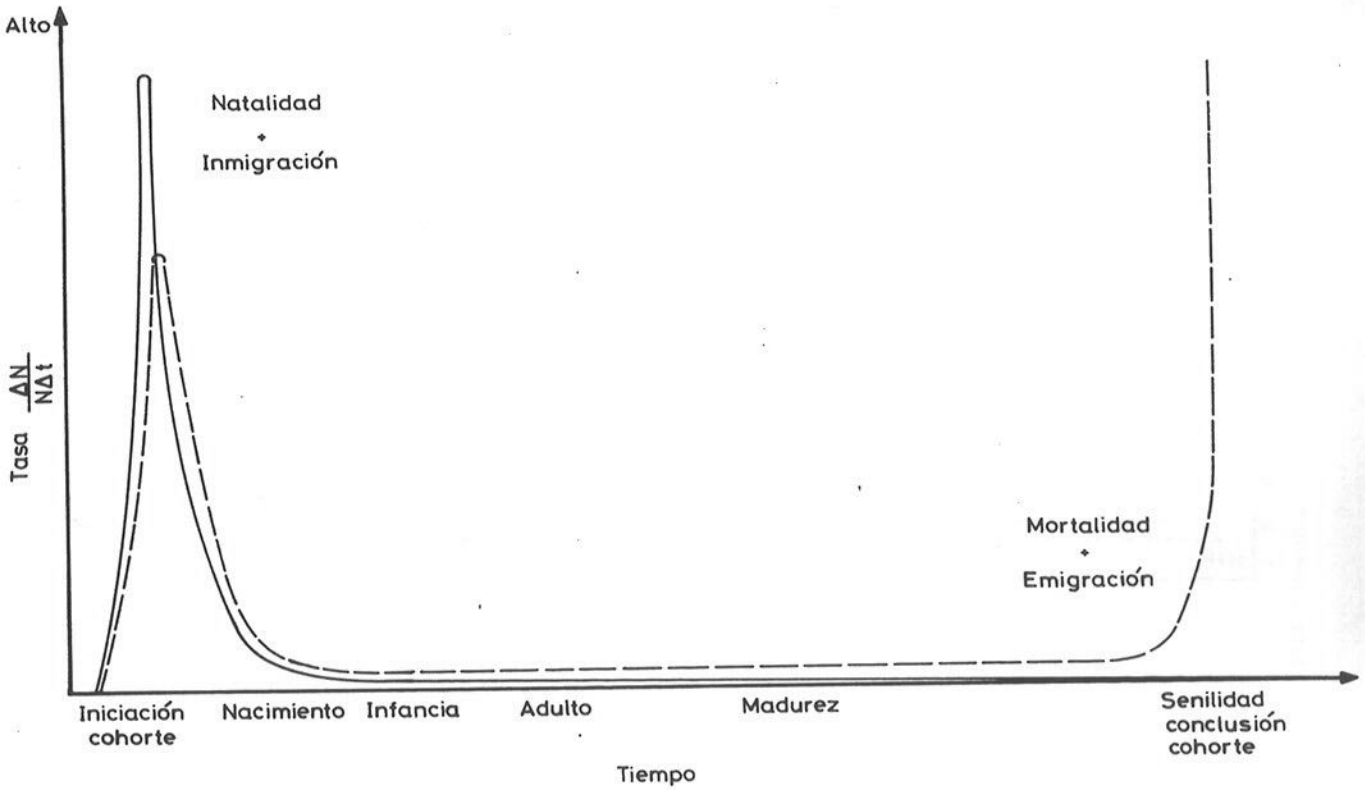


Figura IX-32. *Esquema hipotético de la tasa de variación de la densidad en agrosistemas cultisucesionales pioneras con aporte adicional de diséminulas y sin reproducción vegetativa.*

que la tasa de emigración es muy baja, cercana a cero, y la de mortalidad plantular en el período de establecimiento es muy alta. Luego de establecida la población, la tasa de mortalidad disminuye a un mínimo mientras dura el período de longevidad fisiológica de los organismos que componen la fitocenosis. Cuando la longevidad de los organismos llega a un límite y aparecen organismos fisiológicamente seniles, la tasa de mortalidad de la población aumenta normalmente al cabo de lo cual la fitocenosis termina por desaparecer.

Un ejemplo que se ajusta dentro de los límites descritos para las praderas de este grupo es el trébol rosado *Trifolium pratense*. Se trata de una planta bianual que presenta muy mala resiembra natural. Al cabo de uno y medio a dos años, la mortalidad de individuos adultos aumenta notablemente. La competencia interespecífica originada por *Trifolium* disminuye debido al debilitamiento fisiológico de los individuos que la componen, como asimismo la reducción de la densidad; en esta forma, las plantas invasoras ocupan los espacios desocupados por los organismos pratenses útiles. El reemplazo ocurre en forma brusca al término del período de longevidad fisiológica de los individuos que componen la comunidad natural.

La forma de mantener el carácter pionero de una comunidad compuesta principalmente por individuos pioneros, que no se reproducen en forma natural, es mantener los factores físicos y bióticos del ecosistema en una magnitud biológica similar a la de las comunidades pioneras. Esto se logra con alteración mecánica del medio, ocasionada al término del lapso fisiológico de la vida de los individuos que la forma. Además, por tratarse de especies que manifiestan una tasa muy baja de natalidad y de migración, la fitocenosis pionera requiere para su regeneración del aporte adicional de semillas o diséminulas.

La variación de la densidad poblacional de plantas útiles en fitocenosis cultiserales prístinas, que presentan reproducción vegetativa con posterioridad al establecimiento de las plántulas aparece esquemáticamente representada en la Figura IX-33. En ella se resumen las causas de los aumentos debido a natalidad y las etapas características de la mortalidad ecológica y fisiológica.

Otras especies ampliamente cultivadas, tales como alfalfa *(Medicago sativa)* y ballica anual *(Lolium rigidum)*, corresponden también a este grupo. La mayor diferencia es, sin embargo, que el lapso de vida de los individuos de alfalfa en su medio ecológico natural es generalmente mayor, de tres a cuatro años. Al término de este período, la densidad de los individuos pratenses comienza a disminuir debido al incremen-

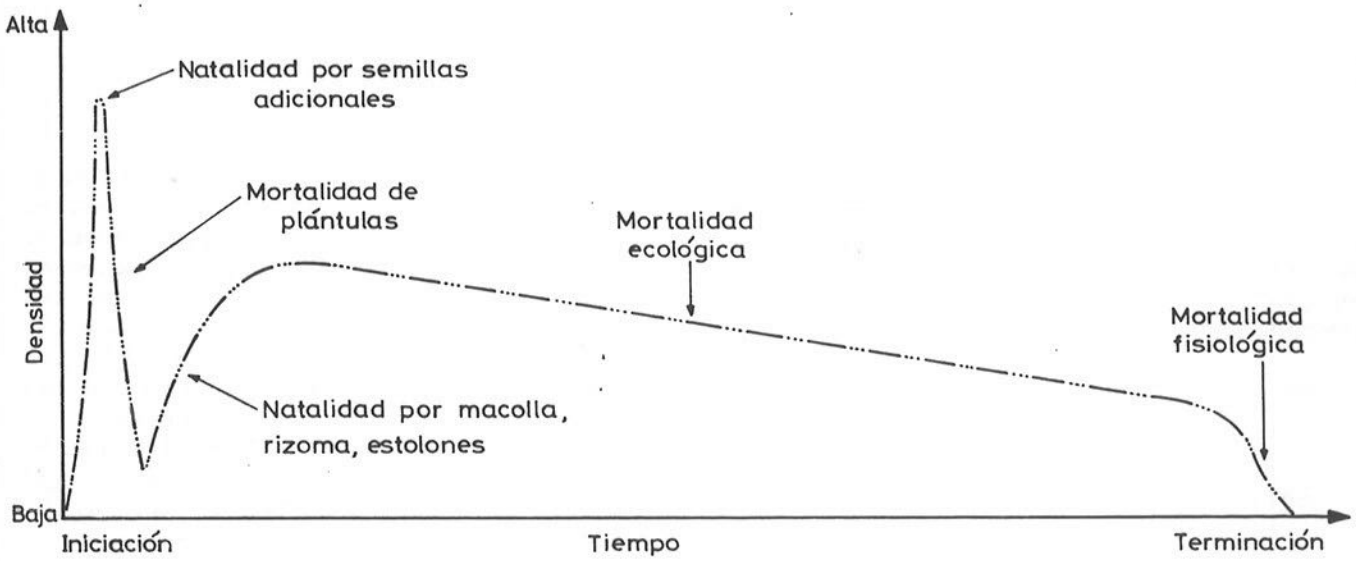


Figura IX-33. *Esquema hipotético de la variación de la densidad poblacional de plantas en la cultisucesión pionera, con aporte adicional de diséminulas y con reproducción vegetativa postestablecimiento*

to de la mortalidad y una natalidad muy baja, nula o casi nula.

Mortalidad, en términos cuantitativos, corresponde a una sustracción en la densidad poblacional de la cohorte. La sobrevivencia es la resultante de la sustracción de la cohorte original, de aquellos organismos desaparecidos. La mortalidad infantil o juvenil reduce considerablemente la cohorte en la etapa inicial; luego le sigue un período de estabilidad poblacional que se prolonga durante el lapso en que la tasa de mortalidad se mantiene baja. Finalmente, la sobrevivencia se reduce al mínimo al aumentar la tasa de mortalidad, debido a los efectos de la senilidad, hasta que la cohorte desaparece (Figura IX-34).

Puede ocurrir, sin embargo, que por razones ecofisiológicas, la longevidad fisiológica de los individuos que constituyen el principal elemento botánico de la pradera sea mayor. Tal es el caso que ocurre en el curso superior de los valles transversales del desierto de Atacama donde se encuentran algunos alfalfares de 40 o más años de edad; en este caso se trata también de cultisucesiones pionera. La única diferencia es de magnitud, pues el largo de vida de las plantas es mayor, por lo tanto, la tasa de mortalidad es menor y, además la tasa de natalidad es, también, algo mayor. La competencia ejercida por organismos vegetales invasores es menor, debido a la existencia de una flora potencial de especies malezas residentes, más pobre. Además, la presencia y acción de fitoparásitos causantes de muerte prematura de plantas, tales como nematodos del tallo y de la raíz es menor, pues el aislamiento y las condiciones ambientales son menos

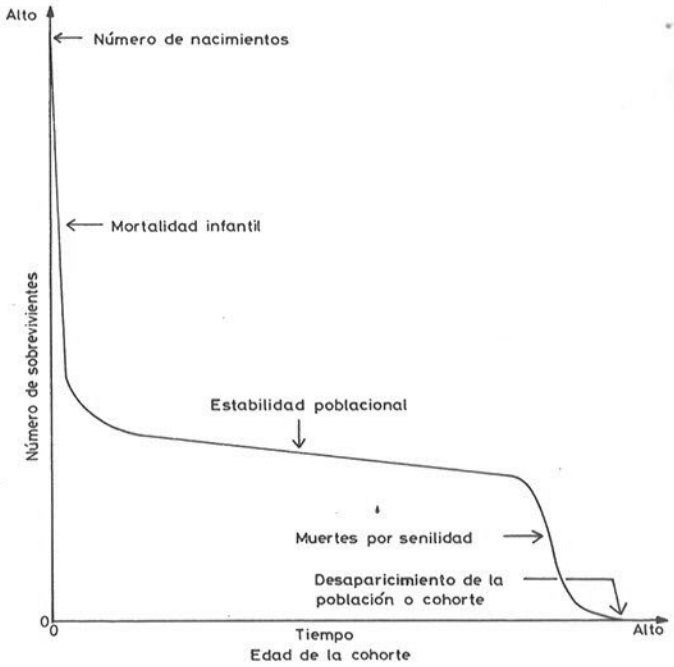


Figura IX-34. *Relación entre la edad de la cohorte y número de sobrevivientes.*

favorables. En otros casos se produce una prolongación fisiológica de la longevidad de los individuos que componen la pradera debido a sus reacciones internas al corte. Tal es el caso de *Trifolium repens* (Trébol blanco) que bajo la influencia del pacimiento presenta tasas de mortalidad más bajas.

La tasa de mortalidad de la población en función de la edad de los organismos es variable dentro de márgenes extremos, siendo inicialmen-

te alta, debido a la mortalidad infantil. Luego, disminuye al traspasar las edades iniciales donde los organismos demuestran menor capacidad de sobrevivencia. Durante la edad madura las tasas de mortalidad se mantienen también bajas. En las etapas vitales más avanzadas, al entrar en la edad senil, las tasas de mortalidad comienzan a aumentar, en proporción cada vez mayor, hasta que la cohorte termina por desaparecer. La mayor proporción de la mortalidad poblacional se concentra en la etapa senil (Figura IX-35).

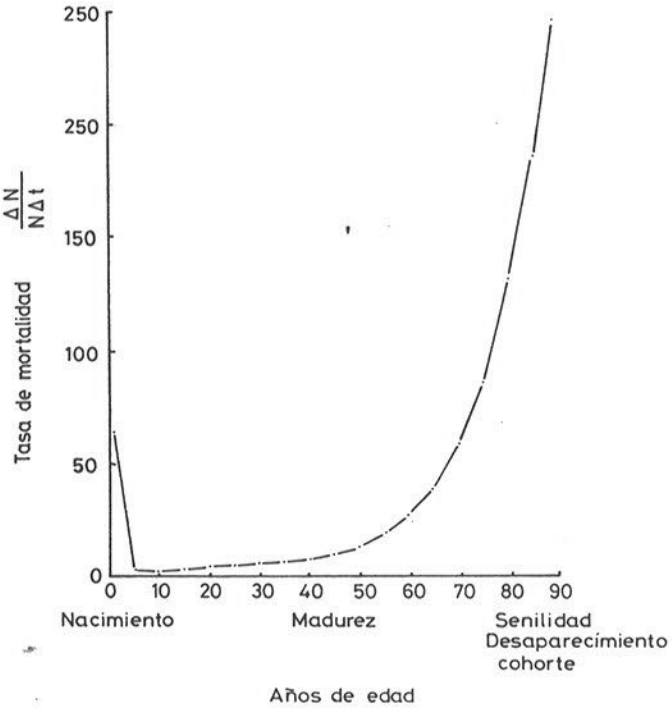


Figura IX-35. *Curva de la tasa de mortalidad de una población humana en función de la edad de los individuos o de la cohorte (Allee* et al., 1949).

El mayor desarrollo de las fitocenosis pratenses y forestales cultivadas ha sido principalmente dentro de las comunidades sucesionales no clímax. Es natural que así haya ocurrido pues se trata, generalmente, de plantas de corta vida, altos rendimientos y capacidad competitiva interespecífica muy alta. Por lo tanto, el mejoramiento genético ha sido más rápido y eficiente.

Cualquier tipo de progresión sucesional que ocurra en este tipo de agrosistemas, a pesar de representar un mejoramiento de la condición ecológica para la fitocenosis significa un deterioro, pues ocasiona un alejamiento progresivo y una disminución de la tasa de natalidad de las especies deseables, unido a un incremento de su mortalidad. La única forma de mantener este tipo de sistemas es mediante la aradura periódica de los principales componentes botánicos de la bioma.

Otro grupo importante de agrosistemas como se mencionó anteriormente, se halla constituido por los mismos sistemas cultisucesionales pioneros postalteración mecánica del medio edáfico pero, en este caso, sin aporte adicional de semilla o diséminulas. Estos son generalmente fitocenosis de matorral, bosque o cualquier otra que ocurra después de barbechos, que, por una u otra razón han sido abandonados sin sembrarse, o bien, después de cultivos tales como cereales pequeños, maíz, legumbres, remolacha y hortalizas. Después de la cosecha del cultivo, la tierra es abandonada y no se recurre a la adición de semillas o diséminulas de especies forrajeras, a plantaciones forestales o a cultivos. Estas son fitocenosis de malezas, las cuales presentan generalmente gran variabilidad en su composición botánica de acuerdo al sitio y uso previo del área. Generalmente la proporción y el volumen total de tejido vegetal útil producido es escaso (Figura IX-36). Mejores resultados se obtiene, generalmente con aporte adicional de semillas.

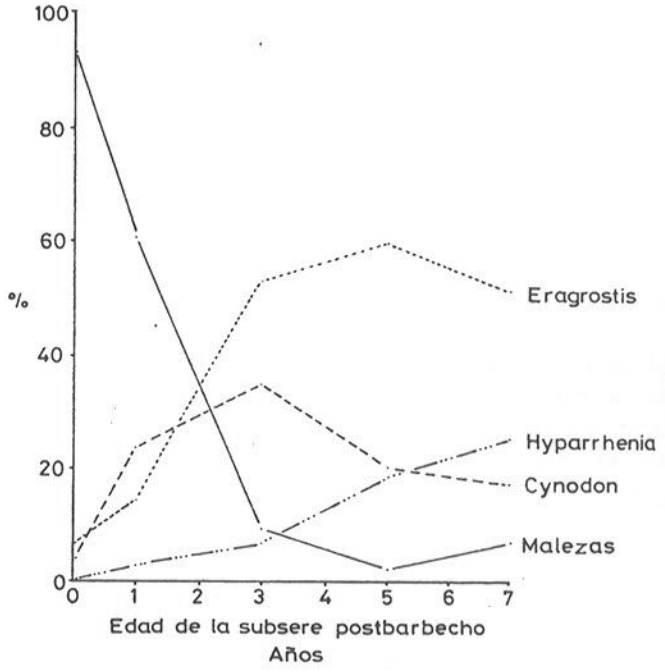


Figura IX-36. *Cambios en la composición botánica después del barbecho en Sudáfrica, según Davison (Roax,* 1969).

En todos aquellos sitios donde el clímax está constituido por organismos fisionómicamente diferentes a los productores de tejido útil, el alejamiento progresivo hacia el clímax de la etapa sucesional pionera, aun en aquellas fitocenosis donde no se ha aplicado una adición de semillas o diséminulas, ocasiona un deterioro de la comunidad.

Los factores que influyen las sucesiones en fitocenosis pratenses manejadas antropogé-

nicamente, se pueden agrupar de acuerdo a Liiv (1970) en tres categorías. En la primera considera la composición botánica inicial de la pradera, especialmente de aquellas especies adaptadas a un altó nivel de fertilidad. El segundo factor importante es el nivel de fertilidad edafotópica y la tasa de recirculación biogeoquímica. Por último, los demás factores ambientales que se encuentran a niveles máximos o mínimos limitando el desarrollo sucesional de la biocenosis. El nivel de equilibrio en la etapa disclímax está regulado por lo favorable que sean las condiciones para mantener la biomasa y la productividad (Cuadro IX-6).

Cuadro IX-6. *Modificaciones en la composición botánica de la pradera expresado en porcentaje de cambio de peso en una vega natural dominada por* Melampyrum nemosorum *y* Schorzonera humilis, *bajo condiciones de fertilización intensiva (Liiv, 1970).*

Tratamiento de fertilizantes	*Gramíneas*	*Estoquillos y junquillo (Cipráceas y Juncáceas)*	*Leguminosas*	*Hierbas*
Sin fertilizantes	44,7	16,2	1,8	37,2
N_0 P_{60} K_{60}	21,0	4,0	45,7	29,3
N_{60} P_{60} K_{60}	37,4	4,1	18,2	30,3
N_{120} P_{60} K_{60}	54,2	2,4	10,2	33,2
N_{240} P_{60} K_{60}	77,9	2,1	4,6	15,4
N_{340} P_{60} K_{60}	96,1	1,4	0,0	2,5
N_{480} P_{60} K_{60}	99,1	0,0	0,0	0,9

La aplicación de nitrógeno y fósforo a la pradera mediterránea de California utilizada y no utilizada por ovinos, fue el agente causal que estimulara sucesiones postfertilización. Además de la composición botánica, la fertilización estimuló también en la productividad y en la cubierta (Jones y Evans, 1960).

Pirosucesiones o praderas sucesionales píricas son importantes en zonas de bosques, mata y matorral, donde el fuego haya destruido la cubierta natural. La producción de tejido vegetal útil es, a menudo, superior cuando las plantas leñosas no útiles han sido eliminadas. La pradera que bajo estas condiciones se desarrolla es generalmente más productiva, aun bajo circunstancias donde no se ha hecho un aporte adicional de semillas.

El fuego como elemento inductor de sucesiones suele usarse también en forma exitosa en praderas clímax de pastos perennes. El fuego o roce se repite a menudo, periódicamente, en pastizales en lapsos cortos de tiempo con el objetivo de incrementar la producción de tejido vegetal útil eliminando el tejido decrépito o lignificado. Así se modifica la proporción de organismos útiles, aumentando la densidad de los más deseables y disminuyendo la densidad de los poco deseables. Fuera de ello, la proporción de tejido utilizable debida a los organismos útiles también se incrementa y en esta forma, la productividad de forraje de la pradera aumenta. Quemas periódicas en zonas de bosques y matorral son también frecuentes, y en muchos casos recomendables, siendo a menudo una de las formas más económicas y simples de aumentar la productividad de la fitocenosis, especialmente en aquellos sitios donde la capacidad de uso de la tierra corresponde a comunidades en etapas pioneras. En praderas pirosucesionales el máximo desarrollo de la capacidad productiva de las sinusias herbáceas se logra a intervalos muy cortos después de la iniciación de la sucesión progresiva, sea éste en sitios con clímax bosque o matorral y a menudo incluso en clímax pradera de plantas perennes.

La inducción de sucesiones secundarias en áreas naturales, previamente alteradas por agentes antropogénicos, significa generalmente avance fitocenósico. Caminos abandonados, cortes de terreno y otros movimientos de tierra se manifiestan originalmente descubiertos de vegetación (Wells, 1961). El cese de la acción humana significa un lento acercamiento sucesional progresivo hacia la pradera, el matorral o el bosque y, por consiguiente, un aumento en la productividad. Ocasionalmente, luego que la etapa sucesional óptima ha sido lograda ocurre posteriormente un alejamiento progresivo hacia el clímax. Esto significa, en muchos casos, el desa-

rrollo de una cubierta vegetal más favorable desde el punto de vista de conservación del suelo, en especial respecto a cortes del terreno u otras áreas susceptibles de erosión, que son sucesivamente ocupadas por matorral y bosque.

La remoción de vegetación arbórea o arbustiva por medios mecánicos, sin la adición de otros recursos bióticos, significa también inducción de sucesiones vegetales. Algunas de las etapas sucesionales intermedias suelen representar formas fisionómicas características de praderas, matorral o bosque cuyo tejido vegetal producido es, a menudo, utilizado directa o indirectamente por el hombre.

Las fitocenosis postdisclímax son aquellas en las cuales se manifiestan sucesiones, pero éstas son inducidas por el cese de factores limitantes temporales que han dejado de actuar, los cuales previamente han mantenido un disclímax por un período prolongado de tiempo.

Finalmente, puede mencionarse entre las subseres a las fitocenosis postdisclímax fertilizante o fertiseres. Son aquellas etapas serales retrogresivas que se manifiestan en biocenosis postclímax que han sido mantenidas en dicho estado debido a la adición periódica de elementos fertilizantes aportados desde fuera del ecosistema. Cuando la adición de fertilizantes se interrumpe, se produce una retrogresión hacia el clímax natural, o bien, hacia el otro disclímax. Algunas prácticas frecuentes de manejo de fitocenosis están orientadas hacia el desarrollo de comunidades sucesionales intermedias, de transición desde el disclímax al clímax u otras formas de disclímax.

Los agrosistemas sucesionales son, en sí mismo, de una naturaleza tal que por muy bien que se les maneje deben finalmente autodestruirse. La razón de ello es que por no estar en equilibrio se hallan constantemente produciendo modificaciones en su balance hídrico, energético y ciclos biogeoquímicos. Además aunque sean bien manejadas, las tasas de cambio de las diversas poblaciones son distintas de cero, y por lo tanto no se regeneran a sí mismas. El avance sucesional significa, en este caso, empeoramiento de la condición biocenósica.

Roax y Warren (1963) compararon las sucesiones postcultivo en campos abandonados de Sudáfrica y Oklahoma. Las características fundamentales de las etapas sucesionales descritas son análogas en los dos lugares, pero otras resultan diferentes. Una de las diferencias principales es que en Oklahoma la etapa que sigue a las pioneras ruderales es de gramíneas anuales, en tanto que en Sudáfrica la segunda etapa es de gramíneas perennes, exigentes en un alto contenido de nitrógeno. La diferencia ecotópica en ambas localidades es que en Norteamérica, además de destruirse la biocenosis natural al incorporar los terrenos a cultivos, se produjo simultáneamente una destrucción edáfica, debido a erosión superficial que retiró nutrientes minerales. En Sudáfrica, en cambio, las tierras abandonadas no sufren de ese problema de erosión, razón por la cual las gramíneas perennes, que son más exigentes de nutrientes, pueden establecerse.

Los resultados de Hironaka y Tisdale (1963) indicaron que los terrenos abandonados de cultivos, luego de su invasión por anuales, son invadidos por gramíneas perennes. Tanto la especie anual a que se hace referencia. *Bromus tectorum* como la perenne *Sitanium histrix* son sobresalientes en su capacidad de producir semillas y multiplicarse. Este ejemplo, según los mismos autores, constituye el primer caso en el que se registra una conversión natural de una fitocenosis de anuales a otra de gramíneas perennes en la región intermontana de Idaho. En los estudios que se han hecho para establecer gramíneas perennes en stands de anuales se ha fracasado, a no ser que las especies anuales residentes se hayan controlado artificialmente.

Las sucesiones naturales postcultivos en Oklahoma se caracterizan por presentar cuatro etapas fundamentales. La primera etapa se caracteriza por la dominancia de malezas y otras plantas ruderales que se mantienen durante 2 a 3 años; la segunda etapa es la gramíneas anuales que se prolonga por 9 a 13 años. En la tercera etapa, las gramíneas perennes macolladoras predominan durante todo el período, que dura por lo menos 30 años. La última etapa es la de pradera, cuya especie dominante es *Panicum virgatum* (Booth, 1941).

La exclusión del ganado de áreas pastoreadas normalmente, es de por sí un agente causal de sucesiones de mucha importancia en regiones ganaderas. Costello y Turner (1941) estudiaron algunos de estos cambios y llegaron a la conclusión que la diferencia más evidente entre las áreas pastoreadas y rezagadas, es la densidad vegetacional. El pastoreo continuado induce a sucesiones que tienden a una reducción de la cubierta vegetal; además ocurren cambios importantes en la composición botánica.

En las praderas no utilizadas existe un mayor número de especies de gramíneas y hierbas que las pastoreadas, lo cual se debe a que las especies arbustivas de la zona no son utilizadas por el ganado o son menos intensamente utilizadas. La remoción del ganado, en forma directa, sólo afecta levemente a las especies que no se utilizan.

McKell *et al.* (1965) estudiaron los cambios vegetacionales que siguen a la transformación del matorral en pradera. Los cambios en la composición bótanica de la pradera resembrada fueron estudiados por un lapso de nueve años en la co-

muna de San Diego, California (Figura IX-37). Algunas de las gramíneas resembradas, tales como *Phalaris tuberosa y Oryzopsis milicea,* aumentaron en el lapso del estudio. En algunas localidades, otras especies también aumentaron con el avance sucesional. Varias de las especies que tuvieron un buen comportamiento como pioneras desaparecieron al término del período o alcanzaron valores de importancia insignificante. Entre las especies anuales debe destacarse a *Lolium multiflorum* que disminuyó abruptamente, en contraposición de *Bromus mollis* que demostró un marcado aumento.

Las especies residentes del lugar, mostraron una marcada tendencia a aumentar en las etapas sucesionales más avanzadas, donde el aumento de las residentes se hizo a expensas de la resembradas. Las variaciones anuales de las precipitaciones es uno de los mecanismos de mayor incidencia en el retroceso de las especies exóticas, especialmente de las perennes y del avance de las residentes. En los años desfavorables, las perennes sufren intensamente, mientras que en los años favorables su recuperación es más lenta que las residentes, siendo en esta forma gradualmente desplazadas.

Los sistemas en equilibrio, al contrario de los sucesionales que se encuentran sometidos a un régimen de buen manejo, no deben ser resembrados ni regenerados puesto que por su naturaleza no producen cambios que conduzcan finalmente a una nueva etapa sucesional. Se dividen en dos grupos principales: el primero de ellos se refiere al de equilibrio natural o clímax. El equilibrio silvoagropecuario de este grupo de sistemas significa que los factores físicos y biológicos son de tal magnitud biológica que mantienen indefinidamente a la bioma en un mismo estado. El segundo grupo representa a los biomas disclímax, o en equilibrio inducido artificialmente por mecanismos directa o indirectamente antropogénicos.

La productividad máxima del sistema, tanto en relación a su potencial biológico como a las implicaciones económicas que de ella derivan, pueden ser mayores a medida que se logre un acercamiento climácico. Sin embargo, en forma práctica, a menudo no es posible mantener el clímax natural por cuanto en un manejo antropogénico es necesario modificarlo de manera que directa o indirectamente se altere el ecosistema natural.

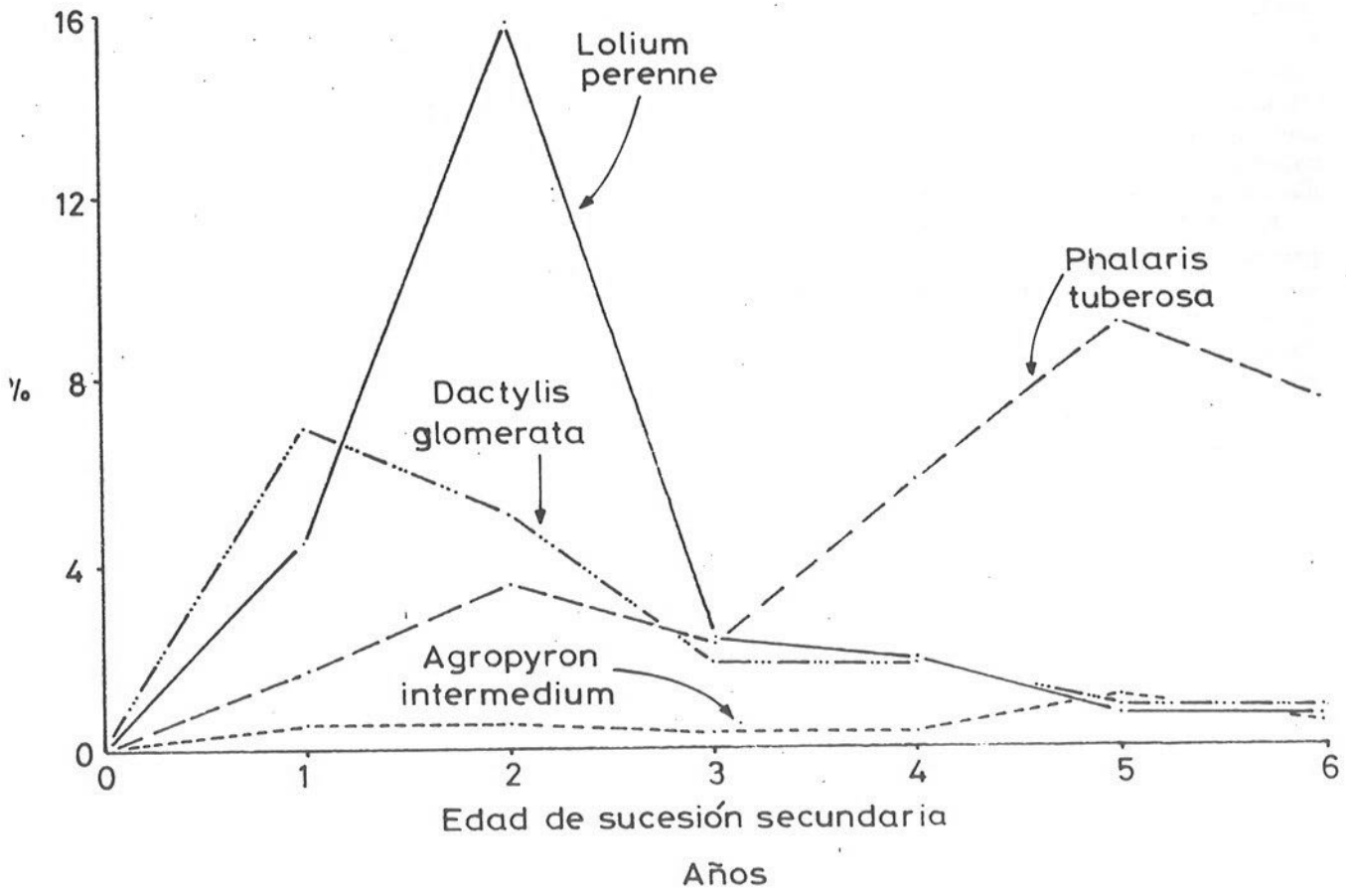


Figura IX-37. *Cambios sucesionales en la composición botánica de la pradera resembrada en terrenos desmontados de matorral: Relación entre edad de la sucesión secundaria y porcentaje de cubierta de la especie (McKell,* et al., 1965*).*

Los pastizales pioneros resembrados con especies características de las etapas iniciales de la subsere, como son los principales cultivos forrajeros, presentan una curva característica de productividad, según los resultados presentados por Voisin (1967), McKell (1965), Gastó, Caviedes y Contreras (1976) y muchos otros. Hipotéticamente la función es del tipo presentado en la Figura IX-38. En ella se indica que en el primer segmento de la curva la productividad es elevada ya que se trata de especies de alto crecimiento en suelos arados, libres de competencia y con altas disponibilidades de nutrientes. En los años que siguen, estas especies comienzan a perder vitalidad a medida que liberan una parte de sus territorios ocupados, los cuales no son ocupados de inmediato debido a la ausencia, escasez o inhabilidad de las especies clímax de ocuparlos. Este lapso, donde la productividad es elevada ya que se trata de especies de alto crecimiento en suelos arados, libres de competencia y con altas disponibilidades de nutrientes. En los años que siguen, estas especies comienzan a perder vitalidad a medida que liberan una parte de sus territorios ocupados, los cuales no son ocupados de inmediato debido a la ausencia, escasez o inhabilidad de las especies clímax de ocuparlos. Este lapso, donde la productividad es mínima recibe el nombre de hungerjahre o años de miseria. Dado el tiempo necesario, que puede fluctuar entre unos pocos a muchos años, las especies clímax comienzan a invadir los territorios hasta que la capacidad sustentadora concluye por coparse, cuando se logra un equilibrio con el medio en la etapa final de disclímax (Cuadro IX-7).

En el gráfico inferior de la misma figura se presenta la situación opuesta, en fitocenosis abandonadas luego de cultivos sucesivos. Bajo tales circunstancias se interrumpe la sucesión en etapas inferiores, donde la productividad es aún baja. Cuando se interrumpen los cultivos, la sucesión continúa hasta que, finalmente, alcanza su equilibrio disclimácico en L.

Cualquiera que sea el origen del pastizal, el resultado final es el mismo. El tiempo requerido para alcanzar el equilibrio varía de acuerdo a las circunstancias y al uso que se le haya dado al sistema, pero la tendencia general no varía. Muchos de los estudios de pastizales resembradas se evalúan sólo hasta el segundo o tercer año, lo cual corrientemente corresponde a los años de máxima productividad y se les compara con pastizales naturales deteriorados por el cultivo o por la sobreutilización. Cualquier comparación, para que sea válida, debe considerarse en una perspectiva en el tiempo pues no es válido comparar pastizales pioneros óptimos con praderas disclímax deterioradas.

Las especies animales naturales que constituyen el mayor cauce de consumo de la fitocenosis en ecosistemas de pastizal, son corrientemente reemplazadas por otras especies domesticadas que transforman el tejido vegetal en compuestos orgánicos de mayor utilidad para el consumidor, en este caso el hombre. Así, los diversos organismos herbívoros que en forma natural utilizan la biomasa producida por la bioma son reemplazados por ganado. Los mamíferos herbívoros superiores salvajes, como asimismo otros grupos de herbívoros tales como aves, insectos, ácaros, nematodos, etc., son a veces los más eficaces transformadores de energía. Sin embargo, a menudo, es conveniente reemplazarlos por animales domésticos por cuando la cosecha posterior de los consumidores primarios se simplifica y, al mismo tiempo, los rendimientos de productos consumibles por el hombre también aumentan. El tamaño de los campos disminuye, el pisoteo, las aguadas, la carga animal y otros cambios menores se modifican y son los causantes de los cambios resultantes de la transformación de la pradera clímax en disclímax.

El concepto de condición ha sido tradicionalmente aplicado a la comparación de biomas en etapa clímax con la etapa real. La definición tradicional del concepto así lo indica, ya que ha sido definido como el porcentaje de plantas clímax (Dyksterhuis, 1949). Esta definición supone, entonces que lo mejor debe ser la etapa en equilibrio o clímax, lo cual como se ha señalado en los párrafos anteriores no es necesariamente una realidad, puesto que algunas etapas sucesionales diferentes al clímax pueden producir mayor biomasa neta de tejido útil, se trate de biomas en estado sucesional o en equilibrio.

Cuadro IX-7. *Productividad de un pastizal resembrado y de otro permanente durante varios años en Gran Bretaña, donde se presentan los años de miseria y la productividad media (Voisin, 1967).*

Año	*Pradera permanente (no arada)*	*Pastura resembrada (arada)*
1943	39,1	30,3
1944	45,3	66,3
1945	55,0	51,4
1946	58,9	32,2
1947	54,2	43,7
1948	47,7	54,6
1949	59,6	45,1
1950	28,6	20,4
1951	41,6	39,1
media	47,8	42,6

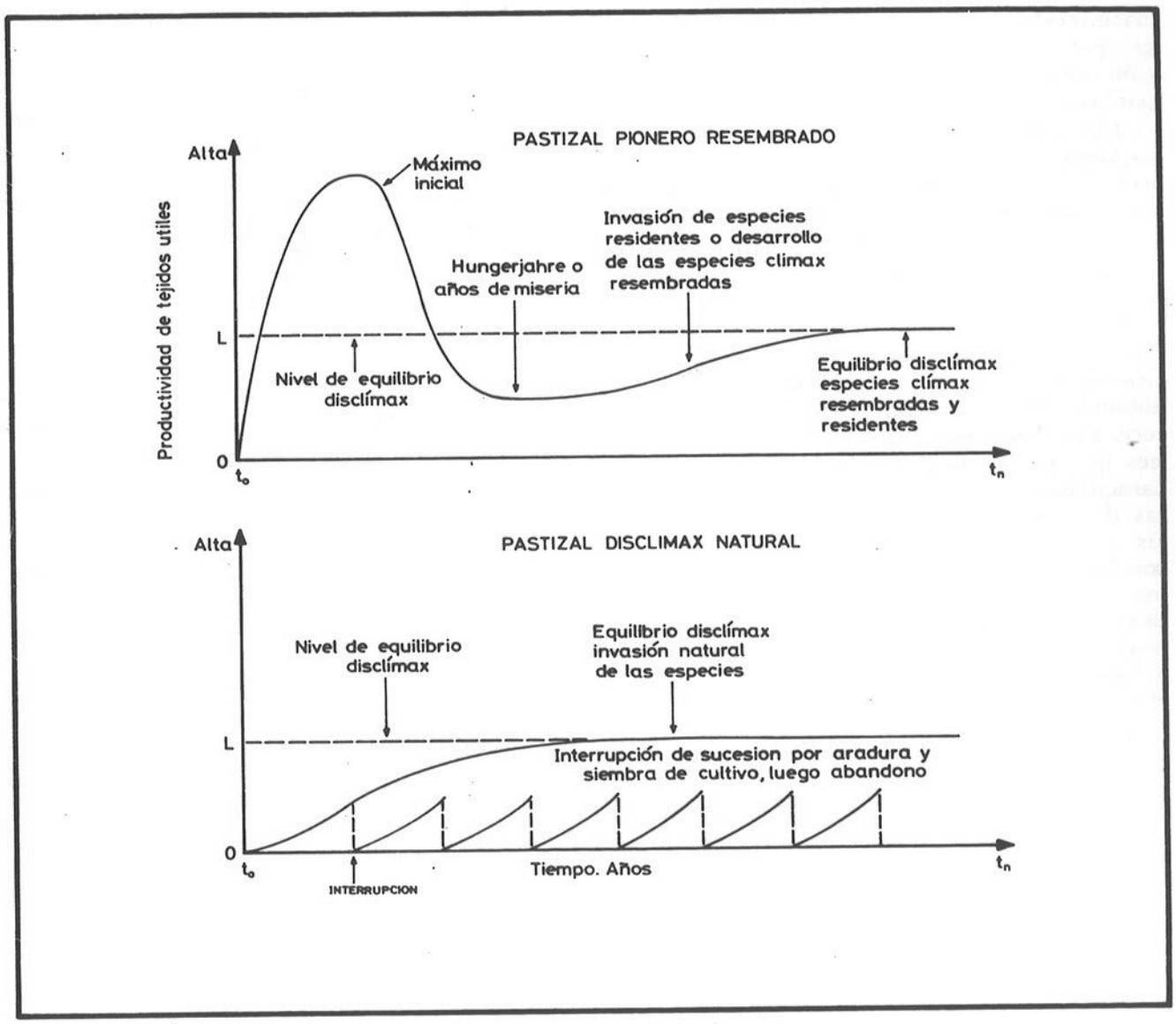


Figura IX-38. *Curva hipotética general de variación de la productividad del pastizal pionero resembrado y de la pradera natural postcultivo (Gastó, Caviedes y Contreras, 1976, modificado).*

En forma tradicional se ha considerado que el clímax es la etapa sucesional más productiva. Sin embargo, no puede ser así, por cuanto los ecólogos teóricos han demostrado que en el clímax $P_b - R = P_n = 0$. Así, la producción neta (P_n) de biomasa útil por unidad de superficie y de tiempo, es cero. Lo que se persigue es, por lo tanto, mantener la biocenosis en una etapa diferente al clímax donde P_n se maximice. La clasificación de la condición se hace, sin embargo, por razones prácticas, en relación a un patrón estándar de comparación y bien conocido para cada sitio, el clímax.

Las biomas zonales son de mayor significación en relación a la superficie que ellos ocupan. Los principales grupos representados en Chile son las formaciones forestales reguladas regionalmente y las praderas de hierbas perennes tales como la patagónica, punense y las veranadas altomontanas.

Las biomasas azonales mantienen su equilibrio limitado generalmente por algún factor edáfico, principalmente la napa freática y las sales solubles (Mason, 1946). Ocupan pequeños sectores a orillas de ríos, lagos y costa, o bien en regiones que por su constitución geológica presentan características hídricas locales diferentes de las de otras regiones circunvecinas. Las biocenosis clímax azonales más prominentes en el país son las que se desarrollan en el curso inferior de los ríos en la zona del desierto de Atacama y Valles Transversales donde existe una excesiva acumulación de sales. Biomas forestales azonales se encuentran distribuidos a lo largo de todo el país.

Entre las biocenosis hídricas no salinas pueden mencionarse a las ribereñas o riparias que existen a lo largo de los bordes de los ríos y las vegas que se desarrollan en las zonas de emergencia natural de agua. Finalmente, los ñadis que obedecen a circunstancias climáticas y geológicas de la zona sur y que, en algunos lugares, desarrollan praderas aun cuando en la mayoría de los casos el bosque es el producto climácico. Las praderas hídricas no salinas pueden ser consideradas como clímax sólo si se utiliza el significado policlimácico de la palabra. Utilizando el significado monoclimácico en la forma tradicional, estas praderas sólo representarían una etapa sucesional intermedia de un clímax superior.

La biocenosis disclímax se encuentran en el país bajo las más variadas condiciones ambientales. Representan una proporción muy importante de la superficie total de Chile. El manejo de la bioma en forma tal de mantener indefinidamente un equilibrio sucesional permanente puede representar, a la vez, la obtención de una productividad de biomasa muy alta.

El término ecosistema antropogénico fue propuesto por Tansley (1935), para los sistemas que se originan directa o indirectamente bajo la acción de tratamientos culturales del hombre. Bosques transformados en praderas bajo la acción de animales de pastoreo fue sugerido por el mismo autor como un ejemplo del término.

Los biomas disclímax se caracterizan por representar un balance de estabilidad de los diversos elementos integradores del ecosistema, ya sea que se trate de procesos, funciones, niveles u organismos. Se diferencian de las biomas clímax en que la magnitud biológica de los diversos elementos ambientales es diferente a la magnitud natural de ellos, en la forma que se presentan en los ecosistemas naturales. Disclímax es un equilibrio artificial de la sere, distinto del equilibrio natural o clímax. Por razones de manejo y productividad es, a menudo, más conveniente manejar los sistemas en etapas disclímax. De acuerdo al elemento modificado, que permite finalmente mantener el equilibrio a un distinto nivel que el del clímax, se han dividido los ecosistemas en cuatro categorías: zoocenosis, fitocenosis, recursos y hábitat.

Los animales que son parte integral de la zoocenosis, son considerados como la causa modificadora del medio fitocenósico. La vegetación natural en equilibrio en suelos zonales, es más estable que la vegetación natural desarrollada en equilibrio con un suelo inmaduro; pero el suelo es también considerado como un elemento del ecosistema, lo cual coincide con el punto de vista policlimácico (Dysterhuis, 1958).

Algunos de los variados beneficios que se puede obtener en la vegetación debido a la influencia de los animales herbívoros han sido resumidos por Ellison (1960). El ramoneo y pacimiento estimula la producción de flores y frutos. La utilización de la vegetación herbácea puede resultar en una disminución de las reservas radicales, de follaje, raíces y producción de flores.

El pacimiento de la vegetación puede contribuir a producir modificaciones anatomomorfológicas que le permitan soportar en mejor forma la sequía, al reducir la superficie foliar y establecer una relación más favorable entre la copa y el sistema radical. Al mismo tiempo, el pacimiento reduce la cantidad de mantillo, lo cual finalmente se traduce en un mejor y más precoz crecimiento de la vegetación pratense.

Los animales son también activos transportadores de diséminulas de especies forrajeras, tanto interna como externamente. Al mismo tiempo, mediante el pisoteo contribuyen a situar las diséminulas en condiciones más favorables para la germinación y desarrollo inicial. Los senderos del ganado, que tienden a seguir el con-

torno de las laderas, detienen el escurrimiento superficial del agua contribuyendo así a una mayor infiltración. La existencia de huellas bien definidas, sin embargo, indica pastoreo excesivo lo cual es responsable de una menor infiltración. Finalmente, una de las influencias mayores de los animales de pastoreo es la producción de deyecciones sólidas y líquidas mediante las cuales se fertiliza la pradera. Este proceso no significa aporte de nuevos elementos al ecosistema puesto que lo obtienen de la vegetación que consumen.

Toda la evidencia que se tiene en relación de la dependencia de las especies vegetales en relación a los animales que las utilizan es, generalmente, considerada de naturaleza negativa para el vegetal y positiva para el animal, es decir, un consortismo del tipo parasitario o de predación. Sin embargo, la evidencia que se tiene indica que después de milenios de utilización de fitocenosis, la vegetación sigue dominada por las especies más palatables las que, a la larga, son beneficiadas. En general, puede concluirse que los beneficios del pastoreo son sobre el ecosistema y la fitocenosis y no sobre las especies palatables o preferidas por el ganado, las cuales son primordialmente consumidas (Ellison, 1960).

La especie, raza o clase de ganado o vida silvestre y la intensidad y época de utilización de la pradera pueden ser modificadas por quien maneje y utilice la pradera. Ello induce sobre la bioma pratense modificaciones de variada naturaleza, las cuales finalmente ocasionan cambios en la composición botánica y por ello en la productividad.

Las fitocenosis pueden también ser modificadas mediante la acción directa de herbicidas selectivos que estimulan o reducen ciertos grupos de plantas y mediante el control mecánico selectivo sobre algunos grupos de organismos. La presencia de algunos grupos de plantas puede ser la causa de la detención permanente de las sucesiones en un nivel inferior al clímax.

La consideración principal que debe tenerse al mantener un disclímax es determinar si éste realmente representa una productividad alta o baja en relación al potencial del sitio. Diversos disclímaces pueden producirse en cada sitio y ellos pueden ser más productivos que las etapas sucesionales o de clímax natural. La manipulación de los factores ambientales conducentes a un cambio de la etapa seral pueden conducir, finalmente, a un incremento de la productividad de biomasa por unidad de área y tiempo.

El avance alcanzado en los últimos años por las ciencias agropecuarias y forestales en campos tales como suelos, bioquímica, genética, ecología, fisiología vegetal y animal, nutrición y otros campos que tienen directa influencia en el funcionamiento del ecosistema ha permitido conocer, en forma más objetiva, la naturaleza de las limitaciones de la productividad. Este conocimiento más profundo, unido a su vez a la capacidad de modificar muchos de los factores edafotópicos y climatópicos del medio, permite, en muchos casos, mantener biomas disclímax de mayor productividad que los sucesionales y clímax.

La convergencia sucesional está ampliamente demostrada en estudios ecológicos realizados en sistemas naturales y en aquellos manejados bajo una intensa dirección antropogénica. Uno de los ejemplos más sobresalientes a este respecto es el estudio que realizó Jones (1933). Los valores empíricos registrados en las mediciones conducidas por el autor citado demuestran que, independientemente del origen de la transformación, o de la composición taxonómica original, la comunidad que se genera es el producto del equilibrio entre los factores ambientales y la biocenosis. No siempre el resultado que se logra en un corto período de tiempo es el mismo para un ambiente determinado, cuando el origen de la sucesión es muy diferente.

Algunas especies vegetales y animales pueden prolongar la duración de alguna etapa seral, modificar los cauces que conducen al equilibrio o clímax y alterar el tiempo requerido para alcanzar su estabilización. En ecosistemas silvoagropecuarios, el tiempo es un factor importante y las etapas serales naturales que se prolongan por lapsos muy grandes pueden considerarse como equilibrios diferentes, aunque en términos absolutos sólo se diferencien en el tiempo necesario para llegar al clímax. En lenguaje ecológico, ello corresponde a un paraclímax, que difiere en alguna medida del disclímax pues, en el primer caso, sólo se trata de una interrupción temporal de la sucesión en tanto que en el segundo se trata de un estado de equilibrio.

Los resultados presentados en la Figura IX-39, ilustran dicha explicación. En el primer caso se tienen tres praderas pioneras diferentes sembradas con diferentes especies. En una de ellas se sembró *Poa trivialis,* en otro *Cynosurus cristatus* y en un tercero trébol blanco silvestre *(Trifolium repens).* Cuatro años después de la siembra, la proporción de constituyentes de la pradera convergió en resultados similares cualquiera que haya sido su origen.

La convergencia fue diferente cuando se sembró *Lolium perenne* como constituyente monófito de la fitocenosis o en forma polífita, constituyendo un veinte por ciento del total; siendo en ambos casos la composición botánica de la pradera muy similar. Cualquiera que sea el origen de la sucesión secundaria, la resultante final corresponde a un número menor de categorías que las iniciales. Dado el tiempo adecuado, la convergencia debe ser una sola y corresponder a la

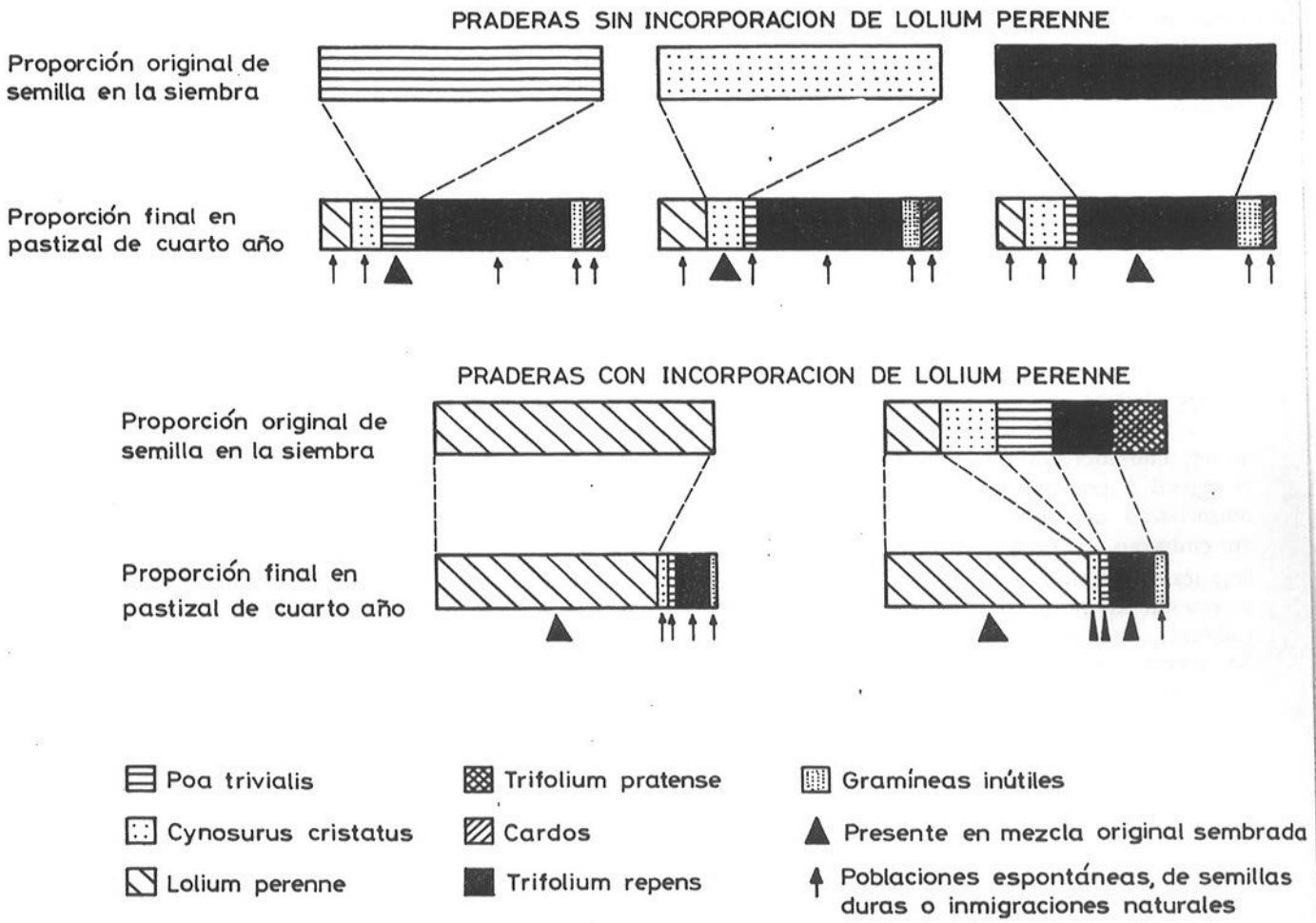


Figura IX-39. *Composición botánica de la pradera a los cuatro años de sembradas y proporción original de las especies incorporadas al establecer la pradera sucesional (Jones, 1933).*

etapa clímax o disclímax de acuerdo a la naturaleza del medio donde la fitocenosis evolucione.

El origen de la convergencia ecológica se relaciona directamente con las características del medio, que fija las condiciones ambientales para el equilibrio biocenósico. Las transformaciones edafotópicas pueden ser de cualquier naturaleza y si son de significación en cualquiera de los componentes, deben originar cambios singenéticos.

Las praderas permanentes antiguas también se modifican bajo la influencia del manejo y de la fertilización. En la práctica, son éstas las estrategias más frecuentes buscadas por los agricultores que utilizan praderas para modificar su composición botánica y mejorarla de acuerdo a las conveniencias del momento. La Figura IX-40 presenta resultados relacionados con las modificaciones que se registran en praderas fertilizantes con nitrógeno y fósforo, y aquellas no fertilizadas al ser sometidas a diversos tipos de manejo, donde se hace variar la época e intensidad de utilización.

La naturaleza de las relaciones sinecológicas de las biomas disclímax hacen posible utilizar el concepto de condición en la misma forma que se ha utilizado en aquellas de clímax natural. Sólo deben determinarse las funciones matemáticas que relacionan las características fitosociológicas con la productividad primaria y secundaria de la bioma pratense.

Smika, Haas y Rogler (1963) por ejemplo, encontraron respuesta diferencial de varias especies pratenses a la acción de los fertilizantes minerales, a la de la cultivadora y a la interacción de ambos. Los pastos nativos y naturalizados no mostraron respuesta a la aplicación de fertilizantes nitrogenados y fosfatados, pero en cambio *Agropyron desertorum* aumento, al mismo tiempo que se redujo el porcentaje de malezas en la pradera pues, debido a la acción del fertilizante, se incrementó la competencia con las malezas como resultado del mayor desarrollo y crecimiento alcanzado por esta gramínea. Ello conduce a diferentes cauces sucesionales que se generan a distintas velocidades y que llevan fi-

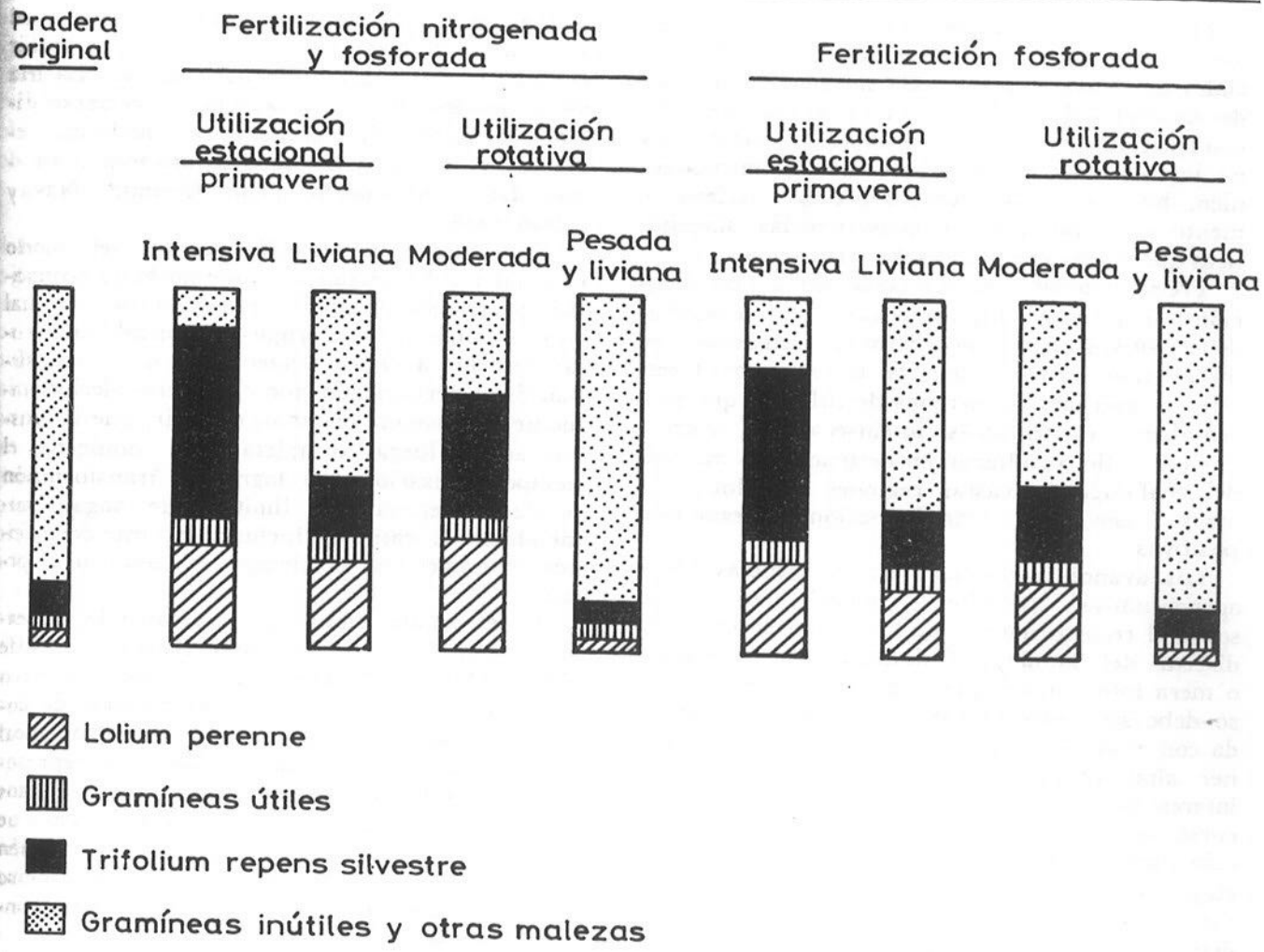


Figura IX-40. *Influencia de la intensidad y época de utilización durante dos años, en las sucesiones ecológicas de la pradera permanente antigua. Cambios expresados en porcentaje de composición botánica de cada especie (Jones, 1933).*

nalmente a otros disclímaces. Las leguminosas de raíces profundizadoras almacenan sus reservas de carbohidratos en las raíces, pero las estoloníferas lo hacen en los estolones; en todos aquellos casos la altura de corte no es responsable de la remoción de carbohidratos con el follaje. En gramíneas, en cambio, los carbohidratos no estructurales se almacenan en parte en las raíces y rizonas, pero primordialmente en el sector inferior de la vaina y, por lo tanto, el corte o pacimiento muy bajo es responsable también de una remoción considerable de los carbohidratos no estructurales almacenados en la planta. La velocidad de recuperación y el vigor se reduce, al ser sometidos a cortes o pacimientos muy bajos. Para las gramíneas, la altura de corte no es tan crítica como lo es la frecuencia y época de defoliación (Sprague, 1952).

Reed y Peterson (1961) llegaron a la conclusión de que bajo la presión ejercida por el pastoreo estival más intensivo, se reduce la altura de los culmos, lo que se traduce finalmente en la disminución de la producción de las especies más palatables. Simultáneamente ocurre un predominio de las especies de menor altura, las cuales, a su vez, son menos accesibles al ganado vacuno.

En regiones de pastos altos, bajo condiciones de pastoreo intensivo, se ha observado de las especies que componen la estrata herbácea superior y al mismo tiempo dan cabida a pastos cortos, especies anuales y plantas leñosas. Dyksterhuis (1946) atribuye la presencia e invasión de árboles y arbustos formando sabanas y matorrales a la reducción de la competencia por la humedad del suelo que se produce al sobrepastorear la pradera, debido a la disminución del desarrollo de la copa y sistema radical de los pastos más palatables. El grado de perfección de un ecosistema pratense clímax se mide por la relativa estabilidad del equilibrio entre clima, vegetación y suelo, y por la integridad de la utilización de los componentes ecotópicos y biocenósicos al nivel más alto (Dyksterhuis, 1958).

La acción antropogénica sobre los recursos naturales puede ser el resultado de acciones parciales de cosecha de recursos sin ningún objetivo de manejo del ecosistema, lo cual ha ocurrido tradicionalmente. Los productos originados en los sistemas naturales, de interés antropogénico, han sido cosechados repetida y selectivamente sin importar las consecuencias singenéticas que pudieran emanar sobre el sistema.

Frecuentemente, el resultado de la intervención humana sobre los sistemas condujo a resultados positivos en algunos casos y destructivos en otros. Las transformaciones de recursos forestales y pratenses en terrenos de cultivos, que presentaban características intrínsecas no adecuadas para ello, resultaron en destrucciones masivas del edafótopo en vastas regiones del globo. En otros casos, las transformaciones resultaron positivas.

Los avances alcanzados en las ciencias silvoagropecuarias permiten predecir el efecto sobre el recurso natural de la acción directa o indirecta del hombre. Culaquier transformación o mera intervención que se planee sobre el recurso debe ser cuidadosamente estudiada y analizada con el objeto de proteger los recursos y mantener altas productividades de los elementos de interés humano. El análisis singenético del recurso, en el estado que se encuentre, sin intervención antropogénica adicional debe ser la primera etapa del proyecto. El examen cuidadoso de los componentes y procesos del ecosistema permite determinar la etapa seral en que se encuentra. El estado del sistema es la resultante de acciones previas del medio natural, más la acción antrópica derivada de la cosecha o uso del recurso. Un mismo recurso puede haber sido utilizado de diversas formas y haber conducido a sistemas arquitectónica y funcionalmente diferentes. El análisis singenético general debe concluir por esquematizar las alternativas de transformación del modelo climático original, un ejemplo de lo cual aparece presentado en la Figura IX-41.

El examen biocenósico y ecotópico de sistemas análogos en etapas serales diferentes permite definir los cauces de transformación del modelo climácico y las diversas alternativas de transformación. El estudio de los resultados alcanzados empíricamente en estaciones experimentales y la elucubración matemática de otras relaciones preestablecidas, permite presentar alternativas de modelos que pudieran ser recomendados para su desarrollo en la etapa final o meta.

Las metas pueden ser de la más variada arquitectura y funcionamiento y en cualquier recomendación definitiva se debe considerar un estudio comparativo de las diversas alternativas finales, pudiendo cualquiera de las etapas sucesionales llegar a transformarse en la meta. Simultáneamente con la elección de la meta o modelación del sistema optimizado, debe procederse a definir el cauce o estrategia de transformación. La meta de un modelo es el resultado de un esfuerzo dirigido a introducir, eliminar o modificar elementos y atributos del modelo original para desarrollar otro modelo mejor (Armijo, Nava y Gastó, 1976).

El esfuerzo de transformación del modelo original puede ser tan alto que no haga aconsejable su transformación, aunque el modelo final resulte superior al original. Considerando solamente los aspectos singenéticos de la transformación y permitiendo que el esfuerzo derive solamente del sistema original, es decir, que la transformación fuera completamente autógena, el tiempo necesario para lograr la transformación puede sobrepasar los límites que hagan recomendable el cambio. Incluso, en transformaciones heterogéneas, el tiempo es también importante.

En el estudio citado que corresponde al Secano Interior de la región Mediterránea Central de Chile, (Figura XIII-41) el análisis singenético condujo a presentar diversas estrategias de conversión, junto con la estrategia silvopastoral común. Cada una de las posibilidades representan alternativas de modelos de sistemas o estados que derivan de un origen común. Los modelos que se hallan en estado natural aparecen también indicados. La meta puede ser cualquiera, incluso el modelo original, en el caso que éste correspondiera al óptimo.

En el estudio de Olivares y Gastó (1971) se llegó a la conclusión de que la vegetación clímax original de la zona corresponde a una fitocenosis compuesta por varias especies arbóreas pequeñas, entre las que destacan *Lithraea caustica* y *Quillaja saponaria* (Follman y Matte, 1963; Schmithuesen, 1956 y Oberdorfer, 1960). El matorral característico de lo que Pisano (trabajo no publicado) llama estepa de *Acacia caven*, puede retrogradar a otro de menor tamaño y desarrollo, en el cual intervienen otras especies formando un matorral denso de menor altura. La causa de esta retrogradación es la acción de herbívoros, especialmente a través del pastoreo de animales domésticos y de la tala o corte de las especies que presentan mejores características maderables. Este matorral, bajo continua sobreutilización, se transforma primero en un matorral abierto y finalmente se elimina la estrata leñosa. Ello trae como consecuencia la disminución de la competencia interestrata y por consiguiente, un mayor desarrollo del horizonte herbáceo.

Continuando con el mismo trabajo, se indica que si la presión excesiva del ambiente se reduce, las especies herbáceas logran adquirir un mayor desarrollo todo lo cual se traduce en cambios sucesionales progresivos de una comunidad do-

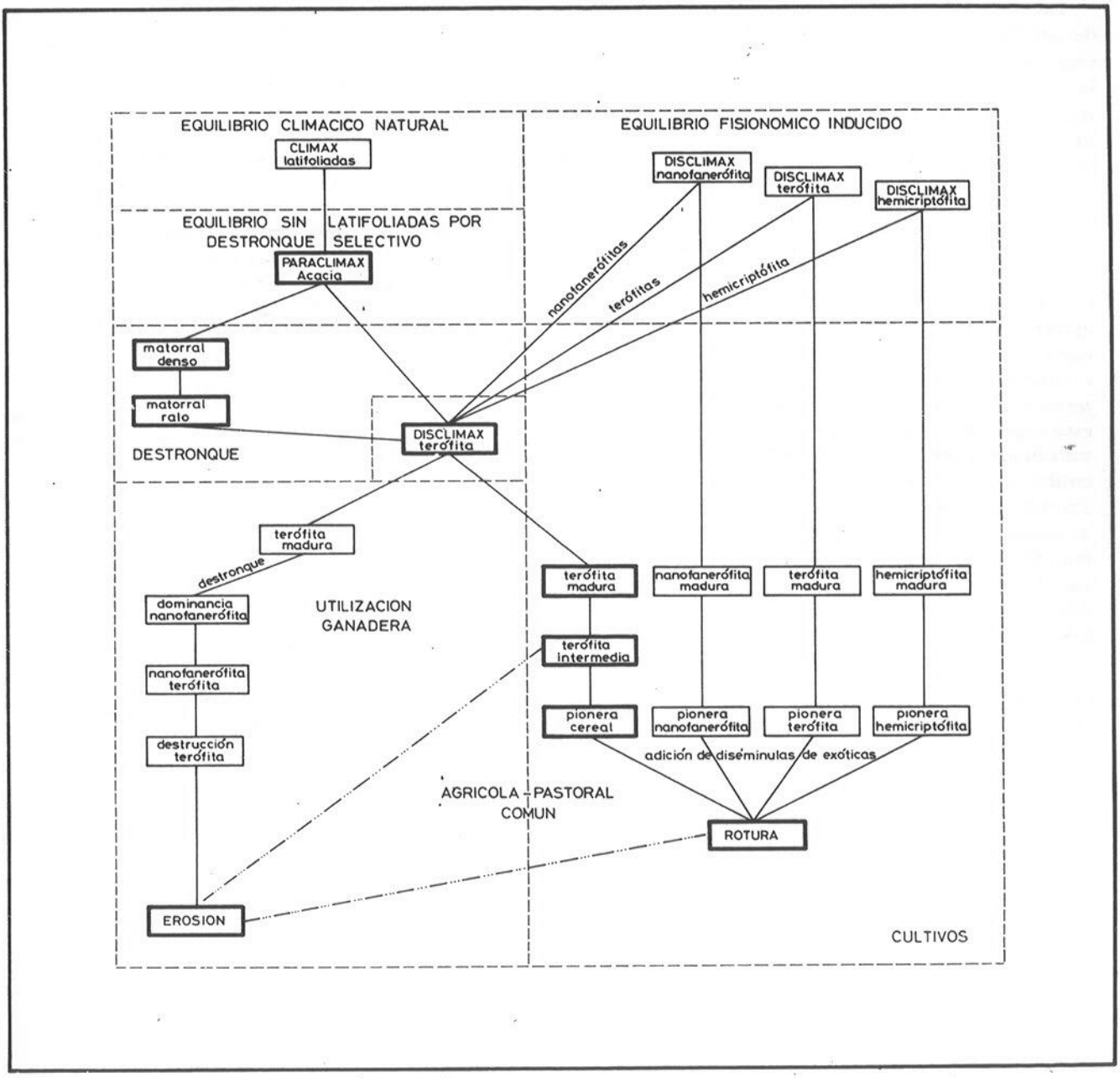


Figura IX-41. *Modelo singenético del matorral de* **Acacia caven** *de la región central de Chile, según Olivares y Gastó (1971), modificado.*

minada por terófitas. Es posible, en esta forma, lograr una comunidad disclímax formada sólo por especies anuales la cual, para sustentar este carácter, debe mantenerse alterada antropogénicamente con el objeto de evitar la invasión y desarrollo de especies leñosas que con el tiempo terminarían por dominar la comunidad.

La sobreutilización continuada de la estepa de terófitas por ganado doméstico o vida silvestre, se traduce finalmente en retrogradación de la pradera. Las sucesiones vegetales deteriorantes que así se producen pueden llegar a cambios tales que signifiquen la total destrucción de la vegetación, la pérdida de la protección del suelo y su destrucción.

La vegetación arbórea y arbustiva es a menudo, destruida por medios mecánicos debido, entre otras formas, al empleo de la maquinaria. El terreno, una vez libre de estos organismos, es generalmente sometido a labores de aradura y de cultivadora y corrientemente sembrado de cereales u otros cultivos. Las especies de las familias *Cruciferae* y *Boraginacae* son las primeras que invaden este tipo de hábitat y permanecen formando comunidades densas, a menudo monófitas, en las cuales otras especies son de escasa significación. En un período corto, corrientemente no superior a cinco años, *Erodium cicutarium* comienza a transformarse en dominante. El suelo se halla ya más estabilizado y evolucionado dando las condiciones favorables para el desarrollo exitoso de esta especie.

La continua evolución del medio abiótico, especialmente del sustrato edáfico, ofrece las condiciones favorables para la introducción de otras especies, las que con el tiempo van a dominar esta comunidad. La composición botánica se hace más variable y el elemento tiempo, que hasta este momento jugaba el papel principal en los cambios sucesionales, pasa a ser de segundo orden. Las influencias antropogénicas manifestadas a través de la competencia interespecífica de especies exóticas y utilización de la pradera con ganado doméstico, empiezan a ser más importantes. Simultáneamente las características abióticas del medio comienzan a expresar la magnitud de sus influencias, en especial respecto al componente edafotópico. Todos estos cambios, finalmente, conducen a la pradera de terófitas más avanzadas o disclímax.

La expresión estructural de la fitocenosis, descrita a través de las sinusias de terófitas, adquiere características diferentes de acuerdo a los elementos representados en las estratas superiores. El análisis estructural de la vegetación más evolucionada, en fitocenosis pluriestratificadas, demuestra efectos diferentes sobre las terófitas en relación a los valores observados en comunidades donde las estratas de fanerófitas y caméfitas han sido arbitrariamente removidas.

Catorce años de exclusión de ganado doméstico y eliminación de la tala de la vegetación leñosa son suficientes para presentar un panorama general de estos cambios. Las sinusias dominantes de las estratas superiores ejercen influencias máximas sobre aquellas que están a nivel más bajo. Esta influencia es obviamente de dos naturalezas diferentes: diversificación de microhabitats e interferencia interespecífica. La diversificación de microhábitats se ejerce a través de cambios ambientales directos en relación a temperatura, luminosidad y humedad, los cuales, a su vez, desencadenan cambios de las más variadas naturalezas en el ecosistema que se manifiestan mediante modificaciones originadas en las estratas superiores y significan, simultáneamente, creación de nuevos microhábitats favorables al desarrollo de zoocenosis más complejas y diversificadas.

El ecosistema natural característico del matorral de espino reduce su productividad neta a medida que ocurre un acercamiento climácico hasta que, finalmente, al alcanzar el clímax, su valor es cero. Ello se debe al incremento de los detritófagos, simultáneamente con la mayor actividad de la zoocenosis hasta el punto en que la exportación de energía canalizada en productos de interés para los seres humanos se aproxima a cero. En estos ecosistemas, los consumidores invertebrados y los descompositores ocupan nichos importantes. Algunos vertebrados subterráneos de escaso desarrollo, tal como ocurre con Octodon degu, canalizan un porcentaje muy alto de la productividad bruta total de la biocenosis.

Las modificaciones antropogénicas del matorral persiguen dos objetivos principales: incrementar la productividad neta de la biocenosis y canalizar la producción de energía y materia hacia productos exportables del ecosistema que sean de interés para los seres humanos. Lo primero suele lograrse reduciendo y simplificando las fitocenosis con lo cual disminuye su consumo interno de energía. Lo segundo, mediante el reemplazo de los consumidores primarios naturales por ganado. Al mismo tiempo, las simplificaciones estratificacionales que se logran mediante la reducción sinusial en la vegetación conducen, finalmente a ofrecer mayores disponibilidades de energía aprovechable por el consumidor doméstico.

La estratificación observada en la exclusión es indicativa de un ecosistema más evolucionado, por lo cual presenta algunas características propias de ello: mayor estabilidad, productividad bruta más alta, mayor complejidad, productividad neta consumible por el hombre muy baja y complejidad microasociacional muy alta. La

complejidad microasociacional proviene también de la interferencia intraespecífica. Los resultados del estudio indican claramente las relaciones de esta naturaleza que existen entre algunos vegetales perennes y la estructura de la fitocenosis de terófitas. La presencia de algunas especies perennes estimula a algunas anuales simultáneamente con la inhibición de otras (Olivares y Gastó, 1971).

En resumen, el estudio de las transformaciones debe incluir: estado original, equilibrio natural o clímax, alternativas de metas u objetivo final, cauces singenéticos y estrategias de transformación, donde se incluya el esfuerzo requerido, el tiempo necesario para lograr el objetivo y probabilidades de alcanzar la meta. Además debe considerarse el agente destructivo o transformador, la intensidad del efecto y la persistencia de la causa (Figura IX-42).

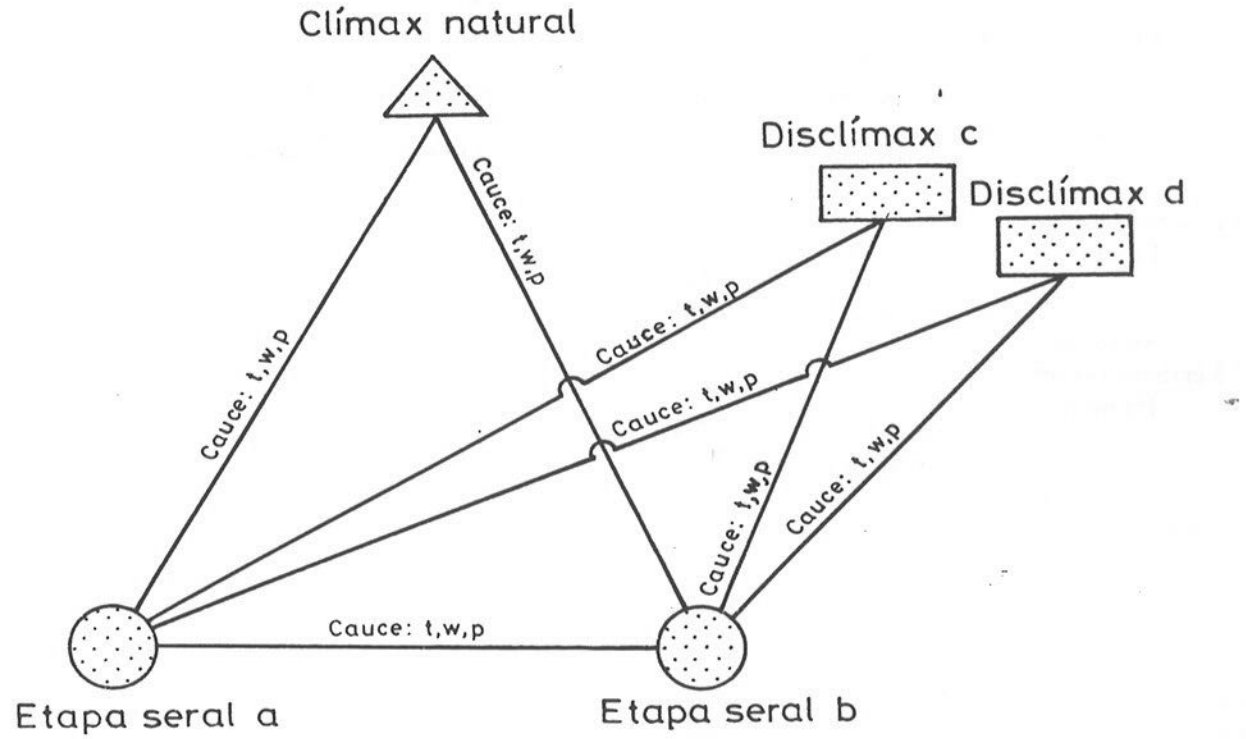


Figura IX-42. *Esquema simplificado del modelo singenético agrosistemático. Clímax natural* Δ, *disclímax* □; *etapa seral* o; *estado origen o meta* :::; *cauce sucesional* −; *t = tiempo, w = esfuerzo, p = probabilidad de alcanzar la meta.*

Resumen de la clasificación singenética silvoagropecuario

Agrosistemas sucesionales

Priseres o Sucesiones Primarias

Naturales: biocenosis pratenses y forestales de las sucesiones primarias, sin intervención antropogénica.

Inducidas: biocenosis pratenses y forestales de las sucesiones primarias, inducidas antropogénicamente por aporte de diséminulas.

Subseres o sucesiones secundarias

Cultisucesiones pioneras

Con aporte adicional de diséminulas

Cultivos escardados. Generalmente monófitos o con no más de 2 ó 3 especies y monoestratificados. La monoestratificación y el monofitismo se controla con labores culturales. Son de regulación antropogénica.

Anuales: lechuga, repollo, arveja, tomate, remolacha, maíz, fréjoles, zapallos, col forrajera, papa, ají, tabaco, maravilla, maíz de ensilaje, sorgo de grano y de ensilaje.

Perennes herbáceos: frutilla, espárrago.
Perennes leñosas: árboles frutales, vides.

Cultivos no escardados. Generalmente monófitos y monoestratificados. No más de 2 ó 3 especies y estratas. La monoestratificación y el monocultivo se controla por competencia excluyente de la especie principal. Regulación antropogénica.

Anuales: trigo, cebada, centeno, trébol alejandrino, arvejilla, avena.
Perennes herbáceos: alfalfa, trébol rosado, *Festuca arundinacea. Phalaris tuberosa, Agropyron crystatum.*
Perennes leñosas: *Pinus radiata, Eucaliptus globulus, Atriplex repanda, Populus nigra.*

Sin aporte adicional de diséminulas.

Biocenosis de hierbas anuales postbarbecho.

Cultisucesiones avanzadas

Con aporte de diséminulas

Etapas serales avanzadas de praderas, arbustos y árboles.

Sin aporte

Biocenosis en etapas sucesionales de hierbas anuales, hierbas perennes, arbustos, árboles;

Pirosucesiones

Pioneras

Con aporte de diséminulas.
Sin aporte de diséminulas

Avanzadas

Fertisucesiones

Pioneras

Con aporte de diséminulas
Sin aporte de diséminulas

Avanzadas

Tala forestal

Pioneras

Con aporte de diséminulas
Sin aporte de diséminulas

Avanzada

AGROSISTEMAS EN EQUILIBRIO.

Clímax o equilibrio natural con el macroambiente. De regulación natural.

Frecuentemente poliestratificadas y polífitas. Se designan de acuerdo a la estrata superior dominante. Dos o más de dichas estratas pueden coexistir. Algunas modificaciones se inducen antropogénicamente.

Zonales: limitantes climáticas
Azonales: limitantes edáficas

Disclímax o sere interrumpida o modificada, pero en equilibrio.

Zoocenosis: causa originada en especie, raza o tipo de ganado, vida silvestre, peste. Intensidad o época de utilización.

Fitocenosis: causa originada en control mecánico selectivo de algunos grupos de individuos, estructura genética, herbicidas selectivos, especies, estructura vegetacional, exudados.

Edafótopo: causa originada en fertilización mineral orgánica, modificaciones físicas del sustrato, labores agrícolas al suelo, drenaje, terrazas.

Climátopo: causa originada en microclima modificado, microrrelieve, cortinas de árboles, quemadores para evitar heladas, fogatas, modificación de la temperatura.

Compleja: causa originada en varios factores del ecosistema actuando simultáneamente.

Rotaciones

El efecto de las rotaciones en la productividad de los cultivos debe ser analizado en forma general, siguiendo el enfoque singenético de modificaciones del ecosistema en las diversas etapas serales. En agricultura de cultivos la rotación corresponde a un segmento de la sere secundaria que se retrograda completamente en su biocenosis, pero se trata de mantener el edafótopo en su máximo grado de desarrollo biogeoquímico y de sus atributos físicos.

Muchas de las actividades del hombre ocasionan modificaciones a la superficie terráquea. La acción modificadora indirecta del hombre en la acción geomórfica superficial es de mayor envergadura que lo considerado tradicionalmente (Golomb y Eder, 1964).

Desde el punto de vista de las poblaciones que integran la biocenosis, los cultivos no permiten el desarrollo sucesional de varias generaciones de la especie que los constituyen; por ello la curva logística que caracteriza la invasión y colonización de áreas no existe para los cultivos. La densidad poblacional es sólo una, partiendo desde densidades altas de organismos que se aproxima a la cima de la curva. No existe la etapa de ecesis y la diseminación es masivamente antropogénica, trasladándose y aportándose desde un comienzo a la totalidad de los organismos en estado de diséminula.

La mayor parte de los cultivos han sido seleccionados para tener una tasa de reproducción antropogénica alta simultáneamente con una tasa de reproducción natural baja o nula. Ello significa que si se dejara la población en estado natural pronto desaparecería, pues la tasa de natalidad natural de las especies domesticadas es tan baja que no se podría balancear con su tasa de mortalidad, que es muy alta.

No es ésta la situación de las malezas y otras pestes de origen animal que afectan a los cultivos. Los nichos accesorios que crean los cultivos y que se pretende mantener desocupados, han sido una causal importante en la evaluación de las pestes. El nicho efímero que ocupan, les ha hecho desarrollar estrategias de colonización muy rápida y el desarrollo de varias generaciones por estación. La curva logística de crecimiento poblacional se sigue fielmente hasta alcanzar el equilibrio, el cual se logra mantener al nivel de las restricciones que se le impongan al agrosistema que limiten el desarrollo de las plagas.

Una de las restricciones tradicionalmente más importantes ha sido la de la interrupción seral, con el objetivo de dejar inconclusa la sere en sus etapas pioneras con lo cual se logra destruir la curva sigmoídea del desarrollo de las poblaciones de plagas en sus etapas iniciales. La generación nuevamente del ambiente pionero desocupado, la interrupción brusca de la sere de reemplazo por otra biocenosis diferente, es la estrategia más socorrida de control de plagas. El nuevo nicho generado en cada uno de estos cambios bruscos deja cesantes a los organismos que colonizan el agrosistema. Los nuevos nichos que forman no son ocupados de inmediato por nuevos organismos pues no poseen densidades suficientes para proceder a colonizar el sector tanto como para establecerse y aumentar su densidad en las generaciones siguientes.

La estrategia de hacer cambios alternativos de cultivos manteniendo las condiciones pioneras y de colonización ha demostrado ser una eficiente herramienta de control de plagas. El cambio de nichos y de hábitats es más brusco que los ajustes poblacionales. De ello deriva el hecho que las rotaciones de cultivos, a pesar de los avances tecnológicos de la agricultura, continúe siendo una de las estrategias más importantes de mantenimiento de la productividad.

La pérdida de la granulación del suelo se debe a la pérdida de cationes bivalentes, como calcio y magnesio, luego que la arquitectura original se ha eliminado y el suelo se comienza a cultivar. Son reemplazadas por cationes monovalentes, tales como sodio, hidrógeno y potasio, que en lugar de agregar y flocuar las partículas, las dispersan. La materia orgánica acumulada en el suelo contribuye también a darle estabilidad a éste. La remoción de los horizontes superiores mejora la aireación del suelo y activa a los microorganismos descomponedores. Su actividad se acelera debido a la abundancia de materia orgánica disponible y a medida que la temperatura se eleva en la primavera. La liberación de nutrientes va paralela a las necesidades del cultivo (Albretch, 1956).

Al paso de las labores de cultivo, de los microorganismos y de los cationes bi y trivalentes sólo va quedando un suelo desintegrado, libre de materia orgánica, de baja permeabilidad e infiltración, disperso y erosionable. Su potencial como suelo productivo disminuye (Albretch, 1956). La sola desinfección del suelo basta para elevar los rendimientos de los cultivos, en comparación al suelo natural (Cuadro IX-8). La aplicación del tratamiento constituye una manera eficiente de controlar las poblaciones de microorganismos, reduciendo las posibilidades de afectar al cultivo. La recuperación de la densidad poblacional de los organismos nocivos se produce después del crecimiento del cultivo.

Podría interpretarse que, en el caso particular de la aplicación de fertilizantes al suelo, se trataría de la liberación de los nutrientes fijados en el cuerpo de los microorganismos, los cuales se liberarían al destruirse el organismo luego de la aplicación del fertilizante. Esta hipótesis es difícilmente sostenible por cuanto en numerosos estudios de aplicación de fertilizantes se ha visto que el efecto del desinfectante es superior al de la fertilización. De los resultados del estudio en referencia se desprende que el rendimiento del cultivo en suelo desinfectado fue superior al que se logra en el suelo sin tratar. Además de la desinfección, el fertilizante puede tener un efecto decidor en la productividad del cultivo.

El monocultivo de trigo, maíz y fréjoles hace que los rendimientos disminuyan abruptamen-

Cuadro IX-8. *Efecto de la desinfección del suelo con bromuro de metilo en los rendimientos de cultivos en la Platina, Santiago (INIA, 1972).*

Fertilización	*Trigo*		*Maíz*		*Fréjol*		*Papa*	
	suelo natural	*suelo desinfectado*	*suelo natural*	*suelo desinfectado*	*suelo natural*	*suelo desinfectado*	*suelo natural*	*suelo desinfectado*
	ton/ha							
$N_0 P_0 K_0$	1,44	2,82	3,19	2,79	0,82	2,04	18,04	26,56
$N_{25} P_{50} K_{25}$	2,22	3,55	4,62	5,13	0,79	2,44	19,32	30,93
$N_{50} P_{100} K_{50}$	2,52	4,06	5,31	5,52	0,83	1,85	23,70	40,52
$N_{100} P_{200} K_{100}$	2,79	4,48	6,55	9,69	0,66	2,64	21,21	52,88

te al repetir el cultivo durante dos estaciones (Cuadro IX-9). En la tercera estación disminuye también, pero solo levemente. En la cuarta estación los rendimientos se elevan considerablemente sobre los de la tercera y segunda. La razón de este proceso de reducción inicial de los rendimientos durante dos estaciones, puede interpretarse tomando como base el incremento exagerado de las poblaciones que constituyen la flora y fauna hipógea, hasta alcanzar densidades que sobrepasan los límites ideales de conveniencia para la productividad del cultivo. En la cuarta estación de crecimiento, las poblaciones naturales han alcanzado un equilibrio con aquellas que los mantienen en control, bajo la capacidad abiótica del sistema.

La transformación de suelos vírgenes en cultivados inicia lo que podría denominarse el "cuerpo" del suelo. Los suelos vírgenes al ser roturados, adquieren una estructura granular que lentamente se degrada. La estabilidad de las unidades granulares originales es sobresaliente. No se compactan con el pisoteo ni con el paso de maquinaria pesada. Permite el paso del aire, el que a su vez acelera la acción descompositora de los microorganismos. La liberación de anhídrido carbónico aumenta, el escurrimiento superficial del agua disminuye y el agua se infiltra rápidamente. La capacidad de almacenamiento hídrico del perfil aumenta (Albretch, 1956).

El sometimiento del suelo a períodos continuados de cultivos termina por destruirle los atributos originales. Los suelos arados y cultivados continuamente mantienen una estructura débil, la cual, al ser golpeada por la gotas de lluvia, se desintegra. Ello sella los poros y reduce la infiltración del agua. El agua aportada, en lugar de infiltrarse y de almacenarse, escurre superficialmente y aumenta la erosión (Albrecht, 1956).

La fertilización mineral difícilmente puede sustituir el efecto deprimente de la productividad, originado en la práctica del monocultivo. Incluso la aplicación de dosis altas de fertilizantes no compensa la disminución ecológica de la productividad. En maíz y fréjoles la reducción fue de aproximadamente 50% en todos los tratamientos, en tanto que en trigo superó este porcentaje. La adición de fertilizantes orgánicos y minerales puede contribuir a mantener o incluso a mejorar este equilibrio (Figuras IX-43 y IX-44).

La leguminosa forrajera se comporta de manera diferente a los cultivos anuales. En regímenes de niveles de fertilizantes muy bajos, la productividad del cultivo se redujo marcadamente durante la segunda estación alcanzando a sólo un sexto que en la primera, en el tratamiento testigo. Con dosis altas de fertilizantes, la reducción no alcanzó al cincuenta por ciento de la del primer año, pero luego se recuperó, siendo en el cuarto año sólo levemente inferior a la del primero. En el tratamiento testigo, donde no se adicionó fertilizante, la depresión de la productividad al cuarto año fue considerable, alcanzando a sólo un décimo de la del primero.

Existe una diferencia fundamental entre un cultivo anual y uno perenne, como es el caso del trébol ladino *(Trifolium repens)*. En el primer caso el suelo se mantiene anualmente removido y, por lo tanto las condiciones prístinas y pioneras se mantienen. En el segundo caso, en cambio, el suelo no se remueve anualmente, la sere puede desarrollar sucesiones progresivas que se acercan a la estabilidad al aumentar otras poblaciones que se comportan como controles naturales de las que deprimen la productividad.

La rotura o degeneración del cuerpo del suelo no es solamente un cambio físico, sino que una manifestación de los cambios químicos y bioquímicos que el suelo sufre bajo cultivos. Es el

Cuadro IX-9. *Rendimiento del maíz, trigo, fréjoles y trébol ladino durante cuatro temporadas de monocultivos en La Platina, Santiago (INIA, 1972).*

Fertilización	*Temporada*			
	Primera	*Segunda*	*Tercera*	*Cuarta*
	..... ton/ha			
Trigo				
$N_0 P_0 K_0$	1,73	0,34	0,40	0,69
$N_{25} P_{50} K_{25}$	1,78	0,56	0,56	0,99
$N_{50} P_{100} K_{50}$	2,32	0,88	0,52	1,23
$N_{100} P_{200} K_{100}$	2,79	1,09	0,83	1,26
Maíz				
$N_0 P_0 K_0$	4,69	2,16	0,79	1,77
$N_{25} P_{50} K_{25}$	7,91	3,03	1,21	2,18
$N_{50} P_{100} K_{50}$	6,99	3,02	1,49	2,61
$N_{100} P_{200} K_{100}$	8,15	4,97	2,30	3,26
Fréjoles				
$N_0 P_0 K_0$	1,55	0,72	0,54	0,81
$N_{25} P_{50} K_{25}$	1,54	0,93	0,60	0,81
$N_{50} P_{100} K_{50}$	1,71	0,98	0,57	0,88
$N_{100} P_{200} K_{100}$	1,64	1,12	0,61	0,72
Trébol ladino				
$N_0 P_0 K_0$	61,70	10,10	15,62	6,50
$N_{25} P_{50} K_{25}$	85,05	21,60	42,18	34,93
$N_{50} P_{100} K_{50}$	92,00	41,40	60,87	61,87
$N_{100} P_{200} K_{100}$	91,67	48,50	71,68	74,00

proceso inverso a lo que ocurre en la construcción edáfica bajo condiciones naturales (Albrecht, 1956).

Los resultados de Williams *et al.* (1972) en relación al efecto de los residuos del cultivo de arroz en los rendimientos subsecuentes, indican que no hubo diferencia significativa entre los tratamientos donde los residuos se incorporan y aquellos en que fueron destruidos mediante la quema. La aplicación del fertilizante en dosis crecientes de hasta 145 kg/ha de nitrógeno, produjo rendimientos similares en los sectores donde los residuos se quemaron y donde fueron incorporados al suelo. Los rendimientos de caña y hojas fueron también equivalentes. El porcentaje de nitrógeno en el grano y en los órganos vegetativos, fue también similar. Los problemas de plagas de insectos detectados en el estudio

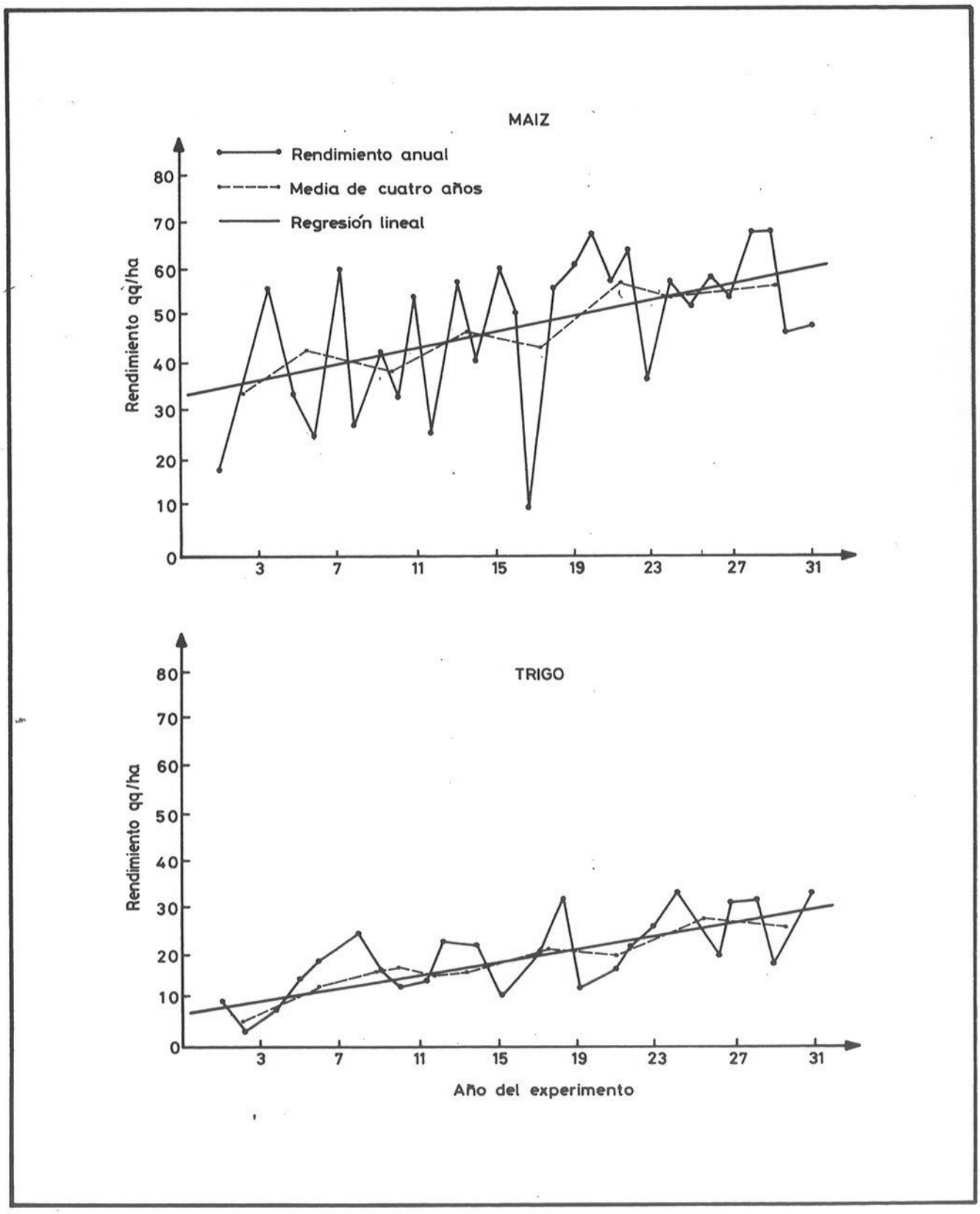


Figura IX-43. *Rendimiento del cultivo continuado de maíz y trigo durante 31 años, fertilizado con una mezcla de guano de corral, cal, fosfato y potasio (Albretch, 1956).*

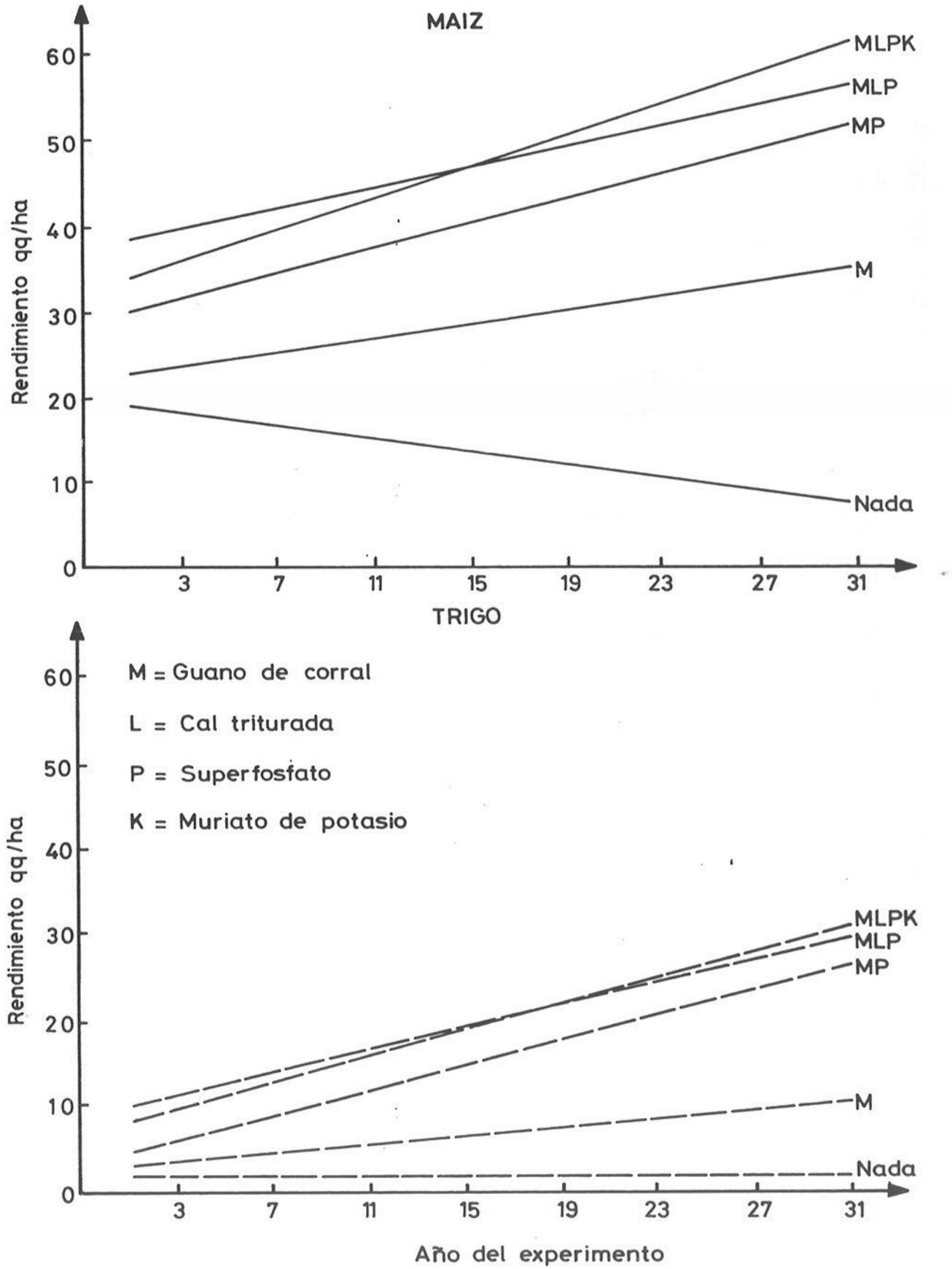


Figura IX-44. *Rendimiento del cultivo continuado de maíz y de trigo durante 31 años, en el mismo suelo, bajo diversos tratamientos de fertilización, pero sin recirculación de la materia orgánica aérea (Albretch, 1956).*

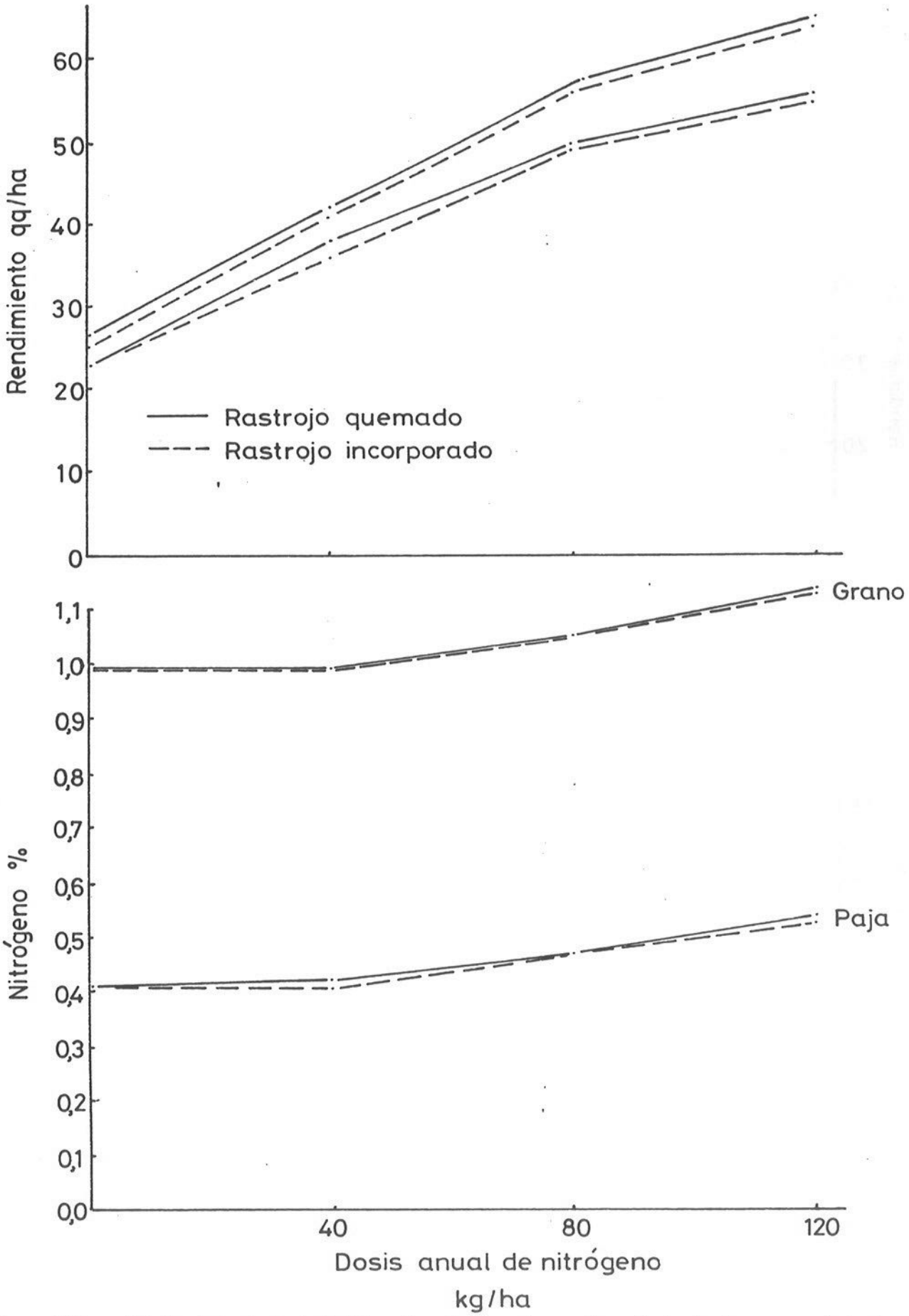


Figura IX-45. *Efecto de la dosis de fertilización nitrogenada en el rendimiento de grano y paja de arroz. Rendimientos subsecuentes del cultivo con dos tratamientos de los residuos del cultivo anterior (Williams, et al., 1972).*

no representan relaciones con el manejo de los residuos (Figura IX-45).

Turner *et al.* (1972) estudiaron la incidencia de las rotaciones con maíz y alfalfa en el comportamiento del cultivo del algodón. Los rendimientos del algodón aumentaron en las rotaciones cuando el cultivo seguía tanto al maíz como a la alfalfa. No hubo, sin embargo, diferencias entre los efectos de los dos cultivos sobre el algodón. La aplicación de nitrógeno al algodón incrementó los rendimientos del monocultivo de algodón, como asimismo del cultivo de primer año después del maíz y de segundo año después alfalfa. El monocultivo de algodón disminuyó los rendimientos, retardó el crecimiento inicial en la estación y aumentó la marchitez ocasionada por *Verticilum*. La adición de nitrógeno redujo la tasa de infiltración (Cuadro IX-10).

Cuadro IX-10. *Rendimiento de semillas de algodón sometido a rotaciones y a monocultivo (Turner et al., 1972).*

Rotación del algodón	*Año*								
	1960	1961	*1962*	*1963*	*1964*	*1965*	*1966*	*1967*	*Media*
	kg/ha								
Monocultivo	3.753	4.068	3.656	2.596	3.532	2.849	2.704	2.577	3.216
Después de maíz	4.401	4.395	4.061	2.781	4.353	3.168	2.994	2.704	3.609
Después de alfalfa primer año	4.560	4.181	3.938	3.505	4.531	3.370	3.010	2.908	3.750
Después de alfalfa segundo año	4.423	4.336	4.031	3.329	4.569	3.455	2.927	2.580	3.706

Con el aporte continuado de abonos verdes no se aumenta considerablemente el contenido de materia orgánica del suelo, aunque el objetivo de la práctica sea éste. La introducción del abono verde significa un incremento del proceso oxidativo de la materia orgánica, causa principal de su dèstrucción. Es por ello que, a pesar de aportarse cantidades substanciales de materia orgánica al suelo, el contenido de humus no se aumente considerablemente. Ello no significa, sin embargo, que los abonos verdes no sean beneficiosos para el cultivo, pues estimulan la actividad general del sustrato, con el consiguiente beneficio del cultivo (Letelier, 1958).

En algunos casos el objetivo del abono verde es acidificar el suelo para así liberar algunos elementos menores para el crecimiento del cultivo. Otro de los objetivos puede ser la liberación de fósforo, el cual se hace más aprovechable al incorporarse la materia vegetal (Cuadro IX-11).

Cuadro IX-11. *Influencia de la fertilización nitrogenada y fosforada en Cauquenes, y de su interacción con la aplicación de abono en el rendimiento del trigo (Letelier, 1958).*

Fertilización nitrogenada	*Lupino como abono verde*	*Fertilización fosforada*		
		Con P en barbecho	*Sin P*	*Con P trigo*
		qq/ha		
Con N	Sin abono verde	18,8	17,5	19,0
Con N	Con abono verde	24,9	21,2	...
Sin N	Con abono verde	15,6	12,7	...
Sin N	Sin abono verde	8,9	8,6	7,0

De los resultados del cuadro se desprende, según Letelier (1958) que el efecto fue:

$$\text{Nitrógeno} = \frac{(18{,}8 + 17{,}5 + 24{,}9 + 21{,}2)}{4} - \frac{(15{,}6 + 12{,}7 + 8{,}9 + 8{,}6)}{4}$$

$$= 18{,}6 - 13{,}5 = 5{,}1 \text{ qq/ha}$$

$$\text{Fósforo} = \frac{(18{,}8 + 24{,}9 + 15{,}6 + 8{,}9)}{4} - \frac{(17{,}5 + 21{,}2 + 12{,}7 + 8{,}6)}{4}$$

$$= 17{,}1 - 15{,}0 = 2{,}1 \text{ qq/ha}$$

$$\text{Abono verde} = \frac{(24{,}9 + 21{,}2 + 15{,}6 + 12{,}7)}{4} - \frac{(18{,}8 + 17{,}5 + 8{,}9 + 8{,}6)}{4}$$

$$= 20{,}6 - 11{,}5 = 9{,}1 \text{ qq/ha}$$

El efecto del nitrógeno fue alto, de acuerdo a lo que corrientemente se espera bajo esas circunstancias. El de la aplicación de abono verde también fue considerable. La interacción nitrógeno fósforo fue positiva, como ocurre generalmente al cambiar dos factores de la producción que son independientes entre sí:

Efecto de N en presencia de P	*Efecto de N en ausencia de P*	*Interacción NP*
18,8 − 8,9 = 9,9	17,5 − 8,6 = 8,9	
24,9 − 15,6 = 9,3	21,2 − 12,7 = 8,5	
media = 9,6	media = 8,7	0,9 qq/ha

La interacción del nitrógeno con el abono verde fue negativa, lo cual significa que el efecto del nitrógeno mineral aplicado es menor cuando se hace en terrenos previamente fertilizados con abono verde. La probable interpretación de ello es que el abono verde también constituye una fuente de nitrógeno. Debido a la ley de los incrementos decrecientes, la aplicación de dosis más elevadas disminuye la eficiencia del factor (Letelier, 1958).

Efecto del N en presencia de abono verde	*Efecto del N en ausencia de abono verde*	*Interacción N-abono verde*
24,9 − 15,6 = 9,3	18,8 − 8,9 = 9,9	
21,2 − 12,7 = 8,5	17,5 − 8,6 = 8,9	
media = 8,9	media = 9,4	−0,5 qq/ha

La interacción del fósforo con el abono verde es positiva, y superior al efecto medio del fósforo. Ello es lo que debería esperarse si el efecto del abono verde de la leguminosa fuera nitrogenado y el efecto general demostrara una interacción NP.

Efecto del P en presencia de abono verde	*Efecto del N en ausencia de abono verde*	*Interacción P-abono verde*
24,9 − 21,2 = 3,7	18,8 − 17,5 = 1,3	
15,6 − 12,7 = 2,9	8,9 − 8,6 = 0,3	
media = 3,3	media = 0,8	2,5 qq/ha

El problema de las rotaciones es de mayor complejidad de lo que a menudo se le da crédito. El proceso fundamental que establece el inicio de la rotación es la rotura del suelo. Las modalidades de la preparación del suelo afectan los rendimientos del cultivo. El barbecho que se practica desde tiempos romanos ha sido sometido, durante las últimas décadas, a serias críticas pero sus ventajas no cesan de ser reconocidas en la mayoría de las regiones agrícolas del globo.

Barbecho significa tiempo, y no tiene una interpretación de preparación del suelo, pues se supone que las labores deben realizarse de todos modos. Al descanso que sigue a la preparación se le denomina barbecho el cual tiene como objetivo principal un incremento en los rendimientos (Cuadro IX-12).

Cuadro IX-12. *Incidencia de la época de preparación de suelos en los rendimientos del trigo sembrado en una misma fecha en Carillanca, Cautín (INIA, 1972).*

Epoca de preparación de suelos	*Temporada*	
	1967	*1968*
	----qq/ha---	
Fin de Octubre	49,70	34,42
Fin de Diciembre	49,30	34,24
Fin de Febrero	34,60	15,63

Bibliografía

Aikman, J.M. 1955. *Burning in the management of praire in Iowa.* Proc. Iowa Acad. Sci. 62: 53-62.

Albrecht, W.A. 1956. *Physical, chemical and biochemical changes in the soil community.* En: W.L. Thomas. *Man's role in changing the face of earth.* Univ. Chicago Press.

Allee, W.C., A.E. Emerson, O. Park, T. Park y K. P. Schmidt. 1949. *Principles of animal ecology.* W.C. Saunders Co., Phil.

Armijo T., R., R. Nava C. y J. Gastó C. 1976. *Fundamentos de transformación de ecosistemas.* Univ. Auton. Agraria Antonio Narro, Monografía Técnico-Científica 2: 1-57. Saltillo, Méjico.

Art, H.W. y P.L. Marks. 1971. *A summary table of biomass and net annual primary production in forest ecosystems of the world. En: Forest biomass studies.* Univ. Maine at Orono, Life Science and Agric. : 1-32.

Basile, J.V. y C.E. Jensen. 1971. *Grazing potential on Lodgeople pine clearcuts in Montana.* USDA Forest Service. Res. Paper INT-98. 11 p.

Beckwith, S.L. 1954. *Ecological succession on abandoned farmlands and its relationship to wildlife management.* Ecol. Monogr. 24: 349-376.

Benton, A.H. y W.E. Werner, Jr. 1965. *Man as a factor of soil formation* Soil Sci. 99: 65-72.

Billings, W.D. 1938. *The structure and development of old leaf short leaf pine stands and certain associated physical properties of the soil.* Ecol. Mongr. 8: 437-499.

Billings, W.D. 1941. *Quantitative correlations between vegetational changes and soil developement.* Ecol. 22: 448-456.

Biswell, H.H. 1954. *The brush control problem in California.* J. Range Management 7: 57-62.

Blaisdell, J.P. 1953. *Ecological effects of planned burning of sagebrushgrass range on the upper Snake River Plains.* U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 1075. 39 p.

Bodenheimer, F.S. 1958. *Animal ecology today.* Monographiae Biologicae 6: 1-276.

Booth, W.E. 1941. *Revegetation of abandoned fields in Kansas and Oklahoma.* Am. J. Botany 28: 415-422.

Cain, S.A. 1939. *The climax and its complexities.* Amer. Midland Naturalist 21: 146-181.

Churchill, E.D. y H.C. Hanson. 1957. *Concepts of climax in artic and alpine vegetation.* Bot. Rev. 24: 127-191.

Clements, F.E. 1916. *Plant Succesion.* Carnegie Inst. of Wash. Publ. 242. 512 p.

Clements, F.E. 1928. *Plant succession and indicators.* The H.W. Wilson Co. N.Y.

Clements, F.E. 1936. *Nature and structure of the climax.* J.Ecol. 24.

Clements, F.E. 1928. *Plant succession and indicators.* The H.W. Wilson Co. N.Y.

Clements, F.E. 1936. *Nature and structure of the climax.* J. Ecol. 24.

Clements, F.E. 1949. *Dynamics of vegetation.* H.W. Wilson Co. N.Y. 296 p.

Cooke, G.D. 1967. *The pattern of autotrophic succession in laboratory microms.* Bioscience 17: 717-721.

Cooper, C.S. 1960. *Changes in vegetation structure and growth of south-western pine forest since white settlement.* Ecol. Monogr. 30: 129-164.

Costello, D.F. y G.T. Turner. 1941. *Vegetation changes following exclusion of livestock from grazed ranges.* J. Forestry 39: 310-315.

Crocker, R.L. y J. Major. 1955. *Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska.* J. Ecol. 43: 427-448.

Curtis, J.T. y M.L. Partch. 1950. *Some factors affecting flower production in Andropogon gerardi.* Ecology 31: 488-489.

Dix, R.L. 1964. *A history biotic and climatic changes within the north american grassland.* En: D.J. Corps, Grazing in terrestrial and marine environments. Blackwell Sci. Publ. London.

Dyksterhuis, E.J. 1946. *The vegetation of western cross timbers.* Ecol Monog. 18: 325-376.

Dyksterhuis, E.J. 1949. *Condition and management of rangeland based upon quantitative ecology.* J. Range Manag. 2: 104-115.

Dyksterhuis, E.J. 1958. *Ecological principles in range evaluation.* Bot. Review 24: 253-272.

Enrenreich, J. y J.M. Aikman. 1957. *Effect of burning on seedstalk production of native prairie grasses.* Proc. Iowa Acad. Sci. 54: 205-212.

Ehrenreich, J.H. y J.M. Aikman 1963. *An ecological study of the effect of certain management practices on native prairie in Iowa.* Ecol. Monog. 33-113-130.

Ellison, L. 1949. *The ecological basis for judging condition and trend on mountain rangeland.* Jour. Forestry 47: 787-795.

Ellison, L. 1960. *Influence of grazing on plant succession of rangelands.* Bot. Review 26: 1-78.

Elton, C.S. y R.S. Miller. 1954. *The ecological survey of animal communities; with a practical system of classifyng habitats by structural characters.* J. Ecol. 42: 460-496.

England, C.M. y E.L. Rice. 1957. *A comparison of the soil fungi of a tallgrass prairie and of an abandoned field in central Oklahoma.* Bot. Gazette 118: 186-190.

Follman, G. y V. Matte. 1963. *Estepas sin jirafas.* Bol. Bol. 42. Universidad de Chile. 4 p.

Gastó C., J., E. Caviedes de la R. y D. Contreras T. 1976. *Fertilización, productividad y siete años de sucesión de la pradera mediterránea anual biestratificada con* Phalaris tuberosa. Fac. Agron. Univ. Chile. Bol. Téc. 41: 19-32.

Golom, B. y H.M. Eder. 1964. *Landforms made by man.* Landscape 14: 4-7.

Hanson, H.C. y E.D. Churchill. 1961. *The plant community.* Reinhold Publishing Co. N.Y.

Harniss, R.D. y R.B. Murray. 1973. *30 years of vegetal change following burning of sagebrush-grass range.* J. Range Manag. 26: 322-325.

Heady, H.F. 1956. *Changes in the California annual plant community induced by manipulation of natural mulch.* Ecology 37: 798-812.

Hironaka, M. y E.W. Tisdale. 1963. *Secondary succession in annual vegetation in southern Idaho.* Ecology 44: 810.

Horn, H.S. 1975. *Forest succession.* Scientific American. 232(5): 90-98.

Jackman, R.H. 1960. *Pasture and soil improvement. The impact of man on soils.* A symposium. New Zeland Soc. soil Sci. Proc. 4: 24-27.

Jacks, G.V. 1962. *Man: the fertility maker.* J. Soil an Water Conserv. 17: 147-148.

Jameson, D.A. 1971. *Optimum stand for juniper control on southwestern woodland ranges.* J. Range Manag. 24: 94-99.

Jenny, H. 1961. *Comparison of soil nitrogen and carbon in tropical and temperate regions.* En: The soil-its broader implications. Univ. Missouri, Agric. Exp. Sta. res. Bull. 735: 5-31.

Jones, M.G. 1933. *Grassland management and its influence on the sward.* Roy. Agric. Soc. England Journal.

Jones, M.B. y R.A. Evans. 1960. *Botanical composition changes in annual grassland as affected by fertilization and grazing.* Agron. Journ. 52: 459-461.

Judd, B.I. y M.D. Weldon. 1939. *Some changes in the soil during natural succession of vegetation after abandonment in western Nebrasa.* Jour. Amer. Soc. Agron. 31: 217-228.

Kellogg, C.E. 1951. *Opportunities for world abundance.* J. Politics 13: 325-344.

Kira, T. y T. Shidei. 1967. *Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western pacific.* Japanese Jour. Ecol. 17: 70-85.

Kira, T. y T. Shidei. 1967. *Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western pacific.* Japanese Jour. Ecol. 17: 70-85.

Lieth, H. 1960. *Patterns of change within grassland communities.* En: *The biology of weeds (ed)* J.L. Harper. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Letelier A., E. 1958. *Un ensayo de abono verde en Cauquenes.* Agronomía 3(1): 7-9.

Liiv, J. 1970. *Changes in botanical composition and yield of plant communities under intensive fertilization.* Proc. XI. Int. Grass. Cong. Surfers Paradise, Queensland, Australia.

Likens, G.E., F.H. Bormann y N.M. Johnson. 1969 *Nitrification: importance to nutriente losses from a cutover forested ecosystem.* Science 163: 1205-1206.

Likens, G.E., F.H. Bormann, N.M. Honson, D.W Fisher, R.S. Pierce. 1970. *Effect of forest cutting and herbicide treatment on nutrients budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem.* Ecol. Mongr. 40: 23-47.

Mallik, M.A.B. y E.L. Rice. 1966. *Relation between soil fungi and seed plants in there successional forest communities in Oklahoma.* Bot. Gaz: 127: 120-127.

Margalef, R. 1958. *Information theory in ecology.* Gen. Systems. 3: 36-71.

Margalef, R. 1963. *On certain unifyng principles in Ecology.* Am. Naturalist 97: 357-374.

Mason, H.L. 1946. *The edaphic factor in narrow endemism. I. The nature of environmental influences.* Madroño 8: 209-266.

Marks, P.L. y F.H. Borman. 1972. *Revegetation following forest cutting: Mechanism for return to steady-state nutrient cycling.* Science 176: 914-915.

McKell, C.M., V.M. Brown, C.F. Walker y R. M. Love. 1965. *Species composition changes in seeded grasslands converted from chaparral.* J. Range Manag. 18: 321-326.

Oberdorfer, F.1960. *Pflanzensoziologische Studien in Chile.* Flora et Veg. Mund. (Wheinh) 2,1.

Odum, E.P. 1960. *Organic production and turnover in old field succession.* Ecology 41: 34-49.

Odum, E.P. 1963. *Ecology.* Holt, Rinehart y Winston. N.Y. 152 p.

Odum, E.P. 1969. *The strategy of ecosystem developement.* Science 164: 262-270.

Odum, E.P. 1972. *Ecosystem theory in relation to man.* En: Wiens, J.A. (ed) *Ecosystem structure and function.* Oregon State University Press: 11-24.

Olivares, A. y J. Gastó 1971. *Comunidades de terófitas en subseres postaradura y en exclusión en la estepa de* Acacia caven (Mol.) *Hook et. Arn.* Univ. Chile Fac. Agron. Est. Exp. Agr. Bol. Téc. 34.

Olson, J.S. 1958. *Rate of succession and soil changes on surthern Lake Michigan san dunes.* Bot. Gaz. 119: 125-170.

Oosting, H.J. 1953. *The study of plant communities. An introduction to plant ecology.* W.H. Freeman, San Francisco, Calif. 389 p.

Pimstein C., R. 1974. *Contribución al estudio de ecosistemas en comunidades* Nothofagus glauca "roble maulino". Univ. Chile, Fac. Ciencias Forestales, Esc. Ing. Forestal. Tesis. 96 p. Santiago, Chile.

Pisano, E. *Las comunidades vegetales de Chile* Mecanografiado, no publicado.

Reed, M.J. y R.A. Peterson. 1961. *Vegetation and cattle responses to grazing on northern Great Plains range.* USDA. Forest Service Bull. 1252.

Roughton, R.D. 1966. *Age structure of browse popopulation.* Tesis. Colo. State Univ. Fort Collins, Colo.

Roax, E.R. 1969. *Grass, a story of frankenwald.* Cape Town. Oxford Univ. Press. Londres. 221 p.

Roax, E.R. y M. Warren. 1963. *Plant succession on abandoned fields in central Oklahoma and in the Transversaal highveld.* Ecol. 44: 5776-579.

Rummel, R.S. 1951. *Some effects of livestock grazing on poderosa pine forest and range in central Washington.* Ecol. 32: 594-607.

Schmithuessen, J. 1956. *Die raumliche Ordnung der Chilenischen Vegetation.* Bon, Georgr. Abb, 17,1.

Shultz, A.M., J.L. Launchbaugh y H.H. Biswell. 1955. *Relationship between grass density and brush seedling survival.* Ecol. 36: 226-238.

Sellek, G.W. 1960. *The climax concept.* Bot. Review 26: 535-545.

Simonson, R.W. 1951. *The soil under natural and cultural environments.* J. Soil and Water conserv. 6: 63-69.

Smika, O.E., H.J. Haas y G.A. Rogler. 1963. *Native grass crested wheatgrass production as influenced by fertilizer placement and weed control.* J. Range Manag. 16: 5-8.

Spedding, C.R.W. 1971. *Grassland ecology.* Claredon Press. Oxford. 221 p.

Sprague, V.G. 1952. *Maintaining legumes in the sward.* Proc. 6th. Int. Grass. Cong. 6: 443-449.

Tansley, A.G. 1935. *The use and abuse of vegetational concepts and terms.* Ecol. 16: 284-307.

Tansley, A.G. 1939. *The British islands and their vegetation.* Cambridge Univ. Press.

Turner, J.H., E.G. Smith, R.H. Garber, W.A. Williams y H. Yamada. 1972. *Influence of certain rotations upon cotton production in San Joaquín Valley.* Agron. J. 64: 543-546.

Viereck, L.A. 1966. *Plant succesion and soil development on gravel outwash of the Muldrow glacier.* Alaska. Ecol. Monogr. 36: 181-189.

Watt, A.S. 1947. *Pattern and process in the plant community.* J. Ecol. 35: 1-22.

Weaver, J.E. y F.F. Clements. 1938. *Plant ecology.* Segunda edición. McGraw-Hill Book Co. N.Y.

Webster, J. 1957. *Succession of fungi in decaying cooksfoot clums.* Part II. Ecol. 45: 1-30.

Wells, P.V. 1961. *Succession in desert vegetation on streets of a Nevada ghost town.* Science 134-670.

Westlake, D.F. 1963. *Comparisons of plant productivity*. Biol. Reviews 38: 385-452.
Westoff, C.F. 1974. *The population of the developed countries*. Sci. Amer. 231: 109-120.
Whitney, M. 1925. *Soil and civilization*. D. Van Nostrand, N.Y.
Whittaker, R.H. 1966. *Forests dimensions and production in the Great Smoky Mountains*. Ecol. 47: 103-121.
Whittaker, R.H. 1970. *Communities and ecosystems*. MacMillan, London.
Williams, W.A., M.D. Morse, J.E. Ruckmany, F.P. Guerrero. 1972. *Rice straw burning vs. incorpotation*. Calif. Agric. Dec., 1972.

X

TRANSFORMACIONES

Cuando se carece de suficiente sabiduría para hacer, la sabiduría consiste en no hacer.

LEÓN KASS

La influencia modificadora del hombre sobre los ecosistemas naturales se ejerce desde el momento mismo en que éste o su acción arriban a un ecosistema. El hombre primitivo u hombre animal logró establecer relaciones relativamente estables con su medio; su rango de acción y su desarrollo tecnológico no le permitían cosechar integralmente la biocenosis, sinusia o población debido al excesivo incremento del costo ecológico de cosecha. Sólo estaba capacitado para retirar una parte de la biomasa, productividad y, posiblemente, alterar el nivel de equilibrio de la población afectada dentro de márgenes muy restringidos.

La simplificación de las biomas terrestres y su transformación en sistemas agrícolas contribuye a la destrucción de la aislación entre los sistemas terrestres y acuáticos, entre las tierras bajas y altas, y entre el río y el estuario. La tendencia evolutiva predominante durante los últimos milenios hacia la construcción de ecosistemas complejos, integrales y estables ha sido invertida con la agricultura (Woodwell, 1970). El cambio más obvio es la composición botánica y faunística tanto en su aspecto cualitativo como cuantitativo (Curtis, 1956).

El desarrollo tecnológico del hombre, unido a una presión poblacional cada vez mayor, le obligó a transformar intensamente los recursos naturales de su alrededor. El objetivo primordial de la transformación de ecosistemas ha sido tradicionalmente su beneficio directo e inmediato, o sea su cosecha y utilización. Las consideraciones del efecto a largo plazo no han sido generalmente de importancia, porque hasta muy recientemente se consideraba que los recursos naturales eran prácticamente inagotables. El explotador primitivo no se preocupa si se podría hacer una segunda cosecha, o la cosecha continuada del producto (Curtis, 1956).

El proceso de transformación consta de cuatro etapas básicas, dos de las cuales son de eliminación total o parcial de algunos atributos del ecosistema original, seguidos de otras dos etapas de edificación. En algunos casos los beneficios antropogénicos han derivado directamente de la destrucción del sistema original como ocurre con la cosecha de bosques naturales y de animales peliferos en otros, en cambio, los beneficios se originan de la construcción del nuevo modelo arquitectónico.

La acción modificadora del hombre contemporáneo sobre las comunidades naturales de árboles y praderas puede ser separada en dos categorías de procesos (Curtis, 1956). La primera ocurre en áreas periféricas donde se establecen comunidades pioneras que avanzan desde los principales centros poblacionales. Las razones de la existencia de poblaciones periféricas, puede deberse a comunidades antropogénicas en expansión que no han tenido suficiente tiempo para colonizar toda el área. La otra causa de periferismo de la población puede ser suficiente tiempo para colonizar toda el área. La otra causa de periferismo de la población puede ser la severidad del medio de montañas, tundra, desierto, u otro factor que impida concentración humana. La segunda categoría de procesos origina la acción intensiva de la tierra en actividades silvoagropecuarias y urbanismo en regiones altamente pobladas, donde se concluye frecuentemente en la sobreutilización del recurso natural con el consiguiente daño a éste.

A menudo, el objetivo del hombre en áreas periféricas no ha sido transformar el ecosistema, sino que retirar el producto cosechable. La transformación del ecosistema, en este caso, es sólo un resultado accidental de la cosecha selectiva de

algunos elementos del sistema. Debe distinguirse esta transformación casual del ecosistema, que a menudo conduce a resultados desastrosos, de la transformación intencionada.

En la transformación intencionada, el objetivo ha sido, generalmente, mejorar la productidad o la canalización del sistema. No siempre el resultado de la transformación se ha hallado de acuerdo con los objetivos y, a menudo, la productividad de los recursos de canalización antropogénica y la estabilidad del nuevo ecosistema han resultado inferiores al modelo original.

En las áreas periféricas a los centros poblados principales, el aumento de la intensidad de utilización en espacio o en tiempo, hace que la acción original de efecto insignificante en la biocenosis y ecosistema en general, se transforme en una presión inversa que favorezca a algunas especies y elimine a otras (Curtis, 1956).

Comúnmente, los primeros productos cosechados de la naturaleza en regiones periféricas, son miembros del reino animal, especialmente animales periféricos. Este efecto del hombre no ha sido en exceso detrimente, pues suele corresponder a variaciones poblacionales inferiores a las fluctuaciones naturales (Curtis, 1956). De mayor importancia, según dicho autor, es la cosecha selectiva de los árboles más valiosos para construcciones navales, habitacionales, de mobiliario, cercas y otras de menor envergadura. En estos casos el efecto sobre la fitocenosis es aún mayor cuando la especie se desarrolla en stands puros (Pimstein, 1974).

La transformación de ecosistemas ha sido intensiva en ecotopos de baja capacidad productiva pero con alta capacidad de almacenamiento de biomasa y fertilidad, en el modelo ecosistémico natural. La destrucción de la biocenosis original permite utilizar la fertilidad acumulada durante períodos prolongados, construyendo modelos de ecosistemas que consumen o impiden la conservación de los recursos. Finalmente, luego de un corto período de utilización el modelo diseñado, termina por autodestruirse.

Alternativas

Antes de procederse a transformar el ecosistema original debe hacerse un examen detallado de su estado arquitectónico de estímulos, de comportamiento, de respuesta y de funcionamiento. El examen debe ser lo más completo posible e incluir aspectos de estratificación, composición taxonómica, estructura fenológica, niveles tróficos, canalización antropogénica, información, ciclos biogeoquímicos, características bromatológicas de la biocenosis, productividad, macro y microhábitat y otras características que han sido analizadas con mayor detalle en el capítulo de metodología clínica de ecosistemas (Candia *et al.* 1976).

El estado del ecosistema en un momento determinado debe ser comparado con el modelo del sistema natural en estado de equilibrio o clímax.

En la naturaleza se ha demostrado que existe una convergencia ecológica que hace que los sistemas que han evolucionado en ecotopos análogos, aunque se trate de regiones muy distantes y aisladas, convergen en modelos análogos. Si se dispone de suficiente tiempo, estos modelos concluyen por estabilizarse en el estado que optimice su adaptación ecotópica, estado que recibe el nombre de clímax.

El examen del ecosistema en su etapa clímax proporciona información valiosa acerca del ajuste natural de la biocenosis con el medio. La estrategia seguida por la naturaleza en la modelación evolutiva del sistema debe ser el punto de partida en la transformación del sistema.

La comparación del estado del sistema en un momento determinado con el modelo original climácico, proporciona argumentos valiosos para planificar la formación idealizada del modelo que optimice al sistema ecológico. La optimización natural del sistema es el clímax, lo cual puede constituir el óptimo si se le considera desde un punto de vista naturalista.

El hombre, a pesar de constituir sólo una de las muchas especies de organismos que existen sobre la tierra, se ha transformado en el rector y dueño del planeta. Como tal y de acuerdo al avance tecnológico del mundo actual, está capacitado para destruirlo totalmente o para mejorarlo, desde el punto de vista del interés de la especie humana. Ninguna otra especie animal o vegetal se halla capacitada para destruir íntegramente el planeta, como el hombre se lo propusiera. Ninguna otra especie está tampoco, capacitada para mejorarlo como lo puede hacer el hombre.

La tecnología moderna le ha permitido al hombre elaborar herramientas y maquinarias capaces de transformar cualquier ecosistema. La inteligencia del hombre le ha hecho rector del comportamiento de otras especies animales y vegetales. A través de los cambios de hábitat y nicho, puede modificar la acción de los animales y vegetales sobre el medio y viceversa. Todo esto unido al dominio del uso de los combustibles sólidos y pesticidas, le entregan el dominio total del planeta.

Pero semejante dominio debe ser inteligente.

El éxito final de la transformación del modelo original optimizado de la naturaleza, al reemplazársele por otro optimizado desde un punto de vista antropogénico, dependerá de la inteligencia y eficiencia con que esta transformación sea hecha.

Antes de procederse a ejecutar transformaciones debe hacerse un estudio comparativo de las alternativas de modelos y de las ventajas y desventajas de cada uno de ellos. El éxito final del modelo elegido dependerá de la capacidad de utilizar inteligentemente, en beneficio del hombre, el trabajo de otros organismos animales y vegetales.

El estado actual del sistema es consecuencia del uso que se ha hecho en el pasado de los recursos naturales; no siempre su uso ha sido inteligente ni se ha realizado con el objeto de maximizar la productividad a largo plazo del sistema. Su objetivo ha sido, a menudo, cosechar por una sola vez los productos de interés humanos. Luego, extensas áreas descubiertas de vegetación o casi estériles han sido abandonadas a merced de las inclemencias ambientales, que bajo tales circunstancias pueden terminar por destruirles. En la modelación del nuevo ecosistema debe considerarse el beneficio de la sociedad como grupo, y no el uso de unos pocos individuos y generaciones (Figura X-1).

La planificación del modelo final idealizado debe ser completa, y por lo tanto abarcar todos los aspectos de estructura y funcionamiento a que se ha hecho referencia. Las técnicas de simulación de modelos son ampliamente conocidas en la actualidad; la información empírica de resultados locales, más las relaciones generales calculadas para los diversos parámetros, deben ser incluidas en un solo modelo simulando situaciones reales.

La resultante del proceso de comparación de alternativas es la elección del modelo que optimice al ecosistema antropogénico. El modelo elegido es la meta de la transformación o idealización del modelo en su estado real.

El análisis de las alternativas debe, finalmente, incluir otros dos aspectos que incidan en la selección del modelo. El esfuerzo de transformación y el de manteniemto del nuevo modelo, pueden ser tan altos que hagan inaconsejable la mencionada transformación.

Por tratarse de un proceso singenético, la transformación natural de ecosistemas está limitada por la tasa natural de cambio de estado, que no puede sobrepasar ciertos límites. La transformación antropogénica puede, en cambio, llevarse a cabo en tasas de cambio más elevadas, pero el esfuerzo que debe aplicarse es también mayor. El tiempo requerido en el proceso debe también ser considerado al compararse las metas o modelos finales y las estrategias o cauces que se elijan en la transformación.

El valor antropogénico de la productividad del modelo arquitectónico del ecosistema en su estado natural y su análisis de funcionamiento debe conocerse a través de un examen general del sistema. Con los antecedentes acumulados en el examen se hace luego un diagnóstico del estado arquitectónico y de su nivel de funcionamiento. El modelo puede ser descrito, en esta forma, en función de su productividad, calidad y del esfuerzo ecológico requerido para la mantención y transformación de la arquitectura (Figura X-2).

Los principales atributos arquitectónicos y de funcionamiento que deben ser considerados son los siguientes:

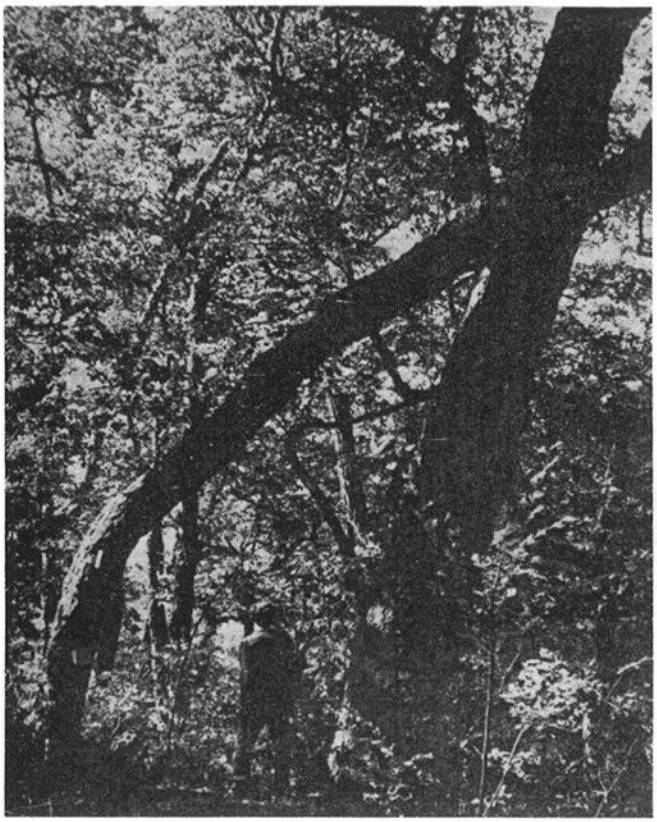
Fisionomía de la biocenosis (Fs)
Estructura taxonómica de la biocenosis (T)
Estructura genética de los organismos (G_e).
Fenología de las poblaciones (F)
Calidad de la biomasa producida (Ca)
Homostasis del sistema (Ho)
Hábitats generadores (Ht)
Oraganización trófica (O)
Singenética (S)
Ciclos biogeoquímicos (G_a)
Circulación de biomasa (B)
Historia vital de cada población (H_v)
Biomasa en pie (B_p)

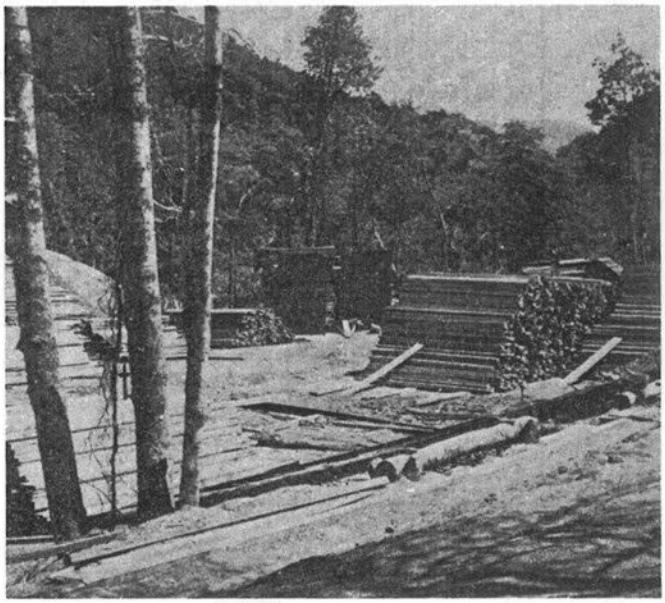
La información acumulada en el examen, luego de su análisis y síntesis ecológicas, permite elaborar un diagnóstico de su estado en relación al óptimo.

Cualquiera que sea objetivo antrópico del ecosistema, su comparación con el óptimo debe considerar los siguientes atributos:

Costo ecológico de mantención de la arquitectura (CM)
Costo ecológico de funcionamiento (CF)
Costo ecológico de almacenamiento (CA)
Costo ecológico de cosecha (CC)
Producto ecológico bruto (PB)

La diferencia entre el producto y los costos, constituye la utilidad ecológica neta (UN) del sistema en su arquitectura y funcionamiento original:





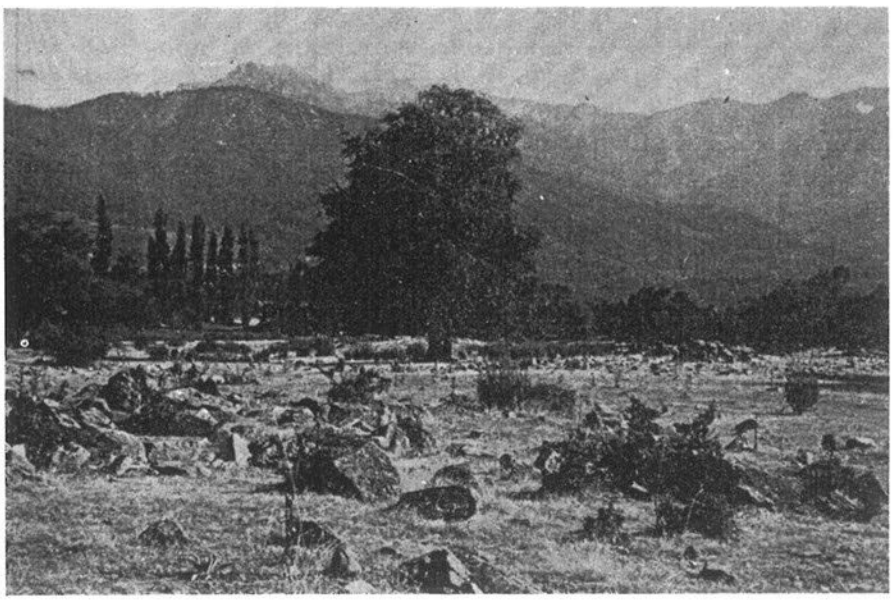


Figura X-1. *Fitocenosis original de bosque de* Nothofagus glauca *en la cordillera de Ñuble y Linares, su cosecha destructiva para transformarle en madera aserrada y su posterior manejo en una arquitectura de pastizal ineficiente y de baja productividad, de acuerdo al potencial del biotopo (Pimstein,* 1973).

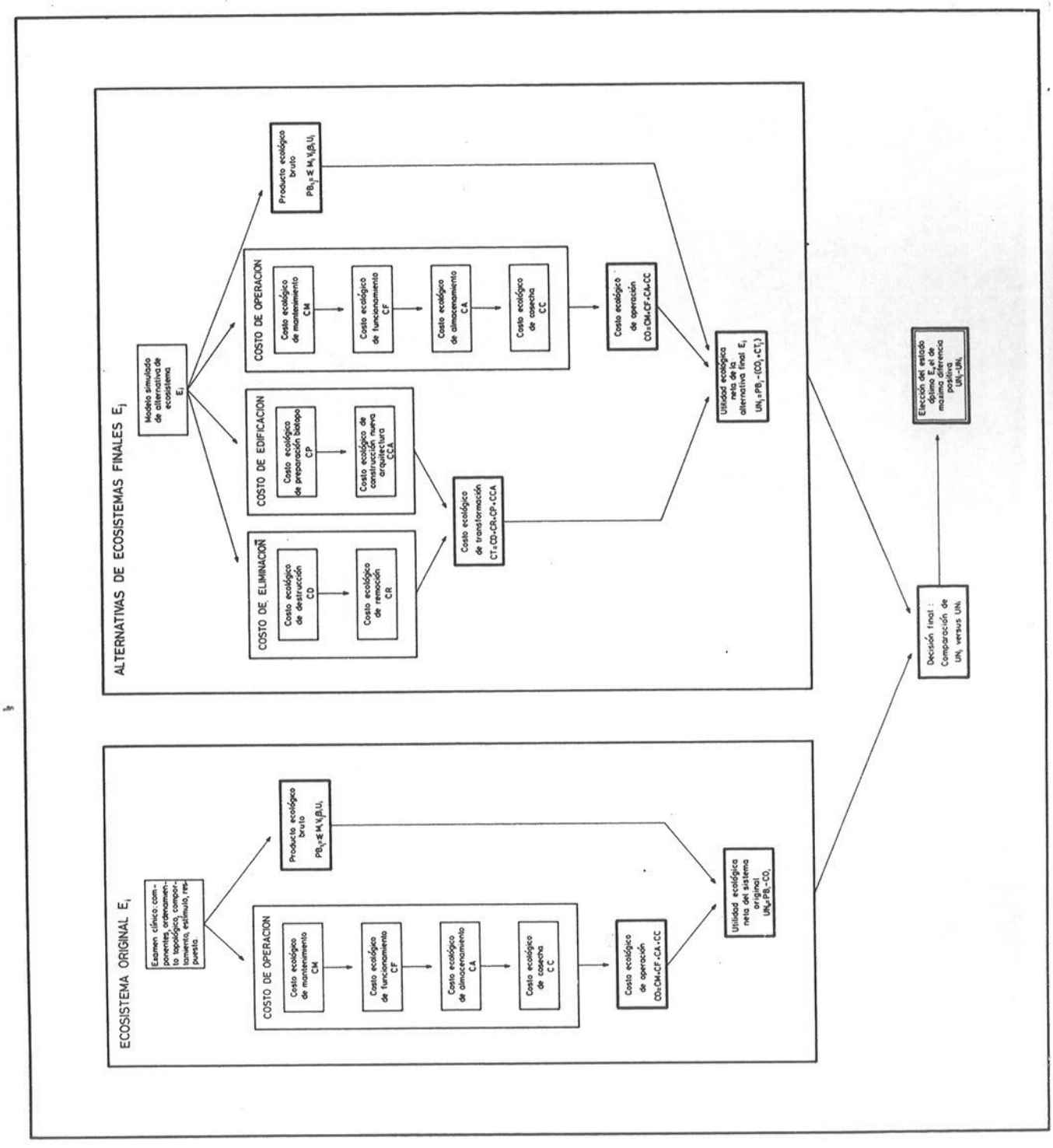


Figura X-2. *Esquema del cálculo de las ventajas de transformación del ecosistema natural en relación a sus alternativas de transformación.*

Utilidad ecológica neta del sistema = Producto ecológico bruto − [Costo ecológico de mantención + Costo ecológico de funcionamiento + Costo ecológico de almacenamiento + Costo ecológico de cosecha]

$$UN = PB - [CM + CF + CA + CC]$$

La sumatoria de estos cuatro costos constituye el costo de operación del ecosistema (CO):

$$CO = CM + CF + CA + CC$$

El producto ecológico bruto (PB) de cada componente del ecosistema es igual al número de unidades producidas (M) multiplicado por su tamaño unitario (V).

$$PB = M \cdot V$$

El rendimiento del sistema (R), en cambio, es igual al producto de la productividad (PB) por la fracción cosechable de la productividad (C).

$$R = PB \cdot C$$

El producto ecológico bruto expresado en unidades económicas es igual a la suma del producto ecológico bruto de cada uno de los componentes multiplicado por su valor unitario (U) respectivo.

$$PB_T = \sum_{i=1}^{n=T} PB_i \, U_i$$

donde PB_T es el producto ecológico bruto total de todos los componentes, y PB_i es el de cada uno de ellos; por lo tanto:

$$PB_T = \sum_{i=1}^{n=T} M_i \cdot V_i \cdot U_i$$

Por lo tanto, el producto bruto total (PB_T) del ecosistema es igual a la sumatoria del producto del número de unidades producidas por el elemento i respectivo, multiplicado por su tamaño unitario y por el valor unitario del componente.

El modelo original de ecosistema tiene una arquitectura y funcionamiento definido, por lo cual su utilidad ecológica neta puede ser calculada en un momento determinado.

La productividad bruta total (PB_T) es función del estímulo ($\mathcal{E}$) aplicado al sistema y del comportamiento (β) de éste al ser sometido a dicho estímulo:

$$PB_t = f(\mathcal{E}_i, \beta_i)$$

El comportamiento del sistema depende, como ya se ha indicado, de sus atributos arquitectónicos y del nivel de aplicación del estímulo, lo cual se traduce en un cambio de estado del sistema, situación que en el presente trabajo recibe el nombre de productividad bruta.

El comportamiento del sistema, dentro de un rango más amplio de alternativas es función de:

$$\beta = f(F_s, T, G_e, F, Ca, Ho, Ht, O, S, G_q, B, H_v, B_p, E).$$

Además de los parámetros indicados existen otros; todos los cuales, dado su complejidad, sólo se indican en el presente acápite.

En un momento determinado, la productividad bruta total del sistema en estado$_t$ (PB_{Tt}) es función del nivel del estímulo ($\mathcal{E}_i$) y del comportamiento (β_i) el cual, a su vez, además del estímulo mismo depende de los componentes del sistema como asimismo de su arreglo topológico en una arquitectura determinada.

$$PB_{ti} = f(\mathcal{E}_i - \beta_i)$$

Los posibles modelos arquitectónicos idealizados que simulen o diseñen deben ser comparados con el modelo real. En el proceso de transformación desde el modelo original E_t a un universo de alternativas de modelos finales (E_0) deben agregarse a los ya mencionados, otros costos, los de transformación:

Costo ecológico de destrucción (CD).
Costo ecológico de remoción (CR)
Costo ecológico de preparación del biotopo (CP)
Costo ecológico de construcción de la nueva arquitectura (CCA)

El costo ecológico total de transformación desde la arquitectura original a la nueva (CT) es igual a la suma de los cuatro costos anteriores:

$$CT = CD + CR + CP + CCA$$

Además, debe incluirse, al igual que en el cálculo de la utilidad ecológica neta de un sistema estable, el costo ecológico de mantención de la arquitectura, de funcionamiento, de almacenamiento y de cosecha, la sumatoria de lo cual constituye el costo de operación del nuevo modelo de sistema.

$$UN = PB_T - [CO + CT]$$

Cada uno de los componentes de los costos ecológicos de operación y de transformación deben ser analizados en forma estocástica, es decir relacionar este esfuerzo o costo ecológico con las posibilidades de que la aplicación del trabajo produzca el efecto esperado, ya que las relacio-

nes de causa a efecto sólo pueden establecerse en una base probabilística. Es por ello que a los costos totales debe agregársele otro factor donde se incluya el costo de probabilidades de fracaso, CPF, pues cada vez que se procede a ejecutar cambios de arquitectura se corre el riesgo de fracasar. Las probabilidades de fracaso son variables de acuerdo al origen, cauce y meta de transformación arquitectónica.

El costo de transformación, a su vez, depende también del cauce o ruta (ℓ), y tiempo (t) que transcurre en el proceso, del ecosistema original (o) y del final o meta (m), existiendo en cada caso un infinito número de alternativas (Armijo, Nava y, Gastó, 1976).

$$CT = f(t, \ell, o, m)$$

Al hacerse comparaciones de las diversas alternativas ecológicas de sistemas idealizados, consecuencia de la transformación del sistema original debe calcularse para cada una, dentro del infinito número de alternativas de metas de sistemas, lo siguiente:

Utilidad ecológica neta del sistema transformado
Costos de operación de la nueva arquitectura
Costos de transformación desde la arquitectura original a la arquitectura alternativa
Costos de probabilidades de fracaso

La utilidad ecológica neta del estado original E_i corresponde a lo siguiente:

$$UN_i = PB_i - CO_i$$

Cada una de las alternativas de estado del ecosistema, E_j presenta valores diversos de utilidad ecológica neta, lo cual corresponde a lo siguiente:

$$UN_j = PB_j - [CO_j + CT_j]$$

El sistema final elegido debe ser aquel en el cual la diferencia entre el valor de la utilidad ecológica neta entre el estado E_i y los posibles estados E_f sea máxima. Otras consideraciones deben también ser tomadas en cuenta, especialmente las disponibilidades de recursos humanos y materiales necesarios para realizar y mantener la transformación elegida. Además, la conveniencia de la transformación debe ser analizada en términos de las ventajas comparativas en relación a la inversión del esfuerzo en otros rubros.

Los factores más importantes que determinan la factibilidad de transformación de la biocenosis natural son: la calidad del suelo, la fisiografía, las características de la biocenosis natural, del biotipo y las disponibilidades de recursos, especialmente el agua y los nutrientes minerales disponibles para el crecimiento de las plantas. Sólo los suelos de profundidad media a profundos y que, además, tengan características físicas y químicas favorables deben ser seleccionados con el propósito de producir arquitecturas de cultivos que mejoren la calidad y magnitud de la cosecha. En ambientes desfavorables es preferible programar la transformación de los recursos naturales a ecocultivos, donde el grado de alteración de la cubierta natural y el esfuerzo de transformación de la nueva biocenosis es menor, todo lo cual hace que la utilidad ecológica neta se maximice con el ecocultivo.

La topografía debe relacionarse con los límites de seguridad recomendables en las prácticas de conservación de suelos. Las pendientes excesivas, en relación al clima y vegetación, pueden concluir por destruir el ecotopo y, como consecuencia de ello, a la biocenosis. Las características fisiográficas regulan en cierta medida las posibilidades de transformación de la fitocenosis original por otra mejorada.

La maquinaria pesada que debe emplearse en el control y limpia de la cubierta vegetacional original sólo puede operar en terrenos con pendiente limitada y de topografía regular. La fitocenosis original es un indicador de las características del biotopo. Además, su biomasa en pie y la capacidad de combustión de ésta le hacen en mayor o menor grado susceptibles de ser controlables por el fuego. La capacidad de rebrote, la composición florística y otras características le fijan sus posibilidades de transformación. Las ventajas comparativas de la transformación deben analizarse con un criterio amplio, luego de considerarse todas las posibilidades de uso individual y múltiple. La transformación de ecosistemas debe ocurrir como una consecuencia de sus ventajas comparativas de la nueva arquitectura en relación a la original, y no como el fruto del remanente no cosechado del ecosistema original, del cual sólo se han dejado los restos biocenóscos sin interés antropogénico. En ese caso, más que una transformación se trata de provocar cambios destructivos, que posteriormente sólo permiten cosechar una fracción de la productividad de los escombros dejados como remanente al cosechar la arquitectura original.

Algunas consideraciones que deben hacerse antes de tomar decisiones respecto a las ventajas de la transformación ecosistémica, son las siguientes:

Necesidades de transformar la biocenosis. La primera consideración que debe estudiarse es la comparación de la productividad bruta del ecosistema original con la calculada luego de procederse a la edificación de la nueva biocenosis. La resiembra o plantación artificial no es la

única estrategia de mejoramiento biocenósico para establecer una composición botánica, adecuada. En biocenosis en condición mala, donde sólo existen algunas especies deseables, aunque con bajo vigor, la reducción de la presión de cosecha o el mejoramiento del manejo pueden inducir un restablecimiento de la condición. Las especies deseables pueden, en esta forma, recuperar su vigor o reinvadir la biocenosis y aumentar su desarrollo y productividad. El control mecánico selectivo de algunas especies indeseables, la quema y la aplicación de herbicidas selectivos, puede reducir la competencia sobre las especies deseables y restablecer finalmente o mejorar la calidad original de la biocenosis con menor esfuerzo que a través de la resiembra o plantación. En otros casos la productividad de la biocenosis edificada artificialmente puede ser ampliamente superior a la natural (Hull y Holmgren, 1964). El control de las estratas vegetales superiores estimula el desarrollo de las estratas herbáceas inferiores, en proporción a la cubierta vegetal removida. Por ejemplo, en los ecosistemas pratenses, donde la mata ocupa sobre el 50% de la cubierta, el movimiento del ganado se dificulta y la productividad pratense de forraje utilizable por el ganado disminuye considerablemente (Pechanec *et al.*, 1954).

Las especies nocivas de una fitocenosis pueden agruparse en cuatro grupos, según Pechanec, Fisher y Parker (1948):

Aquellas especies que producen escasa cantidad de biomasa y que obstruyen el uso de la biocenosis.

Otro grupo de poblaciones está constituido por especies que producen biomasa de baja calidad antrópica y que terminan por reducir la capacidad sustentadora de la biocenosis.

Por ejemplo, en el caso de las praderas, algunas especies a pesar de producir una alta cantidad de biomasa, tienen un valor forrajero pequeño. En el caso de los bosques puede tratarse de que la proporción maderable de la productividad total sea muy baja.

Especies tóxicas

Especies que incrementan la inestabilidad del sistema, tal como pasa con aquellas que elevan el peligro de incendio o de erosión.

FACTIBILIDAD DE PREPARACIÓN DEL BIOTOPO. La pendiente de laderas puede hacer inconveniente el uso de maquinaria pesada, susceptible de emplearse para bajar los costos. La pedregosidad y rocosidad superficial o de las estratas superiores del suelo, también afectan las posibilidades de emplear maquinaria en la resiembra o plantación. La presencia de suelos inestables en sí o por efecto de su posición en la pendiente, viento, concentración hídrica u otros factores pueden hacer al medio abiótico erosionable en exceso, con lo cual los peligros de destrucción pueden ser tan elevados que no hagan aconsejable la edificación de la nueva biocenosis (Hull y Holmgren, 1964).

Los stands densos y desarrollados son indicativos de buenas características edáficas, condiciones hídricas favorables y, en general, de ecotopos de alta capacidad productiva. Las posibilidades de éxito en la edificación de nuevas arquitecturas son mayores, y la productividad de la fitocenosis es también elevada. Los beneficios obtenidos por la transformación compensan en un corto plazo el esfuerzo desplegado en el mejoramiento de la fitocenosis.

Los stands originales poco desarrollados no garantizan la calidad de la nueva arquitectura ni el esfuerzo que debe invertirse en su transformación. Esta sólo se justifica cuando el ecosistema transformado puede jugar un importante papel en el manejo y utilización del conjunto de ecosistemas, aun cuando su transformación considerada en forma aislada no compense el esfuerzo. Las fitocenosis de escaso desarrollo y que forman comunidades muy ralas, indican a menudo suelos pobres, clima inadecuado o, en general, biotopos desfavorables. Antes de tomar decisiones deben tenerse las precauciones pertinentes, de manera de poder evitar un fracaso posterior (Pechanec *et al.*, 1954).

Control parcial de especies constitutivas de las estratas leñosas. Las poblaciones de algunas especies correspondientes a estratas indeseables para la nueva arquitectura diseñada, pueden aparecer en la fitocenosis original con valores muy bajos de importancia relativa. El control de las estratas y poblaciones dominantes, puede hacer que se desocupen nichos y territorios, con lo cual se induzca un estímulo a poblaciones que originalmente presentaban un bajo valor de importancia relativa. El programa de control parcial de algunas poblaciones y estratas, debe considerar esta posibilidad. El control inicial o eliminación de la arquitectura original puede ser más intensivo, lográndose en esta forma la eliminación simultánea de aquellas poblaciones no dominantes pero susceptibles de transformarse en dominantes al no encontrarse en fitocenosis donde existan otras poblaciones capaces de desarrollar valores relativos de importancia más elevados. Las poblaciones no controladas en el proceso de eliminación pueden ser la fuente productora de diséminulas donde se inicie la reinvación del stand (Pechanec *et al.*, 1954).

Resiembra o replantación. La planificación de transformar la arquitectura original puede además incluir la edificación de nuevas arquitecturas a través de la resiembra artificial o del transplante de poblaciones mejoradas. En cultivos

este siempre es el caso, y en ecocultivos la resiembra o transplante se hace sólo en algunos casos y en forma parcial. La construcción artificial de la nueva arquitectura es necesaria en aquellas fitocenosis donde las especies deseables contribuyen con proporciones muy bajas de la arquitectura original.

En pastizales, se habla a menudo de valores inferiores al 20% la cubierta original. Muchos terrenos cubiertos de matorral o de mata no ofrecen las condiciones para la resiembra, debido a características edáficas, topográficas, de pedregosidad, pendiente, clima u otras.

Los mejores resultados se obtienen edificando la nueva biocenosis tan pronto como la biocenosis original ha sido eliminada. El momento oportuno de construcción, debe corresponder, sin embargo, a las condiciones climáticas y ambientales aconsejables (Pechance *et al.*, 1954).

Probabilidades de éxito. En el proceso de transformación del ecosistema original E_i por otro cualquiera E_j, debe establecerse la relación entre sus atributos y la productividad bruta pronosticada en términos probabilísticos. Dado que los estímulos y el comportamiento del sistema varían estacional y anualmente debido a factores ambientales externos, la productividad del sistema debe calcularse en términos probabilísticos, de acuerdo a los valores estadísticos que cuantifican la posibilidad de que el evento se presente. A menudo se ignora en el cálculo que cada vez que se efectúa un cambio se corre el riesgo de que el resultado final, expresado en términos de productividad bruta, o en algún otro parámetro, no corresponda a las predicciones. Ello significa que en la trayectoria planeada desde el sistema en estado E_i a un sistema en estado óptimo elegido E_o, no se logre llegar a esa meta, sino que realmente el sistema final desarrollado sea E_j, con lo cual el valor de la utilidad ecológica neta UN_j sería diferente al calculado para UN_o para el del ecosistema en estado óptimo. En la planeación de la transformación, debe por lo tanto incluirse dentro del cálculo de costos y beneficios, la interpretación y cuantificación probabilística de ello. Cada vez que se aplica un tratamiento, se corre el riesgo de lograr resultados inferiores, iguales o superiores a los pronosticados. El estudio de los eventos análogos acaecidos en el pasado, permite calcular o estimar las probabilidades que el evento ocurra en el futuro.

Los mejores ambientes abióticos ofrecen las mayores probabilidades de éxito en la edificación de la nueva arquitectura. Los primeros ecosistemas que se elijan para ser transformados deben ser aquellos con suelos profundos, con atributos físicos adecuados, fértiles y de buena calidad; y que corresponden a los más favorables. El crecimiento de las especies invasoras puede ser utilizado como indicador del potencial abiótico del medio. Las disponibilidades hídricas del lugar son importantes en predecir el éxito del establecimiento de la nueva arquitectura. Se considera que, en términos generales, en el caso de los pastizales, precipitaciones superiores a los 300 mm al año, aseguran frecuentemente un buen establecimiento. Precipitaciones menores, de 250 a 300 mm también pueden ofrecer buenas probabilidades de éxito. El riesgo de fracasar en el establecimiento aumenta en regiones áridas, donde la precipitación es inferior a los 250 mm al año. Aunque las probabilidades de éxito sean menores, el establecimiento puede ser igualmente satisfactorio, a pesar de las menores disponibilidades hídricas.

Posibilidades de manejo del área. El mejoramiento de biocenosis por medio de siembra y plantación sólo se justifica si, además, se controla el manejo del área. La regulación de la presión de cosecha, como asimismo de la época de utilización, debe quedar establecida en los programas de siembra. No tiene justificación sembrar o plantar artificialmente biocenosis, si no viene acompañada de la infraestructura que permita manejar adecuadamente la nueva arquitectura, y si no se le aplica el esfuerzo de mantención necesario para conservar su estado. Algunas arquitecturas, aunque son factibles de ejecutarse, son de tan difícil mantención que requieren de una inversión muy elevada de esfuerzo o costo de mantención (CM), razón por lo cual el resultado final en términos de utilidad ecológica neta (UN) puede hacerla inaconsejable debido a su alto costo de operación (CO).

Ningún programa de construcción de fitocenosis mejoradas puede llevarse a cabo bajo circunstancias donde, simultáneamente, no se planifique y ejecute un programa adecuado de manejo de la nueva arquitectura. El mal manejo o manejo sin controles adecuados, donde no se considere la mantención de la nueva arquitectura, conduce irremediablemente a la destrucción de la nueva biocenosis a través del proceso singenético natural o inducido antropogénicamente.

Justificación de los costos. En términos ecológicos, la justificación de los costos debe hacerse comparando la productividad bruta, los costos de operación y de transformación del ecosistema original y de la alternativa de transformación. La diferencia entre la productividad y el esfuerzo puede hacerse en términos de energía, materia, información o simplemente económicos, aunque en una primera instancia debiera utilizarse algún parámetro ecológico más bien que económico. No basta con que los costos estén justificados, sino que es necesario además contar con los medios necesarios para llevar a cabo la transformación.

La comparación entre el valor calculado de la utilidad ecológica neta del sistema original con la alternativa de transformación, es la primera evaluación de la ventaja o inconveniente de ésta. Además, deben considerarse las necesidades de inversión de esfuerzo o capital y las disponibilidades de ello. La decisión final ha de realizarse luego de analizar las ventajas comparativas de la inversión en relación a otros ecosistemas y actividades económicas o sociales. Finalmente la transformación sólo debe llevarse a cabo cuando se requiere la productividad adicional del sistema transformado.

En algunas regiones, por ejemplo, se considera acertado resembrar praderas cuando la productividad de forraje utilizable se aumenta desde menos de 50 kg/ha a 400/kg ha o más, o bien, cuando las ganancias del ganado aumentan desde 4 kg/ha de peso vivo a 40 kg/ha. La decisión final depende del precio de la maquinaria, fertilizantes, trabajo, ganado y otros aspectos económicos que controlan las utilidades.

Uso múltiple. La productividad bruta total del sistema debe ser analizada en términos generales, donde se considere a la totalidad de los productos cosechados tales como: fauna silvestre, recreación, agua de escurrimiento, néctar, granos ráíces, tubérculos, follaje y otros productos que directa o indirectamente pueden ser cosechados del sistema. Las comunidades naturales o artificiales más diversificadas contienen una mayor cantidad de nichos susceptibles de ser utilizados por organismos que canalizan su productividad a través de los cauces más diversos. La productividad total del sistema debe considerar el conjunto de cada uno de los productos, de su fracción cosechable y de su valor unitario. La decisión final debe hacerse en términos de la mejor combinación de alternativas de uso múltiple.

Circunstancias adecuadas de transformación. La transformación del ecosistema debe hacerse en circunstancias adecuadas. Para ello se requiere la sustracción de los elementos de la arquitectura original que no correspondan ser mantenidos, simultáneamente con la adición de los que deban ser incorporados. Dentro de este acápite se considera tanto a las condiciones adecuadas para la transformación como al momento oportuno en que ello se realice.

Elección de biocenosis. Las especies animales y vegetales que se incluyan en la nueva biocenosis y sus modalidades de organización deben, además, de ajustarse al medio programado, ser altamente productivas, corresponder a los valores de calidad antropogénica especificados y presentar grados de estabilidad correspondientes a las circunstancias singenéticas del sistema.

MANTENCIÓN DEL SISTEMA. La mantención del sistema, tanto durante su etapa inicial como madura, debe ser compatible con los requerimientos del modelo diseñado. En la práctica significa controlar la competencia que ejercen las malezas, los predatores y los parásitos que tienden a alterar el ecosistema diseñado, además de controlar a otros agentes ambientales que actúan sobre la biocenosis o ecotopo, que tienden a degradar la unidad ecológica.

Antes de procederse a tomar decisiones definitivas sobre transformaciones ecosistémicas, debe, por lo tanto, estudiarse cuidadosamente lo siguiente:

¿Dónde hacer las transformaciones?
¿Cuándo transformarlo?
¿Cómo ejecutar el proceso?
¿Qué elementos transformar?
¿Cuánto debe transformarse?
¿Cuál debe ser la frecuencia de transformación.

Alteración de biocenosis

El ecosistema natural, sometido a la acción de poblaciones periféricas humanas, ha seguido un modelo general de transformación hasta llegar al estado actual de arquitectura y funcionamiento. Las poblaciones periféricas más distantes de la población central, han concentrado su atención hacia productos de alto valor específico, de gran demanda y de características intrínsecas que permitan su transporte sin destruirse, es decir, que sean no perecibles. En las áreas periféricas, la población que explota la naturaleza mantiene nexos económicos con la población central que le proporciona las herramientas de explotación y le ofrece un mercado para los productos (Curtis, 1956).

Los bosques en las zonas periféricas donde existían condiciones favorables para la agricultura fueron removidos y reemplazados por cultivos y praderas. La biocenosis original de la zona periférica, originalmente cubierta del bosque natural, fueron limpiadas para despejar los terrenos y hacer agricultura. Los sitios elegidos inicialmente fueron los más favorables, pero paulatinamente, al agotarse los lugares más favorables, se habilitaron ecotopos cada vez menos favorables. La elección de los sitios se hizo por especies indicadoras de medios favorables. La biocenosis original fue destruida por los medios más variables de quema, corta, destronque, para concluir con la aradura del recurso. El rebrote de las especies leñosas se continuó controlando hasta terminar con su erradicación. El impacto del hombre en estos campos agrícolas fue el de la destrucción total de la vegetación original (Curtis, 1956).

La destrucción del sistema natural inalterado, se inicia con la caza y captura en trampas de

animales peliferos y de otros de caza mayor. El producto de esta cosecha, las pieles, pueden almacenarse durante toda la temporada de captura, para luego transportarse a distancias muy grandes y por caminos difíciles hasta alcanzar la población epicéntrica. El origen de la demanda está centrado precisamente en los núcleos urbanos, donde existe el poder de compra. Las herramientas de trabajo y los elementos de captura se elaboran también en esos centros.

Las poblaciones humanas locales, que han evolucionado y se han adaptado a regiones forestales y esteparias o pratenses han alcanzado, luego de períodos prolongados de residencia en una localidad, un cierto grado de equilibrio y estabilidad. La tasa de caza o captura de fauna silvestre, de parte de la población humana no logra sobrepasar ciertos límites, cuando el esfuerzo de captura por unidad de caza se eleva sobre las posibilidades de la población de cazadores.

Las poblaciones periféricas, en cambio, son más eficientes en las técnicas de captura que las locales. El objetivo de la caza es también diferente y la demanda del producto es prácticamente ilimitada. El deseo de acumular riquezas no tiene límite, pues, además no se requiere de una cosecha sostenida del producto. Luego de aniquilar la fauna de una localidad, la población periférica avanza hacia otra donde la riqueza zoocenósica sea mayor y así sucesivamente.

La etapa siguiente a la de cazador y atrapador indiscriminado de animales mayores es la de cosechador selectivo de los productos de alto valor, dentro de la fitocenosis. Esta serie se inicia y se continúa sucesivamente con otros de menor valor específico. La presión excesiva sobre las especies de mayor valor reduce la población de las mejores especies hasta que éstas terminan por extinguirse. La extinción de las poblaciones de especies productoras de tejido de mayor valor, reduce la competencia interespecífica y libera territorios que deben ser ocupados; las especies remanentes, de inferior calidad pero de mayor abundancia y las especies del sotobosque incrementan su importancia relativa.

La degradación de la biocenosis forestal y su transformación en otra dominada por especies de ínfimo valor maderable, hace que el ecosistema llegue a ser más valioso por la capacidad productiva del ecotopo que por el valor intrínseco de la fitocenosis. Este es el momento en que, en lugar de manejar la biocenosis para recuperarla, se procede en cambio a destruirla por medio del fuego u otras técnicas. Los restos vegetales no quemados se terminan de destruir por elementos mecánicos, manuales u otros medios. El terreno ya limpio se transforma en un ecosistema de cultivos, de praderas naturales o de renoval de bosque de bajo valor.

La continuidad y expansión de las poblaciones epicéntricas puede continuar hasta desarrollar nuevos centros urbanos de mayor tamaño y más exigentes en la demanda de recursos naturales. Los agrosistemas de los alrededores de los centros poblados y aquellos sistemas ganaderos de desarrollo reciente, ante la presión de cosecha cada vez mayor, pueden terminar, si no se toman las precauciones conservacionistas adecuadas, destruidos totalmente.

Los centros urbanos en desarrollo dependen para su subsistencia de la cosecha continuada de los productos originados en los ecosistemas de los alrededores. Cuando ellos son mal manejados o sobreexplotados, las biocenosis de los alrededores se deterioran y también los respectivos ecotopos, lo que provoca una minimización de la productividad. La capacidad sustentadora de los ecosistemas de la región puede disminuir hasta que el centro urbano se reduzca o termine paulatinamente por desaparecer al mismo tiempo que el ecosistema.

El sistema forestal natural, luego de su alteración por caza o atrapadura selectiva de vertebrados mayores, o incluso, luego de haber sufrido una cosecha selectiva moderada de algunos componentes de la fitocenosis y zoocenosis, puede ser manejado y mejorado. Su transformación en un sistema forestal antropogénico se logra luego de aplicar por algún tiempo principios fundamentales de manejo silvícola. Las prácticas de manejo que se siguen incluyen el control de las especies de baja calidad, eliminación de los ejemplares mal conformados, cosecha de los ejemplares maduros, desarrollo de condiciones favorables para la regeneración de las poblaciones de mejor calidad, resiembra o replante artificial de los claros, mantenimiento de la estructura por edades de la población de acuerdo a los patrones de optimización.

El ecosistema forestal antropogénico constituye la meta ideal desde el punto de vista productivo. En este sentido, es superior al modelo natural donde con frecuencia se hallan ejemplares decrépitos y sobremaduros, donde existe competencia y territorios ocupados por especies arbóreas de baja calidad, donde la estructura por edades es inadecuada y donde debido al desarrollo singenético avanzado, la productividad neta es muy baja y las cadenas detritófagas laterales son de importancia mayor.

En suelos de capacidad de uso forestal, la fisonomía vegetal ideal de la fitocenosis debe ser la correspondiente a bosque. La destrucción de la cubierta forestal y su reemplazo por otra de naturaleza pratense o de cultivos, puede originar problemas de degradación del ecosistema, al dársele arquitecturas que no corresponden a las características de estabilidad que deba tener el modelo, de acuerdo a los atributos del ecotopo.

En zonas periféricas de agricultura y urbanismo, los terrenos de peor calidad han permanecido inalterados y sólo modificados levemente por la acción antropogénica. Los mejores ecotopos han sido, en cambio, devastados (Curtis, 1956).

El sistema forestal natural, en etapas incompletas de destrucción del modelo arquitectónico original, puede ser regenerado siguiendo sólo el modelo de la convergencia ecológica natural. Los cauces de regeneración natural o sucesiones progresivas convergentes del modelo natural y el tiempo de esta transformación, pueden ser muy variados (Figura X-3).

La eliminación total o parcial de la biocenosis original libera territorios donde debe fundarse el nuevo modelo de sistema. La construcción del nuevo modelo puede, por lo tanto, efectuarse donde el sistema original se encuentra en grados de destrucción y traslado muy diversos que van desde una eliminación incipiente hasta la eliminación completa de la biocenosis. Con frecuencia se producen situaciones en las cuales mientras mayor es el grado de eliminación, mejor puede ser la construcción del nuevo modelo arquitectónico.

La edificación de un nuevo modelo arquitectónico a partir del remanente del modelo forestal original puede iniciarse en ecotopos desnudos como asimismo en biocenosis parcialmente destruidas y con grados intermedios de traslado o de eliminación de los restos biocenósicos. Las probabilidades de éxito de edificación del nuevo modelo, como asimismo el esfuerzo de edificación empeoran en biocenosis donde el grado de eliminación es menor. La continuidad del proceso destructivo forestal puede continuarse hasta concluir en la destrucción del ecotopo. La resultante más frecuente de la explotación forestal, con el único objetivo del lucro inmediato, es precisamente ésta.

Una de las modalidades de degradación ecotópica es la arcillización del suelo que se produce cuando los horizontes superiores pierden sus atributos estructurales, disminuyendo consecuentemente la infiltración y aumentando la erosión. Los suelos originales se decapitan y aparecen a la superficie los horizontes subsuperficiales anteriormente enterrados, donde la concentración de arcilla era elevada. Además, en otros suelos no decapitados, labores de aradura incorporan desde el subsuelo horizontes arcillosos, originalmente enterrados. El mayor contenido de arcilla puede aumentar la fertilidad, pero dificulta las labores de cultivación y del manejo del agua (Albrecht, 1956).

Los suelos de capacidad de uso pastizal y aquellos de capacidad de uso de cultivos pueden ser sometidos a la edificación de modelos arquitectónicos de acuerdo al esquema presentado en la Figura X-4. Si la capacidad de uso del suelo es inferior a la de cultivos y se edifica un modelo de agrosistema, incapaz de incorporarle la estabilidad ecotópica que el modelo requiere, en las etapas siguientes a la edificación se inicia el proceso destructivo. Las fuerzas de degradación sobrepasan a las de agregación y el ecotopo comienza a destruirse aceleradamente. La edificación de agrosistemas en suelos de cultivo no tiene el mismo fin. La estabilidad del modelo arquitectónico puede compensarse con las fuerzas de degradación, produciéndose así una estabilidad permanente.

El tejido vegetal producido por las praderas no es de utilización directa por el hombre. El principal valor de la pradera se logra sólo después que la productividad primaria ha sido convertida en alimentos concentrados de alto valor proteico, en forma de productos animales. La utilización primitiva de la pradera se hizo por culturas de cazadores o bien por explotación periférica de civilizaciones remotas de naturaleza agrourbanas (Curtis, 1956).

La transformación de praderas naturales provocadas por las poblaciones periféricas agrourbanas pueden seguir cauces diferentes de acuerdo a su origen y objetivo. Es posible, sin embargo, lograr establecer esquemas generales que expliquen el conjunto de estas transformaciones. El origen de tal conjunto de transformaciones es la pradera natural clímax.

Las poblaciones periféricas agrourbanas, a menudo, ante la urgencia y ambición desmesurada de cosechar riqueza atolondradamente, inician la caza descontrolada de la fauna mayor. El objetivo de esto es la cosecha de pieles, tejido muscular, dientes u otros tejidos del animal que pudieran tener gran demanda en las poblaciones epicéntricas. Las técnicas de caza y atrapadura permiten que se produzca una rápida devastación y aniquilación de las poblaciones naturales.

La disminución de la carga animal ocasiona un desequilibrio entre ésta y la capacidad sustentadora, que concluye en la subutilización o no utilización pratense. No es éste, frecuentemente, el caso, pues las poblaciones periféricas traen consigo ganado doméstico que se introduce en la pradera subutilizada. La persistencia de la fauna silvestre se considera como detrimente y competitiva y la presión sobre ella puede aumentarse hasta concluirse con su destrucción y erradicación.

La modelación del sistema ganadero de la región puede seguir objetivos y técnicas diferentes. Las alternativas finales se agrupan en cuatro categorías. En una se incluye al modelo de funcionamiento adecuado compatible con la arquitectura y productividad. La resultante de la aplicación de este cauce de transformación

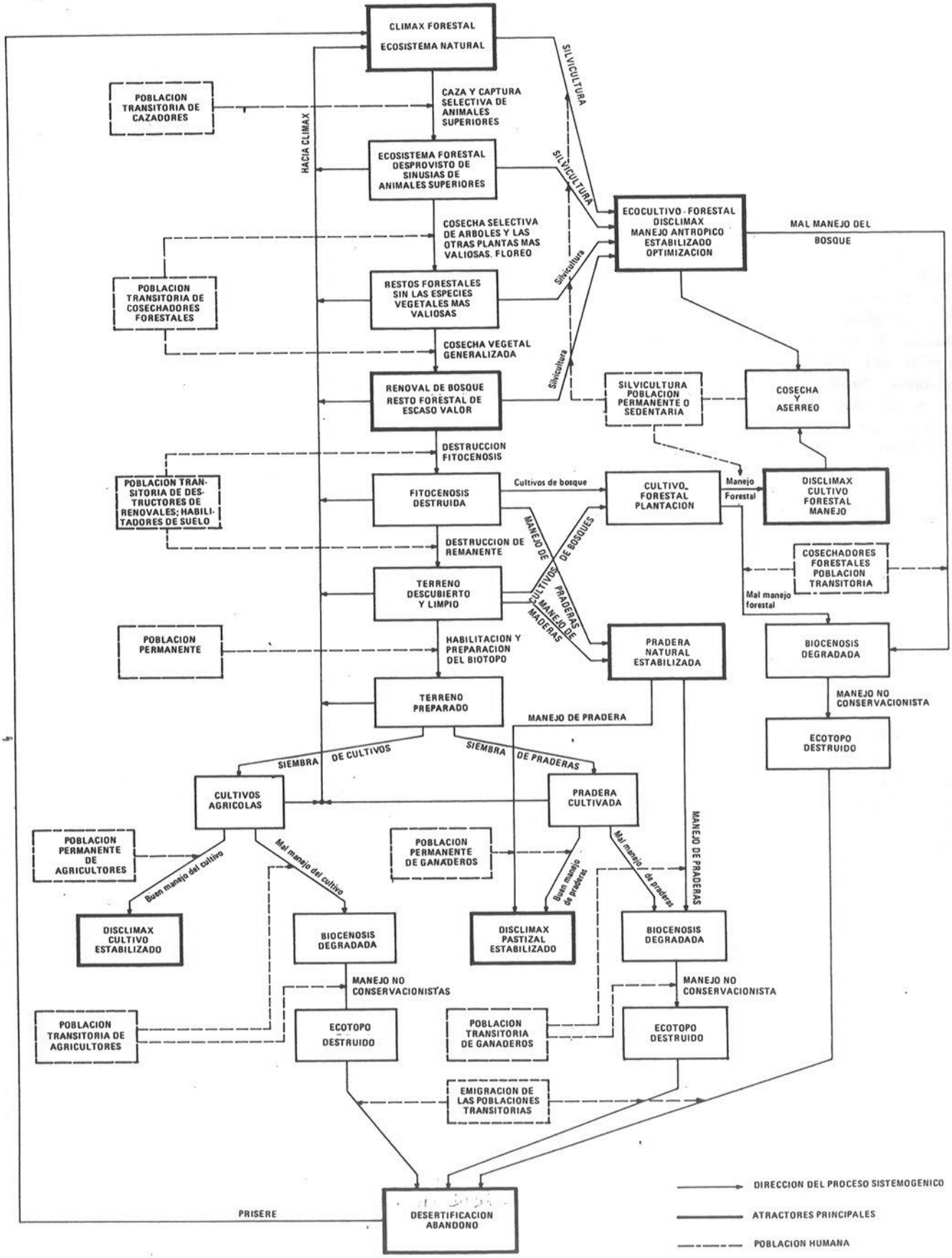


Figura X-3. *Esquema de las etapas y rutas de la transformación de las fitocenosis forestales.*

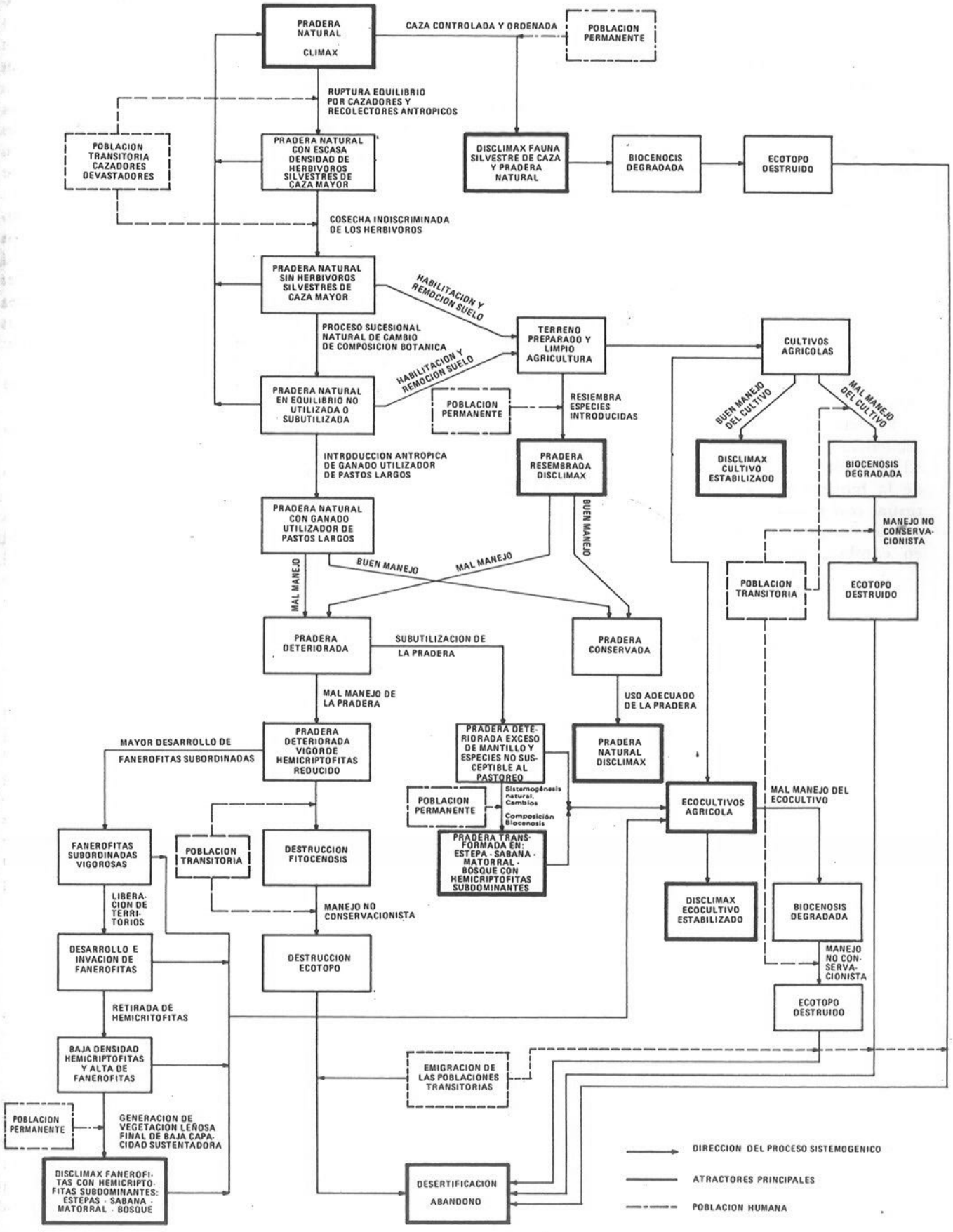


Figura X-4. *Esquema de las etapas y rutas en la transformación de la pradera natural clímax.*

concluye en modelos que se hallan en equilibrio entre la fitocenosis y la zoocenosis.

La sobreutilización, en cambio, puede destruir a la pradera y deteriorar al ecotopo, con lo cual la biocenosis se degrada. La prolongación del proceso concluye en la degradación ecotópica, consecuencia del proceso de retrogradación de la fitocenosis, con lo cual se minimiza la estabilidad del sistema.

Cuando la comunidad clímax natural corresponde al pastizal de hemicriptófitas con elementos intercalados de nanofanerófitas, subordinadas a las herbáceas, la sobreutilización del pastizal puede conducir a una invasión de leñosas que concluya en la transformación de éste en matorral o chaparral. Las estratas leñosas no deben, necesariamente, iniciarse en la etapa clímax, sino que pueden también ser el producto de invasión en etapas inferiores (González, 1975).

El deterioro pratense suele ser también la consecuencia de una subutilización prolongada. El modelo arquitectónico sufre la degradación de la biocenosis, pero la estabilidad general continúa, con lo cual el ecotopo se mantiene o incluso puede mejorar. La productividad de forraje, en cambio, se reduce. La resultante final puede ser un matorral, bosque o pradera, pero en todas las alternativas de productividad reducida.

En el estudio presentado por Tomanek y Albertson (1957) se llegó a la conclusión de que la utilización de la pradera modifica su fisonomía. Las especies pratenses de mayor estatura disminuyen en proporción a medida que las de menor estatura aumentan. Esto no puede ser considerado de manera absoluta para concluir que la estatura es un factor negativo para el pastoreo. En el caso particular del estudio presentado, se trata de especies que ofrecen una diferente adaptación anatomomorfológica al pastoreo. Los pastos altos y medios son más susceptibles de ser afectados por el ganado, los cuales, al utilizarse la pradera, disminuye su capacidad competitiva liberando territorios que son sucesivamente ocupados por pastos cortos.

En una de las localidades donde se hizo el estudio, el aumento de los pastos cortos fue desde un 5% en su contribución original en la pradera no utilizada a 90% en la sometida a uso intensivo. En la otra pradera estudiada, el aumento de los pastos cortos subió desde 16 a 90 por ciento. Las praderas intensivamente utilizadas están casi exclusivamente dedicadas a pastos cortos (Cuadro X-1).

Cuadro X-1. *Productividad estacional de la pradera sometida a tres intensidades de utilización en tres sitios, cerca de Atwood, Kansas durante una estación (Tomanek y Albertson, 1957).*

Ubicación	*Sinusia*	*Intensidad de utilización*		
		Sin utilización	*Pastoreo moderado*	*Pastoreo pesado*
		kg/ha		
Cumbre	gramíneas medias	221	97	—
	gramíneas cortas	973	620	471
	hierbas	357	27	11
	Total	1.551	745	482
Ladera	gramíneas medias	1.047	601	6
	gramíneas cortas	131	136	398
	hierbas	211	160	54
	Total	1.389	897	457
Bajo	gramíneas medias	1.984	1.086	751
	gramíneas cortas	30	147	187
	hierbas	128	69	562
	Total	2.142	1.360	1.479

La transformación de la pradera en un ecosistema de cultivos puede partir de la pradera natural o bien de los otros modelos de ecosistemas pratenses. La edificación del modelo agrícola suele hacerse a base de cultivos pioneros o en arquitecturas estabilizadas. En suelos de capacidad de uso no agrícola o en modelos mal diseñados, la transformación puede concluir en ecosistemas con el ecotopo deteriorado.

Es posible, como alternativa, construir un modelo de pradera artificial o pastizal. Al igual que en el caso anterior, la resultante puede ser el equilibrio fitocenosis-ecotopo. En modelos no estabilizados, en cambio, la resultante, teniendo suficiente tiempo, es la degradación o destrucción del ecotopo.

Eliminación de la arquitectura original

La limpia de la biocenosis original debe hacerse siguiéndose un orden determinado. La primera fase debe ser la elección de las áreas adecuadas para ser mejoradas. Se caracterizan por presentar condiciones naturales de fertilidad natural topografía, precipitación y otras compatibles con la producción y estabilidad del nuevo sistema planeado, simultáneamente con la conservación del ecotopo (Love, Summer y Osterli, 1952).

El proceso de transformación de la arquitectura original, por otra modelada científicamente y optimizada de acuerdo a las circunstancias particulares del lugar y del momento, debe seguir cuatro etapas fundamentales. Las dos primeras son de eliminación de la arquitectura original y las dos últimas de edificación de la nueva.

El ecosistema es una unidad funcional que se podría clasificar como viva, a pesar de que en estricto sentido no lo es, pues incluye un componente vivo, la biocenosis y otro abiótico, el ecotopo. Su funcionamiento, sin embargo, ocurre en torno a la unidad viva, aunque se trata de una relación causativa mutua entre la biocenosis y el ecotopo, en la cual ambos son simultáneamente causa y efecto.

El esfuerzo destructivo del ecosistema se debe concentrar en los componentes que le dan forma: la fitocenosis, la zoocenosis, los recursos y el hábitat. Las comunidades naturales forestales y de matorral mantienen una biomasa fitocenósica muy elevada; las comunidades pratenses, en cambio, mantienen una biomasa fitocenósica reducida, pero la zoocenosis es a menudo de mayor biomasa. Dentro del concepto de recurso, el edafótopo puede requerir modificaciones arquitectónicas complejas, como por ejemplo la destrucción de horizontes impermeables del subsuelo y la destrucción de microrrelieves y relieves que caractericen a la arquitectura original.

Aun cuando la totalidad del proceso de eliminación, a menudo se realiza en una sola etapa, corresponde a dos operaciones diferentes: una de destrucción y otra de traslado o remoción del remanente fuera del territorio ocupado por el ecosistema o conversión en otros productos que no dificulten posteriormente la labor de construcción o de utilización de la nueva arquitectura diseñada.

El esfuerzo requerido en cada una de las etapas de eliminación del modelo original, la de destrucción y la de traslado o conversión, es muy variable. Para ello debe conocerse la arquitectura original y final y las técnicas constructivas que van a emplearse.

Cualquiera que sea la estrategia de transformación de la arquitectura original hasta edificar la nueva arquitectura ecosistémica, las técnicas que se empleen deben ejecutarse en cuatro etapas bien definidas. Las dos primeras son de eliminación y las dos últimas de edificación:

eliminación
- destrucción
- remoción

edificación
- preparación del biotopo
- ~~de~~strucción.

CONS

En la primera etapa se destruye la biocenosis original pero el remanente o escombros de la arquitectura original continúa ocupando el territorio donde se encontraba originalmente. En la segunda etapa del proceso de eliminación se retira el exceso de biomasa transportándosele a otros lugares fuera de la superficie ocupada por el ecosistema, o bien se le incorpora al suelo o desintegra por el fuego u otros medios. En la tercera etapa se prepara el biotopo para el establecimiento de la nueva biocenosis. Se modifican los factores ambientales hasta ajustarlos a los requerimientos de la nueva arquitectura diseñada. En la cuarta y última etapa se construye el nuevo modelo de acuerdo al diseño previamente calculado.

Estrategias

Haciendo un resumen de los conceptos fundamentales de estrategias de eliminación que presenta la literatura relacionada con la transformación de biocenosis, se desprende que pueden agruparse en cuatro categorías principales:

—mecánicas,
—químicas,
—biológicas,
—píricas.

Las estrategias mecánicas consideran el empleo de la maquinaria agrícola en la labor de destrucción y remoción de la biocenosis original, o de su ecotopo, en el caso que ello sea pertinente. Las estrategias químicas, en cambio, utilizan los herbicidas como herramientas destructivas de la biocenosis original. Algunos productos químicos, que en lugar de tener un efecto negativo son estimulantes de algunos grupos de organismos, pueden también ser empleados con éxito en la remoción de algunas poblaciones nocivas. Se trata en este caso de fertilizantes minerales y de hormonas de crecimiento que estimulan a algunas poblaciones nocivas, las cuales van siendo desplazadas por las poblaciones dominantes.

Las estrategias químicas pueden aplicarse en diversas intensidades. El efecto del producto que se aplique puede ser total, y destruir en un corto plazo a la población tratada, a toda la biocenosis o bien, selectivamente, a sólo algunos organismos. En caso contrario, pueden actuar como estimulante.

Las estrategias biológicas de eliminación de la arquitectura biocenósica original se utilizan siguiendo dos rutas diferentes. Una de ellas consiste en la introducción de organismos especializados en la destrucción de otros, que pueden ser plantas o animales. Ello es empleado con frecuencia por los entomólogos en el control de algunas plagas animales y vegetales. La acción de estos organismos es frecuentemente muy especializada y se persigue a menudo eliminar sólo algunas especies de malezas o de plagas animales.

La otra ruta consiste en la introducción de organismos especializados directamente en el mejoramiento de la biocenosis, a través de su acción sobre el sistema ecológico. Ejemplos de este proceso biológico de transformación son las poblaciones de plantas estabilizadoras de dunas, tales como *Ammophila arenaria*, cuyo objetivo es estabilizar el suelo, simultáneamente con transformar sus características físicas y químicas.

La introducción y manejo de ganado en el ecosistema es sólo un caso tipo de estrategia biológica de eliminación y control de poblaciones. La utilización prolongada de la pradera por el animal concluye por transformar al ecosistema completo, a no ser que el manejo que se le aplique sea coincidente con su arquitectura, siendo ésta una de las estrategias más eficientes y difundidas en la transformación de ecosistemas.

Finalmente, se tiene la acción pírica, que es otra de las estrategias más difundidas de transformación arquitectónica de algunos ecosistemas especialmente de bosque y de pastizal. El fuego, bien manejado y controlado con un criterio conservacionista puede concluir en provocar transformaciones favorables, de acuerdo a los objetivos que se persigan en la eliminación de la arquitectura original. El mal manejo del fuego, sin embargo, puede conducir a la destrucción de la biocenosis y consecuentemente del ecotopo.

La transformación del biotopo o hábitat de la biocenosis es una manera indirecta de desencadenar otras transformaciones más complejas, que a la larga alteren completamente la biocenosis. Un ejemplo de ello puede ser la adición de agua de riego o la construcción de drenes, donde por el sólo hecho de modificar el biotopo se produce un desequilibrio entre la biocenosis y el medio abiótico. En el proceso de transformación autógena de la biocenosis para ajustarse y equilibrarse con su medio, ocurren transformaciones internas que conducen a ecosistemas que pueden ser arquitectónicamente y de comportamiento muy diferente del original (Candia *et al.*, 1976).

A continuación se indican algunas de las estrategias de eliminación más frecuentemente empleadas en la transformación de arquitecturas. Las estrategias químicas y biológicas no se indican en detalle; pueden ser consultadas en otros trabajos relacionados directamente con el tema.

Desenterradura. Consiste en desarraigar individualmente a los ejemplares de especies indeseables per sé o por alguna razón arquitectónica específica. La profundidad de desarraigamiento del ejemplar puede ser muy variable, tratándose de minimizar el esfuerzo de extracción, simultáneamente con maximizar la mortalidad.

El esfuerzo de movimiento del suelo de los espacios interplantas debe ser mínimo, por cuanto sólo debe alterarse el suelo de los alrededores de la base de la planta. Esta técnica se emplea de preferencia con herramientas manuales propulsadas con energía mecánica generada en el trabajo humano. También se emplea maquinaria pesada en circunstancias ocasionales, especialmente cuando se trata de erradicar individuos de gran tamaño. Raramente se emplea en la habilitación de grandes superficies cubiertas de matorral o de bosque. Su aplicación está raramente circunscrita a este sólo método, aplicándosele generalmente en combinación con otros.

El hecho de destruir el ejemplar, simultáneamente con su desarraigamiento tiene la ventaja de hacer más simple la operación de traslado. La construcción de la nueva arquitectura también se favorece, pues el terreno puede quedar completamente libre de remanentes, ya que el traslado de la fitocenosis original se simplifica. Es ideal cuando la construcción de la nueva arquitectura requiere de una preparación intensiva del suelo para el establecimiento de la diséminula.

Polea manual. Es un implemento manual, de bajo costo, que requiere además una potencia de propulsión reducida. La técnica consiste en tirar árboles y arbustos leñosos y rígidos por medio de una polea que está unida a la base de otro árbol. El efecto es de desarraigadura por medio de palancas, ya que la unión de la polea al suelo le da mayor solidez a ésta, aunque esté unida a un ejemplar algo más pequeño. La técnica es eficiente y simple. Es de amplia difusión en algunas regiones de matorral.

Corta. Técnicas muy variadas pueden aplicarse al emplear este método; corrientemente se usa hacha, sierra manual o mecánica, pero su efectividad es muy limitada en el control de especies leñosas. El método consiste en separar un porcentaje muy grande de la parte aérea de la base de la planta, que permanece unida a las raíces. Algunas especies han demostrado su incapacidad de rebrotar al ser cortadas en la base del tronco, de los tallos, o de los culmos. Destacan entre éstas algunas coníferas, pero también existe adaptabilidad de algunas especies herbáceas anuales y perennes.

La operación de traslado del tronco y de las ramas situadas sobre el corte puede ser sencilla. No ocurre lo mismo con el remanente de tronco y de sistema radical, el cual, si fuera necesario trasladársele fuera del sector, significaría incurrir en una operación muy difícil y costosa. Cada ejemplar debe ser desenterrado, lo cual si se trata de especies leñosas de gran tamaño, puede requerir del empleo de maquinaria pesada.

El método de corta se emplea cuando la nueva arquitectura corresponde a la de una pradera, corrientemente la pradera natural. Bajo tales circunstancias no es a menudo necesario trasladar los restos de ejemplares de leñosas que permanezcan sobre el terreno. El proceso de descomposición natural puede terminar por destruirles. Ocasionalmente este proceso puede ser coadyuvado por el fuego.

Anilladura. Es el proceso de destruir ejemplares de plantas leñosas por medio de incisiones en la corteza que llegan hasta el cambio. El desprendimiento de una faja anular de corteza, donde está contenido el floema, impide el movimiento de savia elaborada hasta el punto en que, eventualmente, el árbol muere por inanición de alimentos elaborados en los tejidos situados bajo el anillo descortezado. La remoción del cambio impide a su vez la regeneración del tejido removido.

El método en sí es muy antiguo, pero es lento y sólo se le usa en la destrucción de ejemplares aislados o en muestras pequeñas. Los restos del ejemplar pueden luego de ser cortados y removidos o de lo contrario permanecen en el mismo lugar hasta que lentamente se van descomponiendo.

Cuando se trata de construir nuevas arquitecturas de praderas, puede que no se requiera trasladar los restos de la fitocenosis original fuera de la bioma; en ese caso, se les deja que se descompongan en el lugar mismo donde se les ha destruido. En los ecotopos donde se pretende construir una nueva arquitectura de cultivos, puede ser luego necesario proceder a remover el remanente.

La anilladura de árboles va, a menudo, acompañada de la aplicación de herbicidas en la incisión anular. El proceso de muerte del árbol se hace en esta forma más eficiente y el herbicida se propaga más efectivamente en el árbol. La época de tratar los ejemplares con este método varía de una localidad a otra y de acuerdo con la especie que se trate. En general, los mejores resultados se obtienen cuando el movimiento savial es más intenso, lo cual ocurre a fines de primavera y verano.

Bulldozer. La destrucción de la fitocenosis empleando bulldozer es una de las formas más eficientes y tradicionales de transformar a la arquitectura ecosistémica original. La lámina de bulldozer actúa empujando las plantas o tirando de las raíces, de manera tal que desarraiga y, por ende, destruye los ejemplares de vegetación. La remoción del suelo por la lámina metálica se trata que sea mínima y que sólo ocurra como consecuencia de la acción de empujar la vegetación. Sólo los horizontes superficiales del suelo son alterados en la acción de desarraigar la vegetación y ocasionalmente, contiguo a los especímenes de mayor profundidad radical.

Existen varios tipos de lámina de bulldozer que pueden ser empleados en la eliminación de la fitocenosis. Las variaciones residen en la continuidad de la lámina, que puede ser continua o discontinua, en forma de reja. Otra fuente de variación está en el borde inferior que puede ser liso, dentado o con cuchillos. Otro origen de las diferencias reside en el tamaño de la lámina, lo cual está relacionado directamente con las características de la vegetación y con la potencia de la maquinaria empleada.

El empleo de bulldozer es más indicado en stands abiertos, donde existen árboles grandes o arbustos que deben ser desarraigados individualmente. Además, no es indicado para suelos rocosos, donde no es posible emplear maquinaria que controle segmentos muy amplios. Algunos modelos de bulldozer son indicados en el control de vegetación de mata, tal como ocurre con *Opuntia.* Los dientes distanciados de la lámina desarraigan la vegetación simultáneamente con remover levemente la superficie edáfica y preparar la cama de semilla para el nuevo modelo.

El empleo del bulldozer no es adecuado, sin embargo, en la destrucción de stands densos de

Prosopis o bien del matorral donde algunas especies se propagan por rebrote de sus raíces. En todo caso, si se utiliza esta maquinaria, bajo circunstancias como las indicadas, el tratamiento general debe venir acompañado de otras prácticas de control. Frecuentemente, con posterioridad al tratamiento, comienzan a aparecer y a multiplicarse los ejemplares aislados que no fueron controlados, siendo entonces necesario recurrir a una segunda aplicación del tratamiento.

La efectividad de la aplicación del tratamiento varía de acuerdo a la época en que se controle la vegetación original, siendo frecuentemente mayor durante el verano, aunque puede emplearse en cualquier época. El esfuerzo de aplicación del tratamiento puede ser mayor cuando el suelo está seco y duro. El control previo a la época de establecimiento de la nueva fitocenosis permite simultáneamente preparar la cama de semilla.

Una última operación, subsecuente a la destrucción de la fitocenosis, es la de traslado del remanente vegetal. Esto se hace amontonando con la misma lámina del bulldozer, los restos vegetales, para luego ser quemados o bien dejar que se descompongan. El resto del terreno se ocupa en la construcción de la nueva arquitectura.

Cadenas. La destrucción de la fitocenosis con cadenas es un método que ha recibido la atención de los especialistas desde hace ya mucho tiempo. El método consiste en tirar con dos tractores una cadena pesada de más de 30 metros de largo. El paso de la cadena contigua a la superficie del suelo va quebrando, doblando o desarraigando la vegetación de las especies leñosas del lugar.

Corrientemente se emplean cadenas de barco pesadas, de más de 35 kg por eslabón. El objetivo de darle gran peso a la cadena es hacer que su acción se ejerza contiguo al suelo y no que se deslice sobre la copa de los árboles o del matorral. El ángulo de acción en relación al tronco de los árboles o arbustos es más favorable cuando la altura de la cadena sobre el suelo se reduce. Es por ello, que el porcentaje de plantas destruidas o desarraigadas es también mayor.

No es necesario que se trate solamente de cadenas. Puede también emplearse un cable grueso al que se agrega pesas con el objeto de mantenerlo más próximo al suelo. Puede también emplearse cadenas de oruga de tractor, las que son más efectivas por ser de mayor peso.

La baja efectividad del método está compensada con su bajo costo, siendo corrientemente de baja efectividad en la destrucción de fitocenosis. Su efectividad es mayor cuando se aplica a la vegetación que ocupa suelos delgados y sueltos donde los ejemplares se desarraigan más fácilmente. Además, el cadeneo de árboles y arbustos, con un solo tronco grueso y rígido es más afectivo que su aplicación a ejemplares de tronco flexible y ramificado desde la base.

Bajo circunstancias como las expuestas, la efectividad del método puede ser sólo temporal. Además, su aplicación puede estar limitada a los medios edáficos, circunstancias y formas vitales donde la efectividad puede ser elevada. Una de las estrategias empleadas para aumentar su efectividad consiste en hacer una segunda pasada de la cadena, pero esta vez en dirección opuesta a la primera, con lo cual el porcentaje de desarraigadura y mortalidad fitocenósica se eleva considerablemente.

La efectividad del método debe ser evaluada en torno a los requerimientos necesarios para la nueva arquitectura del sistema. Si el objetivo es solamente lograr una destrucción parcial de la fitocenosis original, destruir las sinusias leñosas no forrajeras y eliminar la competencia por luz, agua y nutrientes de las estratas superiores, su efectividad puede ser considerada como elevada. Bajo tales circunstancias, la nueva arquitectura es el resultado de la construcción espontánea en base a los remanentes y expansión de las estratas herbáceas que originalmente se encontraban subyugadas al dominio de las estratas leñosas superiores. El ganado, después del tratamiento de cadena, se logra tener acceso al matorral o bosque y puede penetrar y deambular en busca de su alimento.

La efectividad del cadeneo no es elevada cuando se le emplea como única estrategia de control. El empleo combinado con cuchillas subsoladoras hacen de este método altamente efectivo. Otra alternativa que puede emplearse es su uso combinado con animales de ramoneo, que consumen los brotes tiernos del matorral o bosque caído. Entre estos, cabe destacar la sobreutilización de la vegetación con cabras, lo cual, además de controlar el rebrote produce alimentos de consumo humano.

El cadeneo de algunas especies de plantas invasoras y menos deseables que se pretenda controlar puede producir efectos antagónicos con los de los objetivos; pueden transformarse en una técnica eficiente de multiplicación y diseminación de especies-malezas. El arrastre de la cadena sobre el suelo mulle y pulveriza las partículas, hasta el punto de dejar una cama de semilla que puede ser inadecuada para la construcción de la nueva arquitectura ecosistémica, pero puede ser adecuada para el establecimiento de las especies-malezas originales.

La cadenadura traslada una porción de la vegetación desarraigada, pero en forma desordenada e incompleta. La operación de traslado puede hacerse empleando equipo y técnicas de amontonamiento, o bien estimulando la descomposición de los restos orgánicos ya amontonados.

El grado de distribución o amontanamiento que se le dé al proceso de eliminación, depende de la nueva arquitectura que se pretenda construir y de las técnicas a emplearse en la construcción.

Rieles. Es un implemento que se utiliza en la destrucción de nanofanerófitas bajas o mata. El implemento, que consiste en un conjunto de 3 a 9 rieles de ferrocarril armados en paralelo y unidos por medio de cadenas, lo cual le da flexibilidad a la estructura. En lugar de cadenas pueden unirse con barras de hierro y soldadura.

La forma angulosa de los rieles permite tirar, arrastrar y desarraigar las nanafanerófitas simultáneamente con remover la superficie del suelo. Dadas las limitaciones del tamaño, resistencia y peso del implemento, no es de aplicabilidad en vegetación de mayor altura de árboles, arbolillos y nanofanerófitas de gran estatura. El implemento produce un efecto marcadamente direccional en su acción de voltear los ejemplares que forman el matorral bajo. Un alto porcentaje de ellos permanece parcialmente arraigado luego de la primera pasada del riel. Es por ello que a menudo, se justifica la aplicación de una segunda pasada de implemento, pero esta vez en sentido contrario.

Un efecto indirecto de la destrucción del matorral bajo es la remoción de la superficie edáfica, formando una cama de semilla. La destrucción de la fitocenosis no es selectiva, pudiendo destruirse junto con las especies menos deseables del matorral bajo, los ejemplares de especies de las mismas sinusias que existen en la comunidad. Las sinusias de hemiriptófitas, escapan sin embargo a la acción del implemento. La aplicabilidad del implemento se circunscribe, por lo tanto sólo a biocenosis intercaladas de especies leñosas deseables, o donde su importancia relativa es muy reducida, o donde éstas, por sus características anatomomorfológicas no son afectadas por la acción del implemento.

Rodillos con cuchillas. Es un implemento diseñado para la destrucción de matorrales bajos. Consiste en uno o varios rodillos que pesan entre 7 y 9 toneladas cada uno. En la superficie, y en forma radial o perpendicular al perímetro contienen cuchillas longitudinales, y que van cortando y comprimiendo la vegetación contra el suelo (Figura X-5). La presión ejercida por la cuchilla es de 2.000 kg/m a 2.500 kg/m lineal, cuando se trata de matorral más denso y de mayor tamaño. La separación entre cuchillas fluctúa entre 20 cm y 35 cm.

El método es barato pero su efectividad es limitada y restringida dentro de valores de mortalidad frecuentemente muy bajos. Su aplicación debe ser combinada con otras técnicas de destrucción tales como el fuego, el ramoneo intensivo con caprinos o el control con herbicidas; de lo contrario, el rebrote del arbusto es abundante y consecutivo al tratamiento.

Simultáneamente con destruir las especies leñosas, se da mullimiento y firmeza al suelo. Es por ello que el rodillo acuchillado se menciona también entre los implementos de preparación de cama de diséminula. Cuando se trata de efectuar simultáneamente las etapas de destrucción del modelo original y de construcción del nuevo modelo se le acopla al tractor o al rodillo mismo, el cajón sembrador u otros aditamentos requeridos para la siembra.

Trituraduras. Son implementos accionados por el tomafuerza del tractor y propulsados por el tractor en movimiento. Consiste en un juego de cuchillas fijas en forma de hélice horizontal o bien de cuchillas móviles o de cadenas. Los implementos del primer tipo son más sólidos y se utilizan de preferencia en la trituración del matorral bajo, con troncos de hasta 7 ó 10 cm. de diámetro. Se denominan genéricamente chapoleadoras devastadoras o giramore. Los restos triturados se depositan sobre el suelo. El tipo de implemento con cuchillas móviles se utiliza en la trituración de tejido vegetal más tierno; siendo su nombre genérico, chopper.

El efecto de la trituradora es sólo temporal y limitado a algunas especies y sinusias. El rebrote es comúnmente prolífero y la resultante final es la construcción de fitocenosis de matorral de mayor dominancia que la original. No ocurre lo mismo cuando el tratamiento de eliminación por medio de trituradoras del tejido vegetal se combina con otras estrategias mecánicas, químicas o biológicas.

Segadoras. Son ideales para el tratamiento de pequeños arbustos y malezas herbáceas no palatables. El tratamiento se repite cada uno a dos años para mantener la estructura fisionómica de algunas praderas herbáceas. En lugar de segadora puede emplearse cabras o herbicidas.

El tratamiento es generalmente más efectivo durante la primavera, cuando la vegetación crece activamente, y antes de la floración. La altura, frecuencia y época de siega está relacionada con la arquitectura fitocenósica y la fisionomía de las invasoras. Puede usarse segadoras de tracción animal o mecánica.

Rotovator. Implemento giratorio accionado mecánicamente por el motor del tractor y propulsionado por el mismo equipo que le imparte su accionar. La acción del implemento es de trituración del vegetal y de mullimento y remoción del suelo. Se emplea de preferencia en la destrucción de rastrojos o comunidades vegetales herbáceas de baja dominancia.

Disqueadura y aradura. En el proceso de destrucción de la vegetación se emplea, a menudo, arados de punta y de disco, además de rastras de disco. Las características de estos implementos

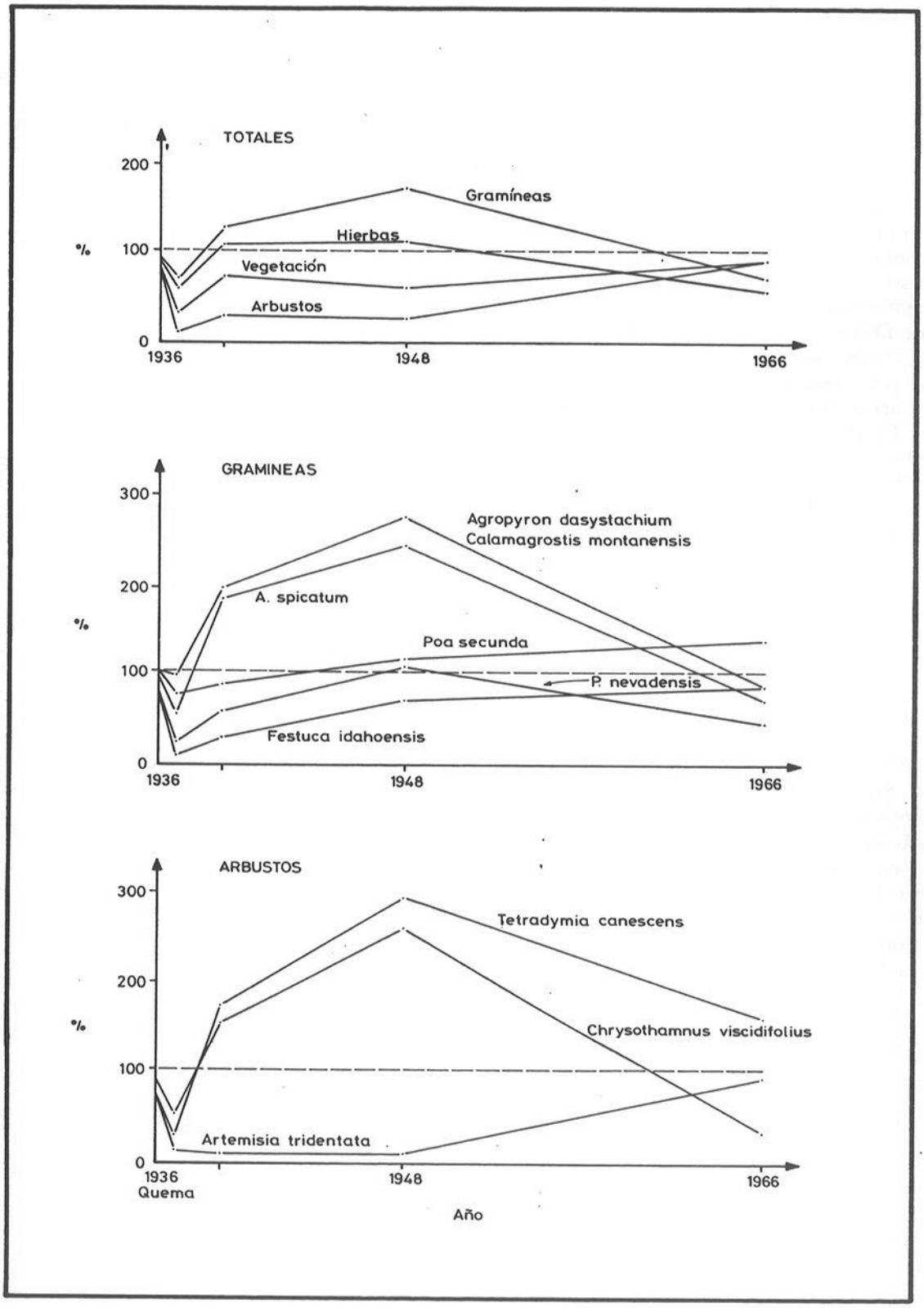


Figura X-5. *Tendencia de la sucesión secundaria postpírica en terrenos dominados originalmente por mata* Artemisia tridentata. *El gráfico superior da valores totales, el gráfico medio se refiere a la tendencia de las gramíneas y el gráfico inferior se refiere a las especies de mata (Harniss y Murray,* 1973).

deben de ajustarse a las condiciones edáficas, fitocenósicas y a la potencia del equipo de propulsión. La acción del implemento puede variar dentro de márgenes estrechos, de acuerdo a las características de construcción.

Los arados de punta sólo se emplean en la destrucción de vegetación herbácea o otras sinusias tiernas, donde la copa del matorral bajo es rala o ha sido triturada con otros implementos. El suelo debe estar libre de troncos que pudieran obstruir la acción del implemento.

Los arados y rastras de disco, generalmente de gran tamaño y peso, se emplean de preferencia en las labores de destrucción de la fitocenosis original. Su uso se limita al matorral ralo achaparrado con sistema radical superficial, y en suelos arables. El control de la vegetación es total, pues además de destruir a las leñosas, destruye a las gramíneas y hierbas que crecen en la localidad. Es por ello que, en las biocenosis donde existe un alto porcentaje de hemicrifitófitas deseables, no es indicado el uso de estos implementos.

El suelo puede quedar mullido en exceso por lo cual las operaciones de siembra, en ese caso, se dificultan; haciendo necesario el tratamiento con rodillos pesados para compactar la cama, antes de procederse a construir la nueva arquitectura. La operación es más costosa que con otros métodos. Simultáneamente, con la acción destructora de la vegetación, puede establecerse la nueva fitocenosis ya que el suelo va quedando preparado. Para ello, es necesario adicionarle al equipo cajones sombradores y sus accesorios para derramar la diséminula, enterrarla y cubrirla, de acuerdo a las especificaciones de construcción.

Cuchilla subsoladora. El implemento cortante es una cuchilla horizontal, que se introduce en el perfil, siendo la profundidad de operación frecuentemente de alrededor de 30 cm, y dependiendo de las características morfológicas y fisiológicas de la vegetación que debe ser destruida. La profundidad de corte debe ser aquella que optimice la mortalidad de la vegetación que se pretende destruir. El ancho de la cuchilla es variable de acuerdo a la potencia de la maquinaria empleada en la propulsión del implemento, llegando en algunos casos a ser superior a 2 ó 3 m.

El implemento acciona generalmente detrás del tractor, aunque ocasionalmente algunas cuchillas se instalan delante de él. El tratamiento de la cuchilla subsoladora se recomienda para ser aplicado en matorrales de mayor densidad y altura que donde se pueden aplicar otros tratamientos. Su efectividad suele ser alta, especialmente si se hace en suelo seco.

El espectro de acción sinusial es muy amplio, destruyendo, además de las nanofanerófitas, a hemicriptófitas y terófitas. Su aplicación no es recomendable donde existen poblaciones densas y de gran dominancia de especies herbáceas forrajeras. El tratamiento es especialmente indicado para la destrucción de especies donde otros tratamientos han demostrado ser ineficientes, tales como en las fitocenosis no controlables con herbicidas y otros implementos mecánicos. La efectividad puede ser alta, llegando a destruir la casi totalidad de los arbustos indeseables. Además de la acción propia del implemento como destructor, produce un efecto indirecto de mullimiento, efecto que puede ser aprovechado en la construcción inmediata de la nueva arquitectura.

Algunos implementos llevan, unidas a la cuchilla, aletas verticales que realizan una labor de rotura de terrenos, mullimiento y desarraigamiento de la vegetación. La cama de semilla puede quedar preparada en la operación, aunque las partículas de suelo se desmenucen de manera excesiva. Debe, entonces, procederse a compactar el suelo con rodillos. Es posible retirar el remanente vegetacional amontonarlo para facilitar las labores de construcción de la nueva arquitectura. Además, esta labor facilita el control del rebrote del matorral controlado. En el Cuadro X-2 se resume de la acción de los principales métodos de destrucción de la fitocenosis.

Los métodos de propulsión del equipo empleado en la destrucción de la vegetación pueden ser de naturaleza variada. Se clasifican en las siguientes categorías: manual, animal, motores pequeños, maquinaria liviana y maquinaria pesada. En la elección del equipo debe analizarse los costos, labor que se desea realizar, disponibilidades de equipo y tiempo necesario para realizar el trabajo.

Los restos fitocenósticos dificultan, a menudo, las labores de construcción del nuevo diseño arquitectónico. Es por ello que es necesario deshacerse de la biomasa remanente o transformarla en un producto de mayor interés y utilidad. Existen tres estrategias fundamentales, las cuales emplean una diversidad muy amplia de técnicas en su aplicación y que pueden agruparse en tres categorías: traslado, descomposición biológica y combustión.

El traslado de los restos vegetales y animales de la arquitectura original puede ser un proceso costoso. El esfuerzo de traslado depende de la biomasa que deba ser trasladada y de sus características. Cuando se trata de operaciones extensas, donde hay restos lignificados y biomasas remanentes elevadas, se procede corrientemente a amontonar la vegetación en sectores reducidos. En esta forma el resto del terreno queda limpio de residuos vegetales y así puede construirse el nuevo diseño.

Cuando se desea trasladar los restos vegetales a través de distancias cortas, especialmente cuando el volumen que debe trasladarse es eleva-

Cuadro X-2. *Acción eliminadora y constructora de los principales métodos de destrucción de la fitocenosis.*

Procedimiento	*Acción destructora*						*Desintegración-descomposición*			*Preparación de suelo*		*Establecimiento*
	Empujar y desarraigar	*Tirar, quebrar desarraigar*	*Corta de raíces*	*Corta troncos y ramas*	*Compresión y quiebra*	*Innanición*	*Traslado*	*Descomposición*	*Combustión*	*Mullimiento*	*Compactación*	*Siembra*
Bull dozer	x	–	x	–	–	–	x		–		–	–
Rastra	x	–	x	–	–	–	x	–	–	–	–	x
Arado	x	–	x	–	–	–	–	–	–	x	–	x
Cadena	–	x		–	–	–	x	–	–	–	–	–
Cable	–	x	–	–	–	–	x	–	–	–	–	–
Riel	–	x	–	–	–	–	–	–	–	x	–	x
Roldana manual	–	x	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Desenterradura manual	–	–	x	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cuchilla subsoladora	–	–	x	–	–	–	–	–	–	x	–	x
Cultivadora	–	–	x	–	–	–	–	–	–	x	–	x
Hacha	–	–	–	x	–	–	–	–	–	–	–	–
Sierra manual y mecánica	–	–	–	x	–	–	–	–	–	–	–	–
Trituradora tipo giramore	–	–	–	x	–	–	–	x	–	–	–	–
Trituradora tipo "chopper"		–	–	x	–	–	–	x	–	–	–	–
Segadora barra	–	–	–	x	–	–	–	x	–	–	–	–
Rodillo con cuchillas	–	–	–	–	x	–	–	–	–	x	x	x
Incición anular	–	–	–	–	–	x	–	–	–	–	–	–

do, la operación se realiza con equipo de bulldozer u otro que empuja y arrastra sobre el suelo los restos vegetales hasta el lugar donde se amontonan. En vez de arrastrar los restos vegetales, pueden trasladarse en vehículos con ruedas o esquíes que hacen una labor más eficiente, particularmente si se trata de distancias mayores y de volúmenes pequeños, pero su costo es obviamente mayor.

La descomposición biológica es el proceso normal de circulación biogeoquímica de la biomasa ya formada. Su operación es lenta, pero eficiente. En sistemas que funcionan normalmente, es el proceso ideal de descomposición de los restos vegetales y animales. Además de ser económico, en términos de esfuerzo antropogénico, es autorregulable y libera lentamente los nutrientes para que vuelvan a ser utilizados.

Este método presenta inconvenientes si se trata de incorporar y descomponer volúmenes elevados de restos vegetales, como es el caso de la transformación de biomas forestales y de matorral, a praderas y cultivos. En ambientes cálidos y húmedos el proceso es más rápido. La adición de nutrientes minerales, especialmente de nitrógeno, puede acelerar aún más el proceso.

Algunos de los procedimientos de destrucción de la fitocenosis, que han sido discutidos, desarrollan una acción de incorporación de restos vegetales al sustrato; con ello estimulan la acción descompositora.

Cuando se trata de hacer desaparecer grandes volúmenes de biomasa, el proceso más eficiente es, con frecuencia, la combustión. La quema de la biomasa en pie libera los nutrientes minerales atados a la materia orgánica de la biocenosis original. Algunas biomas pueden ser eficientemente quemadas sin haber sido tratadas previamente. Otras, en cambio, requieren de la aplicación previa de herbicidas para mejorar las características de combustión. La corta, la desarraigadura o la destrucción de la vegetación en general, mejora las condiciones para lograr una buena combustión.

Concha (1969) analiza las etapas que se siguen en la región de Magallanes en el mejoramiento de las praderas. De acuerdo a la vegetación original, la maquinaria empleada y la transformación misma es también diferente, lo cual se cita a manera de ejemplo. En la zona de las estepas, las labores de preparación de suelo son superficiales, ya que los suelos son delgados y la vegetación es de coironal. Los principales trabajos son:

Rotura con rastra offset. El suelo se fragmenta y la vegetación se destruye y deja secar.
Quema. El objetivo es eliminar la materia orgánica seca, producto del coironal original.
Rastraje. Dos o tres, según la eficiencia de la quema. Una buena quema destruye el 70 y el 80% de la materia vegetal seca depositada sobre el terreno.
Siembra. Se hace con sembradora de rodillo tipo Brillion.

En la zona de los matorrales, los suelos son algo más profundos y la vegetación más densa y de mayor estatura. La especie dominante es mata verde *Chilliotricum dilusum* junto con algunas especies herbáceas perennes.

En esta zona, la habilitación del terreno se inicia con la destrucción del matorral, que se hace de diversas formas, de acuerdo con las circunstancias. La rotura de la mata puede hacerse con rastras de gran tamaño. Luego se dejan secar y se produce la quema. Otra forma de destruir la mata es mediante el empleo de cadenas pesadas arrastradas por dos tractores. El inconveniente de dicho método es que no quiebra algunas matas. A las plantas más jóvenes sólo las dobla y entierra, por lo cual el fuego posteriormente no se propaga bien. Una tercera alternativa es el empleo de cortadoras rotativas. El trabajo con equipo es lento debido a que debe emplearse tractores oruga, y al ancho reducido de la cortadora. El empleo de herbicidas aún no se ha estudiado en detalle. Las etapas pueden ser:

Quema , en algunos casos.
Rastra offset, después de la quema.
Arado, después de la cortadora rotativa.
Siembra.

En la zona de los bosques aparragados de ñirre (*Nothofagus antartica*), formados por árboles sobremaduros, decrépitos, en mal estado sanitario y sin valor maderable el control es algo diferente:

Limpia. Se emplea maquinaria pesada y de mayor potencia, con orugas. Se derriban con cadenas u otra maquinaria y luego se amontonan en sentido perpendicular al viento para ser utilizado de contraviento y protección del ganado.
Amontonamiento de árboles. Se emplea el rastrillo de raíces. Simultáneamente, el mismo implemento hace las veces de preparación de suelo para la siembra.
Rastraje. Optativo en algunos casos solamente.
Siembra. Con sembradora pectoral después del amontanamiento de ramas o bien con resembradora tipo Brillion después del rastraje.
Quema. Ocasionalmente se queman los árboles derribados y la siembra se hace sobre cenizas. Generalmente la quema no es buena.

También se refiere a la región de la precordillera donde la vegetación dominante está representada por mata negra *(Verbena tridens)*

mata amarilla *(Senecio patagonico)* y mata barrosa *(Mullinum spinosum)* y a la región de los murtillares dominada por murtilla *Empetrum rubrum*. En ambos casos las estepas son similares a las ya descritas, salvo que la quema se emplea en diferente forma.

La agricultura y ganadería se practican preferentemente en terrenos originalmente cubiertos de bosques, matorral o praderas, que fueron limpiados de la vegetación original. La cubierta vegetal consiste corrientemente en una estrata de especies herbáceas anuales o perennes. En cultivos forestales, la cubierta original de leñosas se reemplaza por otra cubierta, de naturaleza forestal florística y fisionómicamente diferente.

Las circunstancias que deben conjugarse al procederse a eliminar la biocenosis original son, de acuerdo con Pechance *et al.* (1954) las siguientes:

Desarrollo fenológico del fruto. Durante el período comprendido desde la maduración del fruto hasta la germinación, el efecto de la destrucción de las plantas adultas viene acompañado de un tratamiento involuntario de diseminación y siembra de las mismas.

Humedad y dureza del suelo y fragilidad de la vegetación. Los métodos adecuados para ser empleados en suelos secos y duros y con plantas quebradizas son el riel, la rastra y el rodillo acuchillado. Estos métodos se caracterizan por comprimir, desenterrar o triturar a la vegetación. El suelo firme y seco y las plantas quebradizas hacen más efectiva la labor de destrucción de la fitocenosis.

Período de fines de primavera y comienzos de verano. Puede ser la época más oportuna para emplear métodos de control tales como aradura, disqueadura y cuchilla subsuperficial. El efecto fisiológico del control es análogo al de otras épocas del año, pues se mata al vegetal en cualquiera de las épocas, pero la eficiencia del empleo de la maquinaria es mayor en esta época que en las demás. El contenido de humedad del suelo en los horizontes supriores puede ser elevado, lo que hace que la operación se haga en un suelo fácil de trabajar, conservándose al mismo tiempo la humedad almacenada, que puede ser utilizada por la nueva arquitectura fitocenósica. Esta época, en las regiones de participación estival, es también la más adecuada para emplear herramientas manuales de destrucción de la vegetación.

Período de comienzos y mediados de verano. El momento óptimo de eliminación varía de una región a otra, dependiendo de la época en que se encuentren al mínimo las reservas de carbohidratos no estructurales en la planta. Los métodos de control más adecuados son la segadora y la cuchilla giratoria.

Tasa de máximo crecimiento. Corresponde al momento del máximo movimiento de savia. El efecto de los herbicidas es mayor en esta etapa del desarrollo fenológico.

Ganado. Mediante el manejo ganadero pueden controlarse algunos grupos de organismos; la resiembra natural de algunas especies indeseables suele ser controlada por el ganado afectándose también los puntos de crecimiento y rebrote. Las especies anuales son, en general, más afectadas que las leñosas de larga vida.

Método integrado. Debe incluir estrategias mecánicas a través del empleo de maquinaria, control con herramientas manuales, químico o de herbicidas, ganadero, singenético, fertilidad del suelo, fuego y otros que a la larga redundan en la modelación que optimice la estructura fisionómica y la composición biocenósica (Pechanec *et al.*, 1954).

El proceso singenético natural ha de ser interrumpido en cualquiera de sus etapas serales. El origen causal de la detención puede ser de la más variada naturaleza e intensidad, pero el agente causal tradicionalmente más importante ha sido el fuego.

La capacidad destructiva del fuego depende de varios factores, entre ellos de la temperatura de la quema, lo cual, a su vez, depende de la cantidad de combustible y de lo favorable que sean las condiciones para destruir la biocenosis. La estructura anatomomorfológica de los componentes biocenósicos establece las bases de la resistencia pírica de las poblaciones que integran la biocenosis. La resultante final se expresa en el grado de destrucción que puede fluctuar entre rangos extremos, desde eliminación total de la cubierta hasta insignificantes.

El fuego ocasiona efectos directos sobre la vegetación, diferentes a los que ocurren cuando el origen de la destrucción biocenósica es otro, tal como ocurre con el sobrepastoreo y la aradura. Los mecanismos que originan estas diferencias son de naturaleza muy variada; la alteración de la tasa de natalidad, por ejemplo, puede tener su origen en la cantidad y altura de los órganos florales producidos, lo cual, de acuerdo a lo señalado por Aikman (1955), Ehrenreich y Aikman (1957) y Curtis y Partch (1950) aumentan bajo la acción sucesional del fuego.

La quema controlada o la natural de la biocenosis producen profundas transformaciones en el ecosistema, las cuales pueden, con el tiempo, llegar a recuperar íntegramente su estado inicial. La acción pírica sobre la fitocenosis, además de la densidad del combustible que existe sobre y bajo la superficie del suelo, depende de otras características. El contenido de humedad de la vegetación, la estratificación, la temperatura del aire, la humedad del suelo, la resistencia pírica de la especie, la movilidad para escapar del

fuego y para reinvadir y otras características, hacen variar la reacción de las diversas estratas, sinusias y poblaciones en la etapa postpírica.

Los lugares seleccionados deben ser limpiados por el fuego solamente en el caso de que la superficie sea dispareja y la pendiente pronunciada. En los sitios de menor pendiente, la vegetación debe voltearse por medio de maquinaria para luego destruirla por fuego. La requema periódica, en lapsos de 12 a 5 años, para mantener controlada la fitocenosis original, puede ser una práctica necesaria. Además, la aplicación de herbicidas para controlar el rebrote de las especies leñosas es frecuentemente una medida aconsejable (Love, Summer y Osterli, 1952).

Las etapas sucesionales postpíricas varían en atributos y tasa de cambio de acuerdo a las características de la quema. Barney y Frischknecht (1974) determinaron que las malezas anuales alcanzan su máximo a los 3 y 4 años, pero la etapa de *Juniperus osteosperma* alcanzó buen desarrollo a los 85 ó 90 años, aunque a los 35 años el árbol ya producía semillas.

Harniss y Murray (1973) discuten detalladamente los resultados de una quema controlada que se hizo en vegetación dominada por Artemisia tridentata, en los llanos del curso superior del río Sanke, en Idaho, Estados Unidos, en 1936. En la primer parte del estudio sucesional, se discute la etapa comprendida desde la quema hasta 1948, la cual fue analizada originalmente por Blaisdell (1953) (Figura X-5).

En relación a las gramíneas, los resultados indican que *Agropyron spicatum*, A. *dasystachyum* y *Calamagrostis montanesis* disminuyeron algo, inmediatamente después de la quema debido al daño causado por el fuego. La recuperación de dichas especies fue rápida en los años siguientes, cuando la competencia de otras poblaciones era baja. Continuaron aumentando hasta el año 12, entonces, la competencia de *Poa secunda*, *P. nevadensis*, y *Festuca idahoensis* sobrepasó los límites de ocupación de territorios libres y empezaron a compartir exitosamente con las primeras. La competencia de las especies serales más avanzadas fue la causa de la disminución de las pioneras.

En el caso de las nanofanerófitas o mata, el esquema fue similar al de las gramíneas. *Chrysothamnus viscidiflorus* y *Tetradymia canescens* aumentaron rápidamente después del fuego. Se comportaron como especies pioneras, presentando rápido crecimiento inicial, alta capacidad de invasión de territorios desocupados, buen desarrollo en condiciones, equivalentes a los del macroambiente y baja capacidad competitiva en presencia de especies características de etapas serales más avanzadas.

El gráfico superior de la figura presenta los totales de cada una de las formas vitales. En él puede comprobarse que las etapas iniciales son predominantemente de gramíneas perennes y hierbas; pero en las seres más maduras predominan las nanofanerófitas bajas o mata.

La destrucción de la biocenosis pratense por medio del fuego origina una retrogradación violenta o destrucción del componente biótico del sistema, cambio que viene acompañado de alteraciones en el ecotopo. La consecuencia de la quema de la fitocenosis en las disponibilidades de nutrientes inorgánicos fue positiva para las plantas en el estudio de Enrenreich y Aikman (1963). Mediante dicho estudio se determinó que el contenido de fósforo en el período prequema era bajo, pero las disponibilidades aumentaron entre 12 y 6 veces en las áreas quemadas repetidamente y en 2 veces en aquellas áreas quemadas sólo una vez, pero al cabo de algún tiempo las diferencias desaparecieron. Frecuentemente, los cambios fenológicos y fitocenósicos debe ser atribuidos a modificaciones ecotópicas.

Owensby y Wyrill (1973) concluyeron que el fuego, en general, afecta las características de los suelos, siendo la época de la quema de mucha importancia en su efecto biológico. La quema de la fitocenosis en el invierno eleva el pH, el contenido de Ca, Mg, K, y el de materia orgánica, mientras baja el contenido de N. La menor influencia del fuego sobre las características edáficas ocurren en las quemas tardías de primavera, produciendo sólo una pequeña reducción del nitrógeno. La influencia extrema de las quemas tempranas en el pH se debe probablemente a la reducción de la infiltración en el suelo desnudo, lo cual reduce la lixiviación de sales (Figura X-6).

Las quemas tardías de primavera, en praderas no pastoreadas durante los últimos 48 años, demostraron tener un contenido de nitrógeno levemente menor que las no quemadas. En las praderas pastoreadas durante los últimos 20 años, en cambio, el contenido de materia orgánica, de nitrógeno, de fósforo y de potasio fue más bajo y el contenido de magnesio y el pH fue mayor, cuando la quema se hizo tardíamente en primavera.

La quema del matorral, cuando el fuego es moderado, no consume los arbustos en pie. Cuando la quema se aplica a matorrales tratados con cadenas pesadas y con herbicidas, un alto porcentaje de los tallos muertos son consumidos por el fuego. El mayor efecto se logra con troncos de 5 a 15 cm. de diámetro. La destrucción es del 50 al 75% donde el combustible alcanza a 2.240 kg/ha, pero la quema es insignificante cuando la cantidad de combustible es de sólo 1.345 kg/ha (Heirman y Wright, 1973).

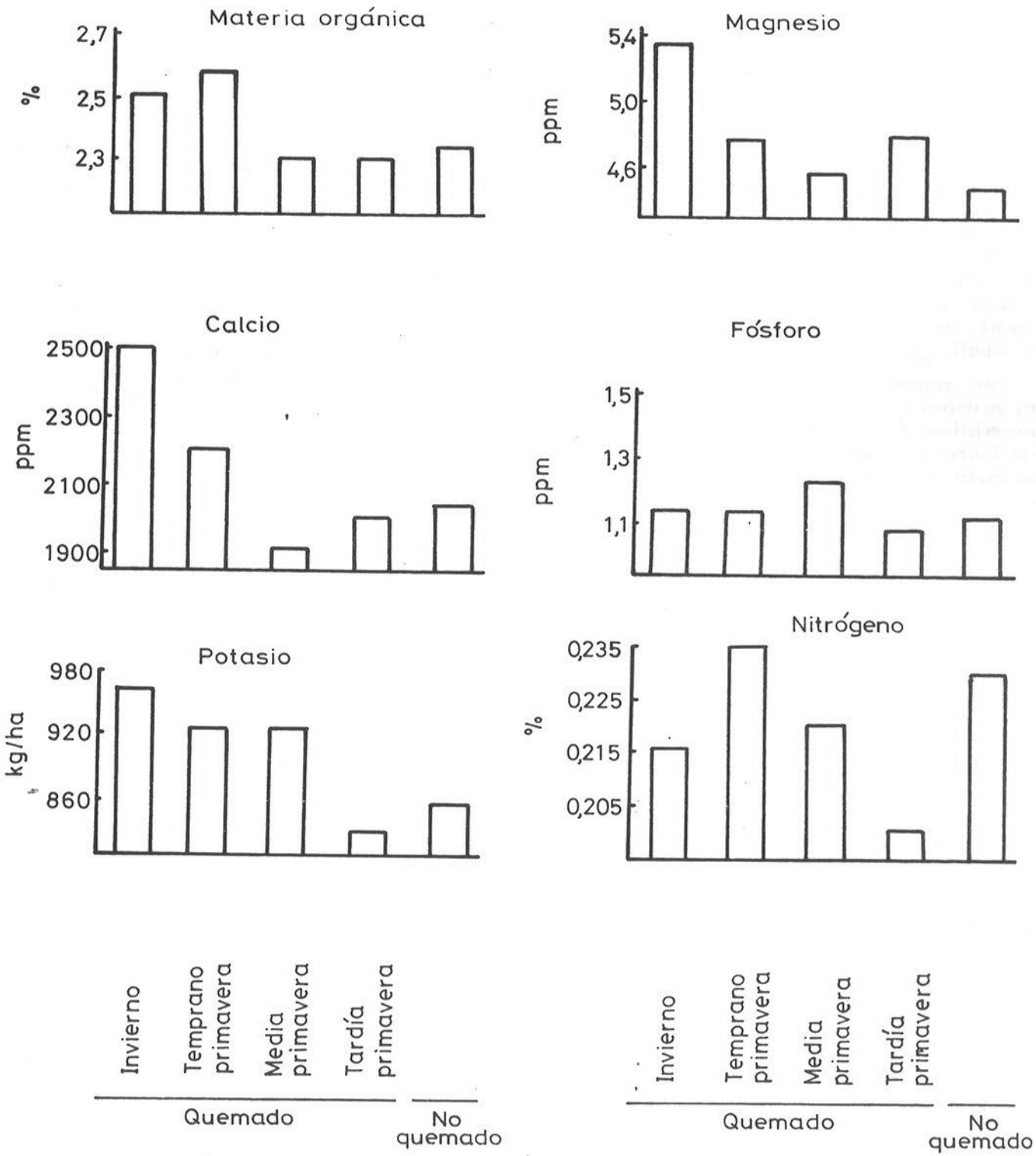


Figura X-6. *Contenido de materia orgánica, calcio, fósforo, potasio y nitrógeno, y reacción del suelo de una pradera de Kansas quemada en diversas épocas durante 48 años, y no pastoreada (Owensby y Wrill, 1973).*

El fuego es, a menudo, una de las técnicas más eficientes para la conversión del bosque y del matorral en vegetación de herbáceas. Aro (1971) indica que, luego de comparar cuatro métodos para la conversión del matorral en pradera, los mejores resultados se lograron con el fuego.

Este fuego sólo se expande cuando la densidad de combustible fino sobrepasa los 1.000 kg/ha. No sólo la cantidad de combustible presente es de importancia, sino que también el ordenamiento o su distribución en el terreno. Una densidad de 1.037 kg/ha de combustible fino de *Buchloe*

daclyloides y de ***Bouteloua rigidiseta*** bastan para originar una buena quema cuando la cubierta vegetacional es continua. Densidades de combustibles muy similares no ocasionan una buena quema cuando la distribución de las especies herbáceas no es uniforme y continua (Wink y Wright, 1973).

El mínimo de combustible fino requerido para originar una quema adecuada es menor cuando son especies cespitosas que cuando se trata de especies de champa, donde ocurren concentraciones excesivas de combustible fino, intercalado por espacios desnudos. La quema de 1000 kg de combustible fino es suficiente para destruir la mayor parte de las plántulas de la especie estudiada por los autores citados, incluso hasta algunos ejemplares de 1,8 m de estatura. Con densidades mayores de combustible, equivalentes a 2.240 kg/ha, la mortalidad de plántulas de la especie arbustiva puede ser total a pesar de que decrece al aumentar el tamaño de la leñosa (Dwyer y Pieper, 1967).

Wink y Wright (1973) estudiaron el efecto de la quema de las praderas en un año lluvioso, cuando la precipitación registrada correspondió a 582 mm en el período comprendido entre noviembre y mayo, y para un año seco donde sólo se registró 165 mm (Cuadro X-3). La remoción del mantillo por el fuego y la permanencia de las cenizas de color oscuro sobre la superficie, hizo que el suelo fuera más seco y cálido que en el sector no quemado. Las especies que crecen en la ladera, redujeron su productividad debido a la mayor aridez en su hábitat. Por ello es que *Schizachirium scoparium*, *Bouteloua pectinata*, y *B. curtipendula* redujeron su productividad. Las otras dos especies, ***Panicum obtusum*** y ***Sporobulus asper*** crecen en las depresiones y faldeos bajos, recibiendo el agua del escurrimiento superficial que aumenta al destruir la vegetación de la ladera. La productividad de *Panicum* se duplicó en el sector quemado.

En años lluviosos, en cambio, el crecimiento de la pradera se acelera debido a la mayor temperatura del suelo, disponibilidades hídricas más favorables y mejoramiento de la fertilidad. En años secos, la limitante hídrica se antepone a la de fertilidad. La elevación de la temperatura, cuando existe suficiente humedad, permite la producción de nitratos por parte de los microorganismos en fecha más temprana, lo cual hace que la planta adelante su crecimiento. Si el año, es seco, en cambio, la limitante hídrica obstruye el mejoramiento de la fertilidad nítrica. Cuando la limitante sequía se destaca, no existe crecimiento suficiente de la vegetación y, por ende, protección adecuada del suelo contra la erosión. En años secos, la vegetación hace de aislación contra el exceso de calor.

La alteración de cualquiera de los componentes del medio modifica el equilibrio alcanzado entre los componentes de la biocenosis y los del ecotopo. La comunidad vegetal se modifica después de que el área ha sido quemada. Las plantas estudiadas por Ehrenreich y Aikman (1963) empezaron a crecer con anterioridad, dos a tres semanas antes que en las áreas no quemadas, pero al término de la estación de crecimiento ocurrió lo opuesto. La consecuencia final de ello fue que los rendimientos totales resultaron similares. Los tallos florales de las hierbas y gramíneas también de mayor altura se produjeron

Cuadro X-3. *Productividad de cinco gramíneas pratenses después de la quema planificada, en Texas, EE.UU. (Wink y Wright,* 1937).

Especie	*1970 Año lluvioso*			*1971 Año seco*		
	Quemada	*No Quemada*	*Diferencia*	*Quemada*	*No Quemada*	*Diferencia*
	-----kg/ha-----		%	-----kg/ha-----		%
Schizachirim scoparium	4.405	2.429	+81	2.289	3.946	−42
Boteloua pectinata	2.031	1.147	+40	977	2.460	−60
Boteloua curtipendula	1.060	1.208	− 12	408	829	−51
Panicum obtusum	4.458	3.434	+30	7.777	3.669	+ 112
Sporobolus asper var Hookeri	5.631	3.670	+53	3.741	3.076	+24

en mayor densidad que en las áreas quemadas. El efecto del fuego se prolongó hasta el tercer año de la subsere.

La destrucción puede hacerse por medios mecánicos de tracción empleando, ya sea maquinaria o fuerza animal. En ambos casos la destrucción puede ser total o variar entre márgenes muy amplios. La transformación, además de destruir la biocenosis, puede incluir la alteración edafotópica mediante el empleo de implementos de cultivación y remoción del suelo. En sistemas de cultivos ésta es la estrategia más frecuentemente empleada.

La corta selectiva y la destrucción de algunas especies es una de las estrategias sistemáticas más frecuentadas de transformación de sistemas ecológicos. Las especies de mayor interés antropogénico son, a menudo, cosechadas selectivamente, lo cual disminuye a su vez la competencia de las restantes.

Finalmente, el pastoreo dirigido puede llegar a ser el agente causal de profundas transformaciones del sistema. En la Figura X-7. presenta un esquema de las transformaciones derivadas de la acción del ganado doméstico sobre la pradera mixta en bosque abierto. El efecto del ganado sobre la estrata herbácea altera indirectamente la dinámica de las poblaciones integrantes de las estratas arbustivas y arbóreas.

Algunos agentes tales como herbicidas, insecticidas, irrupciones de insectos, viento, terremotos, maremotos y otras causas pueden también destruir los sistemas originales. Debido al hecho de que las biocenosis terrestres han estado siempre sometidas a algún proceso de destrucción causado por los agentes naturales más diversos, es natural pensar que, durante su proceso evolutivo, hayan desarrollado mecanismos que les hayan permitido adaptarse a tales circunstancias adversas (Marks y Borman, 1972).

El método elegido en el control del matorral debe, según Pechanec *et al.* (1954), considerar los siguientes objetivos:

Destruir la población arbustiva y arbórea dominante que se desea explícitamente controlar.

Destruir las poblaciones arbustivas de especies secundarias de baja importancia relativa. Al destruirse las poblaciones dominantes, el riesgo que aumenten, se eleva en exceso.

Destruir la totalidad de la vegetación, cuando al control de la fitocenosis le sigue la resiembra artificial.

Destruir solamente las poblaciones de especies menos deseables cuando no sea necesario resembrar o replantar artificialmente.

Dejar el suelo preparado para la resiembra.

Ofrecer un amplio espectro de aplicación, bajo variaciones de sitios y de vegetación.

Utilizar el equipo disponible en el estado que se encuentre o sometido a modificaciones ligeras.

No elevar el peligro de erosión.

Que sea económico.

Efectos de la eliminación

Un mejoramiento sustancial de la estrata herbácea se logra al controlar las especies arbustivas o de las estratas dominantes superiores (Cuadro X-4).

Cuadro X-4. *Rendimiento de materia seca de praderas de gramíneas donde se controló y no se controló* Prosopis juliflora *(Algarrobo) (Parker y Martin,* 1952*).*

	Control de la especie leñosa	
Año	Prosopis *controlado*	Prosopis *sin controlar*
	----------kg/ha----------	
1941	152	63
1942	45	30
1943	112	25
1944	296	114
1945	183	129
1946	319	168
1947	96	49
1948	152	58
Promedio	169	81

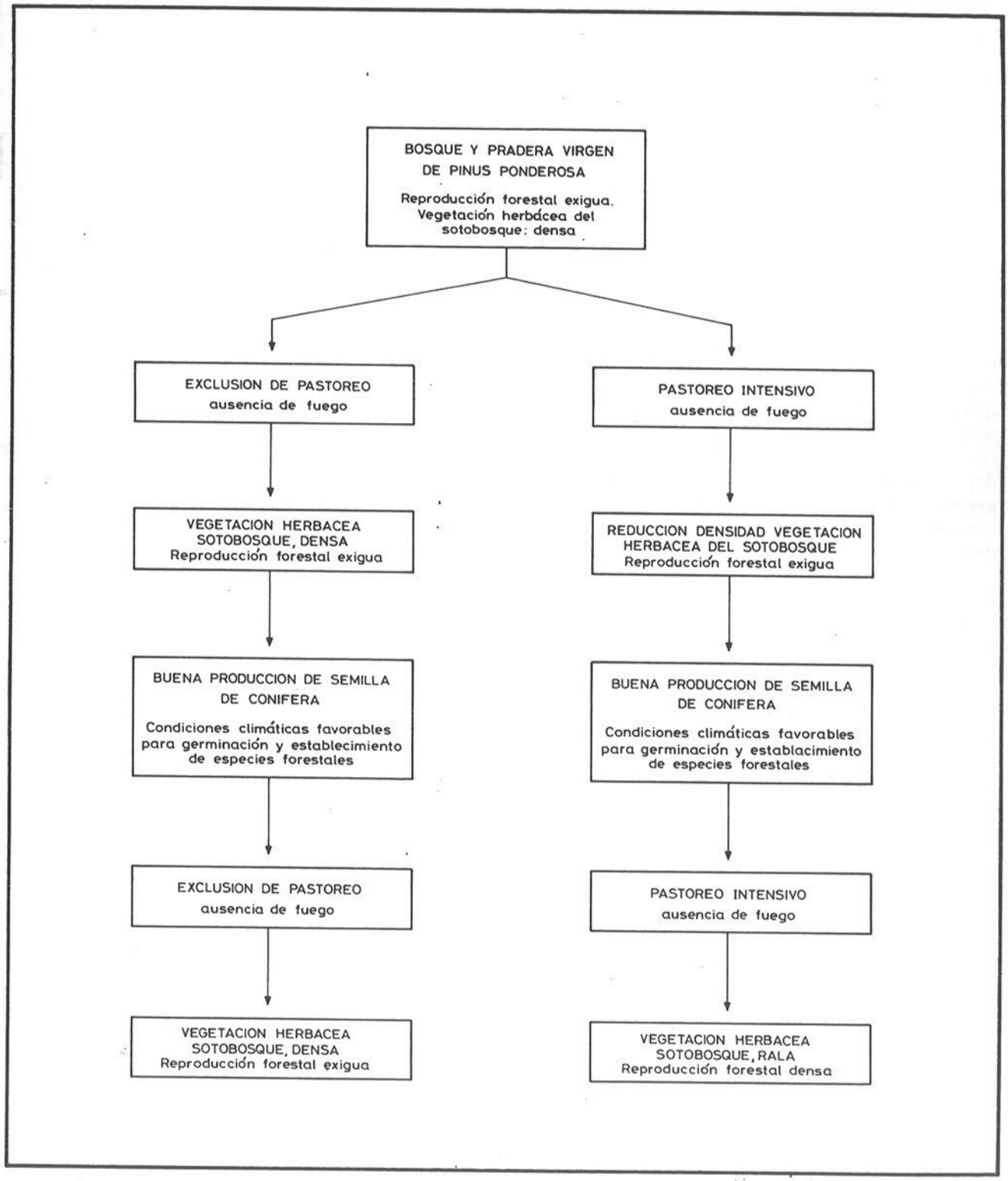


Figura X-7. *Efectos secuenciales del rezago y del pastoreo pesado en ausencia del fuego en bosque y pradera de* Pinus ponderosa *en Washington, EE.UU. (Rummel,* 1951).

La conversión de la fitocenosis natural puede lograrse induciendo sucesiones ecológicos secundarias, luego de la aplicación de herbicidas selectivos (Thilenius, Smith y Brown, 1974) o bien por medios mecánicos, píricos o biológicos. Los resultados presentados por Parker y Martin (1952) aportan evidencias que demuestran los beneficios de controlar las especies leñosas. Como consecuencia de su control, la capacidad sustentadora de la pradera aumenta en proporciones variables de acuerdo a la transformación que se haga. La interpretación de la causal deprimente de la productividad en presencia del arbusto corresponde, según los autores, a competencia hídrica. Probablemente, la acción del arbusto es de naturaleza más compleja, interviniendo tanto en alterar holocenósicamente a los recursos en general, como al hábitat y al resto de la biocenosis.

La reducción parcial de las estratas superiores de especies leñosas indeseables es, a su vez, un estímulo al incremento de la natalidad de las mismas (Young y Evans, 1974), debido a la disminución de la competencia intra e interespecífica, unido a una mayor productividad de diséminulas y al mejoramiento de los sitios de germinación. Cuando el control es completo, la natalidad de las especies controladas se hace muy baja, cercana a cero.

La conversión del tejido vegetal en términos del uso para el ganado, se hace luego de calcular su valor forrajero. Forraje utilizable es el porcentaje de la vegetación que puede ser consumido sin ocasionarle un daño indebido a la vegetación. En la pradera donde se hizo el estudio, el valor forrajero no sobrepasa el 50% de la productividad, incluyéndose el 10% del follaje del *Prosopis* y el 50% de los frutos.

Prosiguiendo con el mismo estudio, los autores hicieron una estimación de la producción pratense con los arbustos en su estado natural y en praderas donde se les había controlado (Figura X-8). La estimación se basa en una producción media de terneros de 161 kg/vaca-madre, valor que es fácilmente alcanzable aplicando buenas prácticas de manejo. La cosecha de terneros en la zona de estudio fue, en promedio, durante 10 años, de 88,5 por ciento y su peso medio a los 8 meses de edad sobrepasó las 181 kg. La producción adicional por vaca-madre proviene de la venta del ganado viejo, de los toros, de los animales de desecho, pero ello no se considera en el cálculo debido a la dificultad de ajustar anualmente la carga animal a la capacidad sustentadora, que varía cada año, lo cual es tan válido en praderas con o sin algarrobo *(Prosopis juliflora)* (Parker y Martin, 1952).

La producción de forraje aumenta como consecuencia de la reducción de la densidad de la estrata leñosa no forrajera. El aumento de la producción de forraje aumenta al reducir, aunque sea levemente, la densidad de la estrata leñosa. Los tratamientos que dejaron densidades arbustivas, de hasta 55 ind/ha, que corresponden a la menor intensidad de raleo, aumentaron su productividad (Figura X-9). El raleo más intensivo aumentó aún más la productividad, llegándose a la conclusión de que, en general, la productividad es mayor mientras menor es la densidad de la estrata de leñosas. El efecto se repitió en todos los sitios y años estudiados.

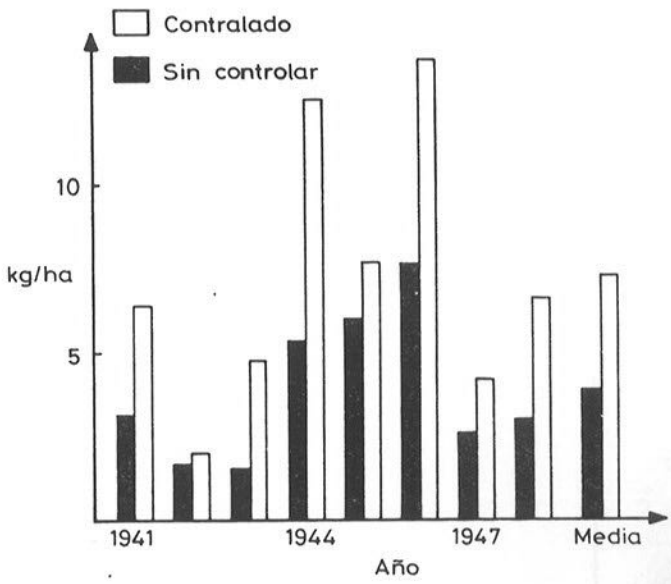


Figura X-8. *Promedio de producción bovina en praderas de Arizona, con y sin control de* Prosopis juliflora.*(Parker y Martin,* 1952*).*

El efecto estimulante de la reducción de la interferencia de la sinusia de fanerófitas no es igual en todos los sitios. La resultante varía de acuerdo a la densidad inicial, al sitio, al año, a la precipitación del lugar y a otras características del ecosistema. El uso previo de la pradera puede ser de importancia, en cuanto a su relación con la condición de las estratas inferiores, con la densidad de las especies deseables y con la frecuencia, dominancia y densidad de las mejores especies forrajeras (Parker y Martin, 1952).

La conclusión general, que emana del estudio citado, se refiere al aumento del rendimiento de forraje que se produce al disminuir la densidad de la sinusia superior no forrajera. El desarrollo de la estrata leñosa se hace en un alto grado a expensas de los horizontes herbáceos inferiores. Las probabilidades de éxito en la resiembra artificial de pastizales herbáceos disminuye en stands densos de especies leñosas. Es necesario eliminar la estrata leñosa si se pretende tener éxito en el establecimiento de praderas herbáceas, en las fitocenosis originalmente densos. Las especies herbáceas nativas también sufren de la competencia de las arbustivas y arbóreas.

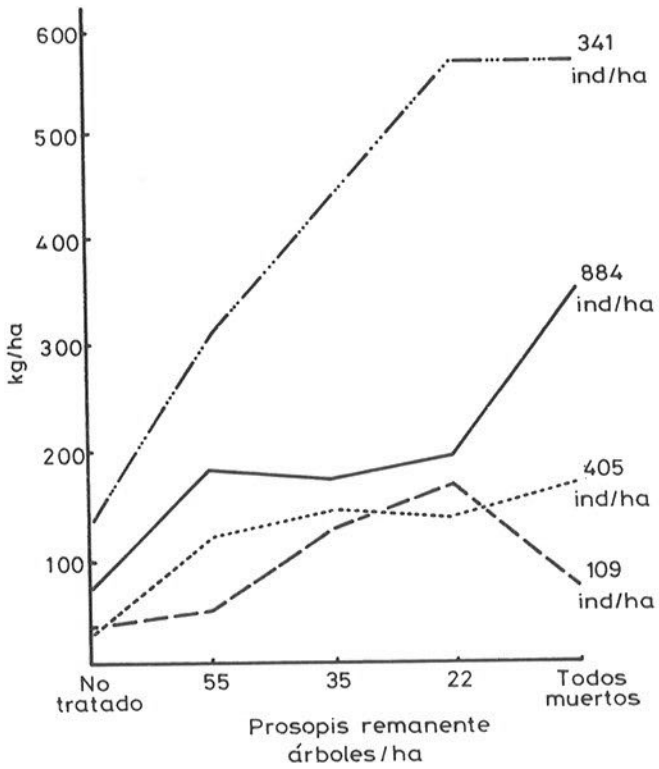


Figura X-9. *Productividad media de materia seca de forraje durante los cinco años siguientes a la eliminación o reducción de la densidad de* Prosopis juliflora *en cuatro sitios con densidades originales diferentes (Parker y Martin, 1952).*

La produccion de forraje aumenta al controlar los árboles y arbustos no forrajeros que dominan la fitocenosis. Los resultados del estudio de Marquiss (1972) son un ejemplo de ello pues, donde se controló *Quercus gambelii* demuestran un incremento consistente de la productividad de forraje y un mejoramiento de la composición botánica (Cuadro X-5). Las ganacias de peso vivo del ganado se aumentaron en promedio en 20,2 kg/ha durante el período de los cinco años siguientes al control. La capacidad sustentadora y las ganacias de peso por unidad de superficie aumentaron también como consecuencia del incremento de la producción de forraje. El control de las estratas leñosas, a pesar de incrementar la productividad de forraje no aumentó las ganancias de peso por animal, ya que ese es principalmente un problema de carga animal y no de la productividad de la pradera (Cuadro X-6).

El control de las especies leñosas libera mayoyores disponibilidades de agua para la vegetación del sotobosque, lo cual se confirma con las mediciones del contenido de humedad del suelo a diversas profundidades. El aumento de las ganancias de peso por unidad de superficie del ganado es una consecuencia del tratamiento con herbicidas. El control del matorral dobló la producción de forraje de la pradera donde se hizo el estudio.

El control de arbustos *(Artemisa arbuscula* y A. *longiloba)*, de acuerdo al estudio de Eckert, Bruner y Klomp, 1972, resulta también en un aumento considerable de la producción a partir del primer año después del tratamiento. Las gramíneas clímax en ese estudio no respondieron, sin embargo, de manera inmediata al tratamiento del herbicida, pero la cubierta herbácea inferior, dominada por *Agropyron spicatum, Festuca idahoensis* y *Stipa thurberiana* reaccionó al control de la estrata leñosa pasando desde dominada a dominante. La mejor reacción se logra cuando el control se hace en matorrales que están en sitios de alto potencial productivo y que se encuentran, por lo menos, en condición regular (Cuadro X-7).

Cuadro X-5. *Cambios en la capacidad sustentadora y ganancias animales, en matorral de encino,* (Quercus gambellii) *tratado para controlar la estrata leñosa (*Marquiss, 1972).

Año	*Praderas no tratadas*			*Praderas tratadas*		
	Capacidad sustentadora	*Ganancia/ animal/día*	*Ganancia/ha*	*Capacidad sustentadora*	*Ganancia/ animal/día*	*Ganancia/ha*
	ha/UAM	kg/día	kg/ha/año	ha/UAM	kg/día	kg/ha/año
1966	0,70	0,52	23,2	0,63	0,71	34,8
1967	0,94	0,89	29,7	0,70	0,90	38,6
1968	0,77	1,02	41,4	0,45	1,05	70,3
1969	0,72	1,02	44,3	0,39	1,02	78,2
1970	0,54	0,57	33,6	0,32	0,50	46,7
media	0,74	0,80	34,4	0,50	0,84	53,7

Cuadro X-6. *Utilización y producción de forraje de praderas cubiertas de matorral, tratadas con herbicidas y sin tratar (Marquiss, 1972).*

Parámetro	*Unidades*	*Pradera abierta*		*Matorral bajo*		*Matorral encino*	
		No Tratada	*Tratada*	*No Tratada*	*Tratada*	*No Tratada*	*Tratada*
Utilización	%	58	63	45	54	48	54
Producción de forraje	kg/ha	951	1.242	654	1.120	656	1.189
Aumento producción forraje debido control de arbustos	kg/ha	—	314	—	387	—	533
Aumento producción forraje debido control arbustos	%	—	40,2	—	51,8	—	82,4

Cuadro X-7. *Productividad de forraje de las especies herbáceas perennes y de las anuales luego de controlar el arbusto con herbicida, en dos localidades del norte de Nevada. EE.UU.* (Eckert, Bruner y Klemp. 1972).

Año	*Dobe Summit*		*Silver Creek*			
	Gramíneas perennes		*Gramíneas perennes*		*Anuales*	
	Tratadas	*Testigo*	*Tratadas*	*Testigo*	*Tratadas*	*Testigo*
	kg/ha					
1964	483	96	33	11	225	38
1965	371	86	48	38	296	75
1966	584	183	138	21	183	86
1967	558	171	183	75	279	263
1968	710	145	258	91	354	81
1969	602	172	183	86	452	54
1970	537	215	171	91	537	102

Las especies anuales pueden aumentar en el año posterior al tratamiento y suprimir a las especies perennes. Los sitios en condición pobre, en las circunstancias donde se hizo el estudio, no deben ser tratados para controlar los arbustos, a no ser que además se apliquen prácticas intensivas de control de las anuales.

El cambio de la fitocenosis o el establecimiento de un fitocenosis en lugares originalmente descubiertos de vegetación, produce efectos directos sobre las características del suelo y del hábitat. La estructura fisionómica de la fitocenosis puede mejorar o deteriorar las características biogeoquímicas de los nutrientes requeridos por las plantas, además de las características físicas y químicas del edafótopo.

El efecto de la vegetación sobre el suelo, puede hacer que en períodos relativamente cortos se modifiquen sus características. En un estudio de Beaty y Tan (1972) se concluyó que pasto Bahía, de la variedad Pensacola, puede alterar las características del sustrato. Un suelo arenoso de baja fertilidad y profundo, de la planicie costera de Georgia, Estados Unidos, se mantuvo durante tres años cubierto por la pradera de gramíneas. Durante ese período no se hicieron aplicaciones de fertilizantes ni se procedió a cosechar el forraje. Al término del período se comprobó que el contenido de N era 23,1% que el porcentaje de materia orgánica del suelo se había duplicado y que las bases se habían concentrado en la superficie (Cuadro X-8). El contenido de nitróge-

Cuadro X-8. *Características del suelo original descubierto de vegetación y del mismo suelo cubierto de pasto Bahía (Beaty y Tan. 1972).*

Tratamiento y profundidad (cm)	*p H*	*Materia orgánica*	*N*		*Macro y micronutrientes intercambiables*						
			proporción	*cantidad*	*Na*	*K*	*Ca*	*Mg*	*Mn*	*Zn*	*Suma de bases*
		%	%	kg/ha	mg/100g						me/100g
Pradera de Gramíneas											
0-10	6,49	1,51	0,023	343,8	0,65	3,00	2,52	1,97	0,34	0,32	0,417
10-20	6,31	1,02	0,014	209,3	0,48	2,40	1,92	1,15	0,12	0,19	0,285
20-30	6,10	0,72	0,012	179,4	0,41	1,73	1,61	0,84	0,06	0,15	0,225
Barbechado											
0-10	6,50	0,71	0,017	254,1	0,51	2,27	1,37	0,78	0,21	0,11	0,226
10-20	6,15	0,33	0,015	224,2	0,64	1,95	1,73	0,68	0,26	0,13	0,267
20-30	5,73	0,42	0,015	224,2	0,70	3,14	2,80	1,58	0,40	0,23	0,405

no de la planta (Cuadro X-9) y del suelo es indicativo del bajo nivel de fertilidad del área. El nitrógeno contenido en la planta totalizaba solamente 162 kg/ha distribuidas entre las hojas, estolones y raíces. En el suelo el contenido en el área barbechada totalizaba 703 kg/ha y en la pradera 732 kg/ha. El nitrógeno del forraje proporcionaba cantidades extras de nutriente, sobrepasando en 23,1 por ciento del suelo barbechado.

Cuadro X-9. *Contenido de N y biomasa en pie de pasto Bahía, cultivar Pensacola (Beaty y Tan, 1972).*

Parte de la planta	*Biomasa en pie*	*N*	
		Proporción	*Cantidad*
	kg/ha	%	kg/ha
Hojas	68,62	0,76	55,4
Raíces	4.504	0,62	27,8
Estolones	10.128	0,61	61,8

Edificación de la nueva arquitectura

Algunos autores consideran cinco etapas en la construcción del nuevo modelo fitocenósico. En la primera se incluye a la buena calidad diseminular y al empleo de cultivares genéticamente adaptados. Además, se considera el empleo de una cama de semillas, mullida, firme y libre de malezas y establecimiento de la nueva fitocenosis en las circunstancias adecuadas tales como de fecha, momento y profundidad. Control, reducción o eliminación de la competencia de poblaciones que no corresponden a la arquitectura diseñada es también importante. Finalmente, se incluye la utilización o cosecha en tiempo oportuno una vez que esté sólidamente establecida (Rechentin *et al.*, 1965).

Desde el punto de vista ecológico, el análisis del establecimiento de un cultivo o ecocultivo puede hacerse considerándose la calidad diseminular, la calidad ambiental donde la diséminula debe desarrollarse, las características potenciales de generación de la estructura fitocenósica diseñada, la oportunidad del establecimiento en relación al proceso mismo de construcción, como asimismo, al éxito posterior del funcionamiento ecosistémico del cultivo o ecocultivo.

La clave de la recuperación de fitocenosis destruidas o intensamente deterioradas, puede ser la resiembra o la replantación artificial. La producción de forraje para el ganado, vida silvestre o de alimentos y fibras para el hombre, puede ser considerablemente aumentada y mejorada a través de la construcción artificial de fitocenosis mejoradas.

La resiembra de las áreas habilitadas, debe considerar tres fases en su planificación. En la primera se hace un examen de las características del área que va a sembrarse. En la segunda etapa se seleccionan las especies adaptables al ecotopo o utilización definiéndose la arquitectura fitosociológica que deba dársele. En la última etapa se describen las modalidades más adecuadas de establecimiento (Love, Summer y Osterli, 1952).

La resiembra o plantación artificial de fitocenosis debe practicarse sólo donde las circunstancias, en términos compensatorios al esfuerzo adicional, así lo aconsejen. Los retornos materiales suelen evaluarse en términos de la biomasa cosechada y del valor ecológico de la unidad de ésta, ya sea que se trate de productos animales o vegetales. Los beneficios de la nueva construcción fitocenósica puede también emanar de otras fuentes, tales como el control de plantas tóxicas o indeseables, mejoramiento de cuencas hidrográficas o reducción del peligro de incendios (Hull y Holmgren, 1964).

La construcción artificial de fitocenosis de cultivos o ecocultivos merece especial atención cuando se cumplen algunas de las siguientes condiciones (Rechentin *et al.*, 1965):

Terrenos de cultivos en campos abandonados, donde es posible construir fitocenosis de cultivos o ecocultivos, que sean de mayor productividad, rendimiento o valor antropogénico de la cosecha. Corresponden a suelos buenos, susceptibles de ser utilizados con cultivos o ecocultivos y donde la fitocenosis original se halla muy deteriorada. En los suelos de calidad superior pueden establecerse cultivos anuales o bianuales. En los suelos delgados, de calidad inferior pero con biocenosis muy deterioradas, es posible construir fisonomías de pastizal o forestales, de acuerdo a las circunstancias.

En la fitocenosis o biocenosis muy degradadas, donde sólo una proporción muy baja del valor relativo de importancia corresponda a especies deseables.

Fitocenosis invadidas por poblaciones indeseables o sin interés antropogénico, donde además de comportarse como plagas, hayan desplazado a las especies deseables o intermedias. Deben, además, corresponder a biocenosis de difícil o lenta recuperación, siguiendo los métodos singenéticos de las sucesiones naturales o dirigidas.

Ecosistemas cuya biocenosis sea improductiva o que corresponda a fisionomías inadecuadas, de acuerdo al objetivo antropogénico de modelación arquitectónica y de funcionamiento de ecosistemas. Además, no deben ofrecer peligros de inestabilidad o de conservación al cambiar la fisionomía.

Areas críticas de erosión tales como dunas activas, cárcavas eólicas, cárcavas hídricas y otras.
Diques, bancos de tierra, cauces de escurrimiento hídrico y otros que requieren de una cubierta protectora para estabilizarlos y prevenir la erosión (Rechentin *et al.*, 1965).

Preparación del biotopo y de la diséminula

Los métodos de preparación del ecotopo para la construcción de la nueva arquitectura pueden agruparse en cuatro categorías: mecánicos, químicos, biológicas y píricos. Son por lo tanto, análogos a los métodos de eliminación, pero los objetivos, intensidad de aplicación, ventajas y circunstancias en los cuales se aplica cada uno de ellos, resultan diferentes. A menudo ocurre que al eliminar la biocenosis original mediante cualquiera de las estrategias ya descritas, se produce accidentalmente una preparación de la cama de semilla necesaria para construir la nueva arquitectura fitocenósica. Ello no indica que la cama sea necesariamente buena o mala, sino que, en cada caso, debe estudiarse su adaptabilidad.

Los tratamientos de más amplia aceptación para regenerar pastizales en algunas regiones áridas son el poceo, microrrelieve y la surqueadura (Rauzi, 1974).

En el estudio de Larin, Gomm y Johnsen (1973) se llegó a la conclusión, después de comparar seis técnicas de preparación de cama de semillas, que el método más eficiente era la preparación del suelo con aradura y rastrajes, tanto desde el punto de vista del control de las malezas y reducción de la competencia como para formar una cama de semillas donde se presentaran las características ambientales requeridas de germinación, emergencia y establecimiento de la vegetación. El tratamiento testigo sólo consistió en la limpia del terreno de los árboles y arbustos presentes. El tratamiento químico de preaplicación consistió en la aspersión del suelo con la sal sódica de Dalapón, un mes antes de la siembra. El otro tratamiento químico consistió en la aplicación del mismo producto inmediatamente antes de la siembra. La preparación con cuchilla subsoladora se hizo con maquinaria ad hoc, la cual destruyó la vegetación original, especialmente las gramíneas cespitosas, las cuales quedaron sobre el suelo en forma de mantillo. Este tratamiento se hizo en fajas de 0,4 m de ancho, dejando entremezclando fajas de 0,2 m sin tratar, repitiéndose dos veces el tratamiento. La aradura se hizo a una profundidad de 0,10 m a 0,15 m, procediéndose posteriormente a disquear y rastrear, formándose así una cama de semillas firme, mullida, pareja y libre de mantillo (Cuadro X-10). Se estudiaron dos métodos de siembra, uno de los cuales fue en línea, sembrándose entre 1,2 cm y 2,5 cm de profundidad con sembradora de discos dobles que abrían la línea. El otro tratamiento se hizo en surcos de 10 cm de profundidad y de 30 cm de ancho, sembrándose al fondo y centro de éstos.

El tratamiento mecánico de fitocenosis más su resiembra intercalada afecta considerablemente a la composición botánica (Wight y White, 1974). Los tratamientos de regeneración de pastizales se caracterizan por estimular a las especies graminoides y otros grupos forrajeros, además de elevar la productividad (Rauzi, 1974).

Slayback y Renney (1972) y Slayback y Cable (1970) hicieron una comparación de diversos métodos de alteración del microrrelieve para establecer praderas mejoradas. Se comparó el microrrelieve convencional con el de bulldozer y el intermedio. El convencional se hizo con arado de discos modificado de un largo de 45,7 cm y 60,9 cm, 30,5 cm de ancho y 15,3 cm de profundidad. El de bulldozer se hizo de 1,8 m de largo, 2,4 m a 3,1 m de ancho y 15,2 a 20,3 cm de profundidad. El microrrelieve intermedio se realizó con un tractor de cuchilla posterior. El tamaño de este microrelieve fue de 15,2 cm de profundidad, 1,8 m de largo y 1,5 m de ancho (Figura X-10).

El microrrelieve intermedio resultó más efectivo en el establecimiento de stands de poblaciones de gramíneas perennes: *Eragrostis curvula* var *conferta*, E. *lehmanniana*, *Panicum coloratum* y *Bouteloua curtipendula*. Las tres primeras especies se establecieron mejor en el microrrelieve intermedio. *Bouteloua curtipendula* no se estableción en ninguno de los tratamientos. La productividad fue mayor en el caso de E. *curvula*, alcanzando a 1.755 kg/ha compa-

Cuadro X-10. *Cubierta de plantas vivas remanentes en porcentaje luego de la preparación del suelo, y método de siembra (Larin, Gomm y Johnsen, 1973).*

Preparación cama de semilla	*Método de siembra*		*Media*
	Línea superficial	*Línea en surco*	
Testigo	22	14	18
Preasperación	15	9	12
Asperación	19	12	16
Cuchilla subsuperficial	6	4	5
Cuchilla subsuperficial en fajas	16	9	13
Aradura	Trazos	0	Trazos
Media	13	8	11

rado con 673 kg/ha de la pradera natural, en el mismo suelo. La menor productividad se obtuvo con el tratamiento de bulldozer.

La longevidad del tratamiento de renovación de fitocenosis depende primordialmente de las características propias del sitio, del clima y del manejo.

En algunas circunstancias se han calculado longevidades del poceo fluctuantes entre 5 y 15 años (Rauzi, 1968 y 1974).

La longevidad de las estructuras de poceo y de bordes a nivel debe ser considerada en cualquier estudio donde se analicen las ventajas de esta arquitectura ecotópica. Los estudios realizados al respecto demuestran que, en general, su efecto disminuye gradualmente y al cabo de un período relativamente breve su efecto puede haber dejado de manifestarse. En un trabajo presentado por Fisher, MacKay y Nichols (1974), un ecosistema, cuya fitocenosis natural correspondía a una especie caméfita *Atriplex gardeneri* que se comportaba como dominante, fue bordeado en curvas a nivel y sembrado intercaladamente con *Agropyron cristatum*. Cinco años después la productividad fue de 1089 kg/ha en comparación con el testigo de pastizal no tratado que sólo produjo 462 kg/ha. Esta diferencia se debió al incremento del vigor de la especie caméfita y a la productividad de la gramínea resembrada. A los 15 años, en cambio, la productividad del área tratada disminuyó a 661 kg/ha, pero continuaba aún siendo superior al testigo aunque sólo en un 54%.

El microrrelieve de tamaño intermedio, de 1,50 a 2,40 m de diámetro, según los resultados de Slayback y Cable (1970), es más eficiente en la captación de agua que el convencional de sólo 0,30 n. La penetración del agua de precipitaciones se duplica, en relación a lo ocurrido en los suelos no tratados, al mismo tiempo que la productividad se quintuplica; pero es sólo dos y media veces superior a la del microrrelieve convencional.

La calidad del ambiente donde se establezcan las diséminulas de la población que se intente establecer debe cumplir con las condiciones que permitan la germinación, el establecimiento y el desarrollo de la nueva población. Las condiciones ambientales ideales para que ello ocurra son específicas para cada población y ecotopo, a pesar de existir algunos atributos en común. A través del manejo del ecosistema, es posible modificar algunas características del hábitat que concluyen por mejorar el establecimiento de la población y a la larga, al cultivo mismo.

Se pueden desarrollar impresos complejos que permitan realizar, en una sola operación, funciones de erradicación de la biocenosis original simultáneamente y efectuar al mismo tiempo la operación de siembra. Abernathy y Herbel (1973) desarrollaron exitosamente un implemento complejo de esta naturaleza, que eleva considerablemente las probabilidades de éxito en el establecimiento de pastizales en ambientes áridos. El implemento que opera detrás de un arado de raíces, tirado por un tractor, se caracteriza por recoger al arbusto, formar micropozas, compactar el suelo, sembrar y, finalmente, colocar nuevamente el arbusto sobre la línea de siembra a manera de un mantillo protector de la plántula.

La cama de semillas constituye el ambiente inmediato donde germina la semilla e inicia su desarrollo y corresponde a lo que Harper (1961) denomina sitio de germinación. Las características fundamentales de la cama deben ser mullimiento, firmeza y ausencia de malezas. Desde el punto de vista ecológico, es conveniente optimi-

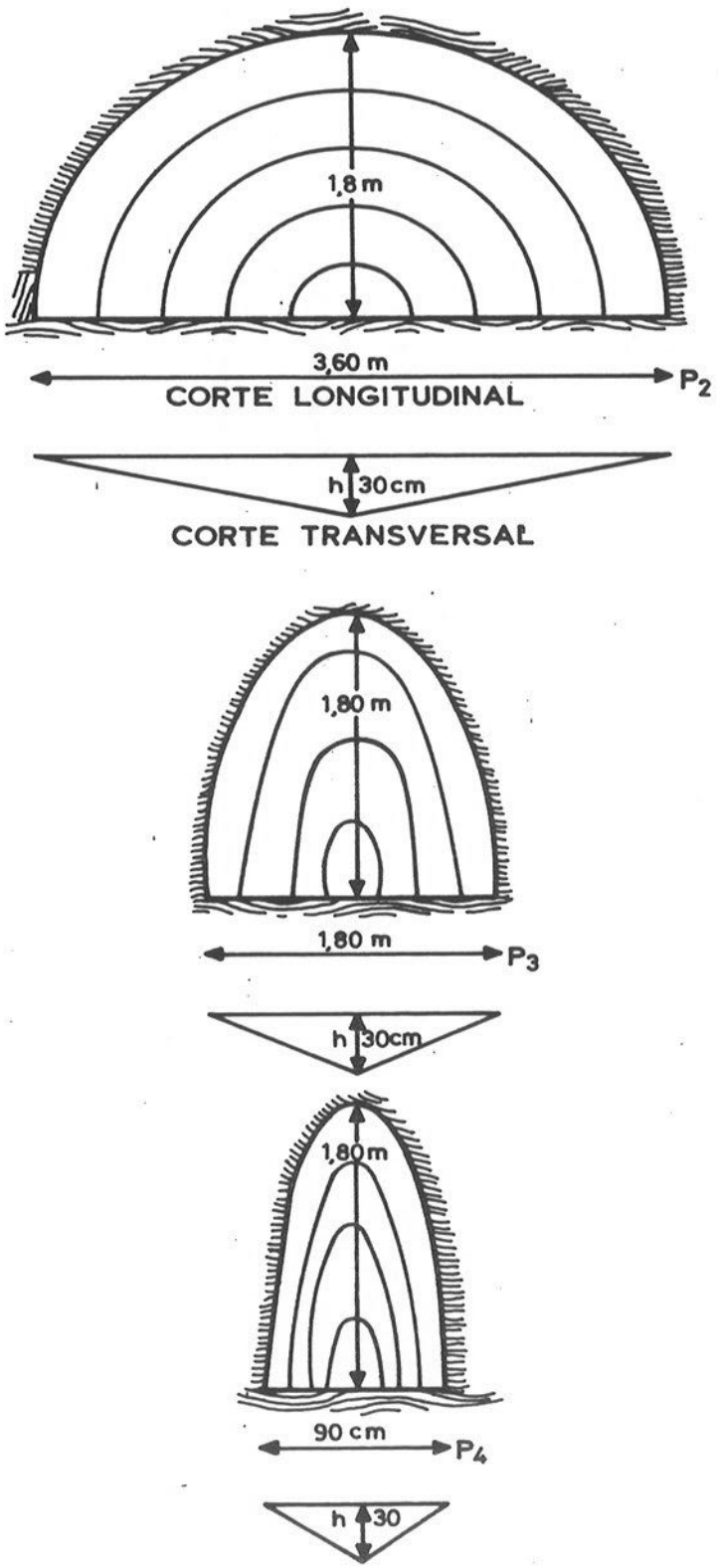


Figura X-10. *Dimensiones y esquema del ordenamiento del microrrelieve en el campo, según Garza et al.*, 1977.

zar a estos tres parámetros. En la práctica, sin embargo, a menudo no es posible lograrlo, pues el esfuerzo que denota la obtención de una cama perfecta es demasiado elevado siendo, en general, recomendable aproximarse a ello, especialmente en cultivos agrícolas y de alta productividad. En cultivos de pastizales y forestales, en cambio, no siempre es aconsejable, pues otras estrategias pueden representar esfuerzos menores y redundar en resultados análogos.

La calidad del ambiente donde se establezca la diséminula del cultivo que se intente desarrollar, debe cumplir el propósito de permitir la germinación, establecimiento y desarrollo de la nueva población. Las condiciones para que ello ocurra son específicas de cada población y del ecotopo, a pesar de existir algunos atributos en común. A través del manejo del ecosistema, es posible modificar algunas características que concluyan por mejorar al establecimiento de la población y al cultivo mismo.

El empleo de herbicidas en la aplicación de barbechos químicos puede representar una buena alternativa de preparación del ecotopo para el establecimiento de la nueva biocenosis, especialmente en territorios donde la invasión de malezas anuales puede constituir problemas graves de competencia. El éxito del barbecho químico depende de la uniformidad de aplicación del producto, la cantidad y distribución de las precipitaciones durante la temporada de barbecho y plantular, de la población de malezas y de los predatores (Eckert *et al.*. 1974).

La uniformidad de la preparación de la cama, unido a la finura de los fragmentos de terrones permite distribuir las diséminulas a profundidades óptimas y uniformes, donde además existen condiciones hídricas y situaciones ideales para su germinación y desarrollo inicial.

La proporción entre el número de semillas sembradas y el número de plántulas emergidas puede ser muy variable. Además de lo adecuado de la cama, de la profundidad de siembra, del potencial hídrico del suelo, de la temperatura, del encostramiento y de otras características ambientales y de manejo, depende de algunas características propias de la diséminula. Su tamaño, cantidad de reservas acumuladas, características anatomomorfológicas, presión que desarrolla, características de dormancia y quiescencia y otras, contribuyen a formar curvas que definen las características propias de la germinación ecológica de cada especie, cultivar y ecotipo.

La proporción entre la germinación en el laboratorio y la emergencia en el terreno es muy variable entre años y ambientes diferentes. El conocimiento de esta proporción puede permitir utilizar partidas de semillas con porcentajes muy bajos de germinación, pero compensarse con una elevación de la dosis de semilla que se va a emplear (Figura X-11).

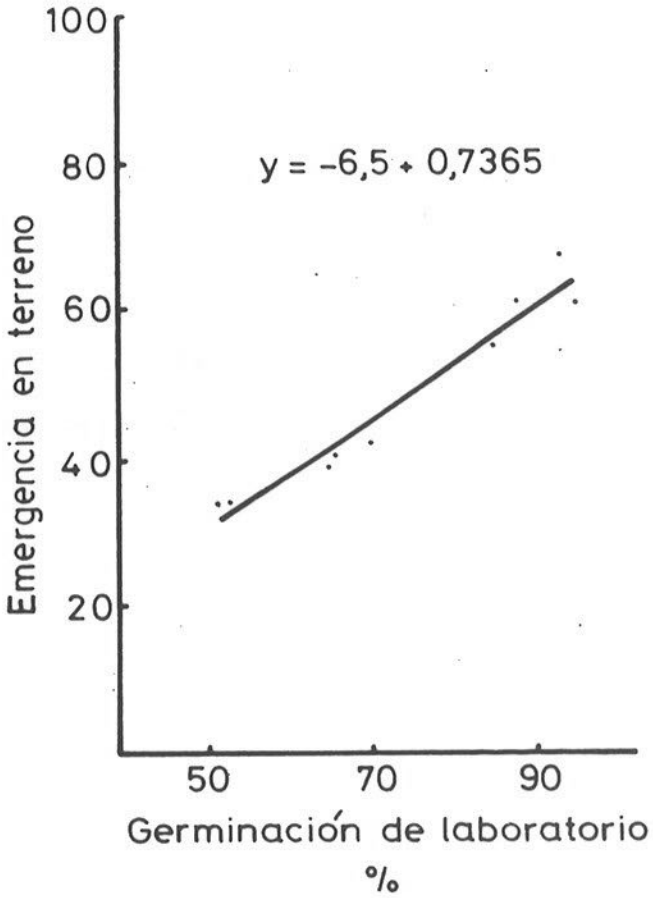


Figura X-11. *Relación entre germinación del trigo de primavera en el laboratorio y en terreno, según Bedford, Flood y Mackay (1971).*

La proporción entre el número de semillas o diséminulas sembradas y la cantidad de plántulas emergidas es muy variable, pero fluctúa corrientemente entre rangos que van entre 3 y 1.000 diséminulas por cada planta establecida. A la proporción entre el número de diséminulas sembradas y la emergencia de plántulas se le puede llamar germinación ecológica. Se ha usado este término en oposición a la germinación de laboratorio por constituir una medida que evalúa holocenósicamente al establecimiento.

Los tratamientos mecánicos al suelo pueden mejorar la producción en tres formas diferentes (Wright y Siddoway, 1972) mejorando:

La composición botánica,
Las condiciones hídricas del suelo, y
La fertilidad edáfica.

La alteración de la fitocenosis ocasiona la liberación de nutrientes minerales a través de la intemperización y descomposición de la materia orgánica (Wright y White, 1974).

La natalidad ecológica de plántulas provenientes de semillas establecidas en ambientes

desfavorables es comúnmente muy baja. Hull (1974) calculó que de cada 100 semillas sembradas, 84 germinaron, 30 emergieron y 12 permanecieron vivas al término de 12 meses. En otros tratamientos los resultados fueron aún más bajos, pues sólo el 12% emergió y el 5% sobrevivió el primer año pero sólo el 2% alcanzó hasta el tercer año.

Frischnecht (1951) calculó valores de natalidad plantular de 5 a 7% en sitios de *Artemisia* y de 16 a 20% en matorral bajo montaña. En otros estudios los valores fluctúan entre 10 y 26% (Plummer y Fenley, 1950).

Un alto porcentaje del fracaso se registra entre la germinación y emergencia. Cook, Stoddart y Sims, 1967, calcularon una emergencia de 8,7 por ciento cuando la germinación fue de 34%, pero la sobrevivencia al término de la primera estación alcanzó sólo al 2,4%.

La germinación de laboratorio sólo evalúa algunos aspectos fisiológicos que inciden en los porcentajes de germinación, pues corrientemente ocurre en condiciones ambientales óptimas. En el terreno, la preparación de suelo no es perfecta, las partículas son de tamaño variable, la profundidad de siembra no es uniforme, las temperaturas diarias muestran rangos extremos de variabilidad, los predatores destruyen un alto porcentaje de diséminulas todo lo cual se traduce en porcentajes de emergencia y de establecimiento que pueden ser muy bajos.

Leighton (1972) comparó la germinación de varias especies en laboratorio en Discos Petri, con la de suelo en invernadero y en el terreno (Cuadro X-11. Los resultados se presentan en la Figura X-12; la tendencia general de las curvas es a la disminución del porcentaje de germinación o de emergencia a medida que el ambiente se deteriora.

La profundidad de siembra es uno de los factores que más afecta a la germinación ecológica del cultivo, especialmente de aquellos de diséminulas pequeñas. Considerando la profundidad desde un punto de vista de la fisiología y morfología diseminular, el óptimo corresponde a las profundidades más cercanas a la superficie. En camas de semilla mediocremente preparadas, cubiertas de terrones de gran tamaño, la profundidad de siembra resulta desuniforme y el éxito disminuye (Leighton, 1972).

Las malezas y el grado de preparación del suelo afectan también al cultivo en etapas posteriores, incluso a aquellos con diséminulas de gran tamaño. El Cuadro X-12 presenta información en la cual se indica la incidencia de la preparación de la cama de semilla y del suelo en los rendimientos del cultivo de la papa.

El contenido y potencial hídrico de la cama de semilla es también importante. Puede ser modificado dentro de ciertos límites de acuerdo a las modalidades y oportunidad de siembra y a la época de establecimiento. Además, es posible adicionar agua de riego. La determinación de la profundidad óptima de siembra se hace también considerando la distribución del agua en el perfil. La temperatura del suelo también puede modificarse a través de las modalidades de preparación del suelo. La concentración iónica (Cuadro X-13) en ambientes donde existe un exceso de salinidad puede ser mayor en la

Cuadro X-11. *Porcentaje de germinación de varias especies de arbustos en condiciones de laboratorio y porcentaje de emergencia de las mismas en invernadero y en el terreno (Leighton, 1972)*

Especie	*Germinación en laboratorio*	*Emergencia en*	
		Suelo de invernadero	*Terreno*
		------- % -------	
Atriplex nummularia	80,5	62,5	1,04
Atriplex cannescens	87,6	79,0	0,82
Kochia brevifolia	67,5	45,0	0,09
A. atacamensis	87,7	16,0	0,02
A. leptocarpa	33,3	7,9	0,08
Chenopodium paniculatum	21,3	5,3	0,00
A. repanda	1,8	2,8	0,03
A. coquimbana	1,1	0,3	0,00

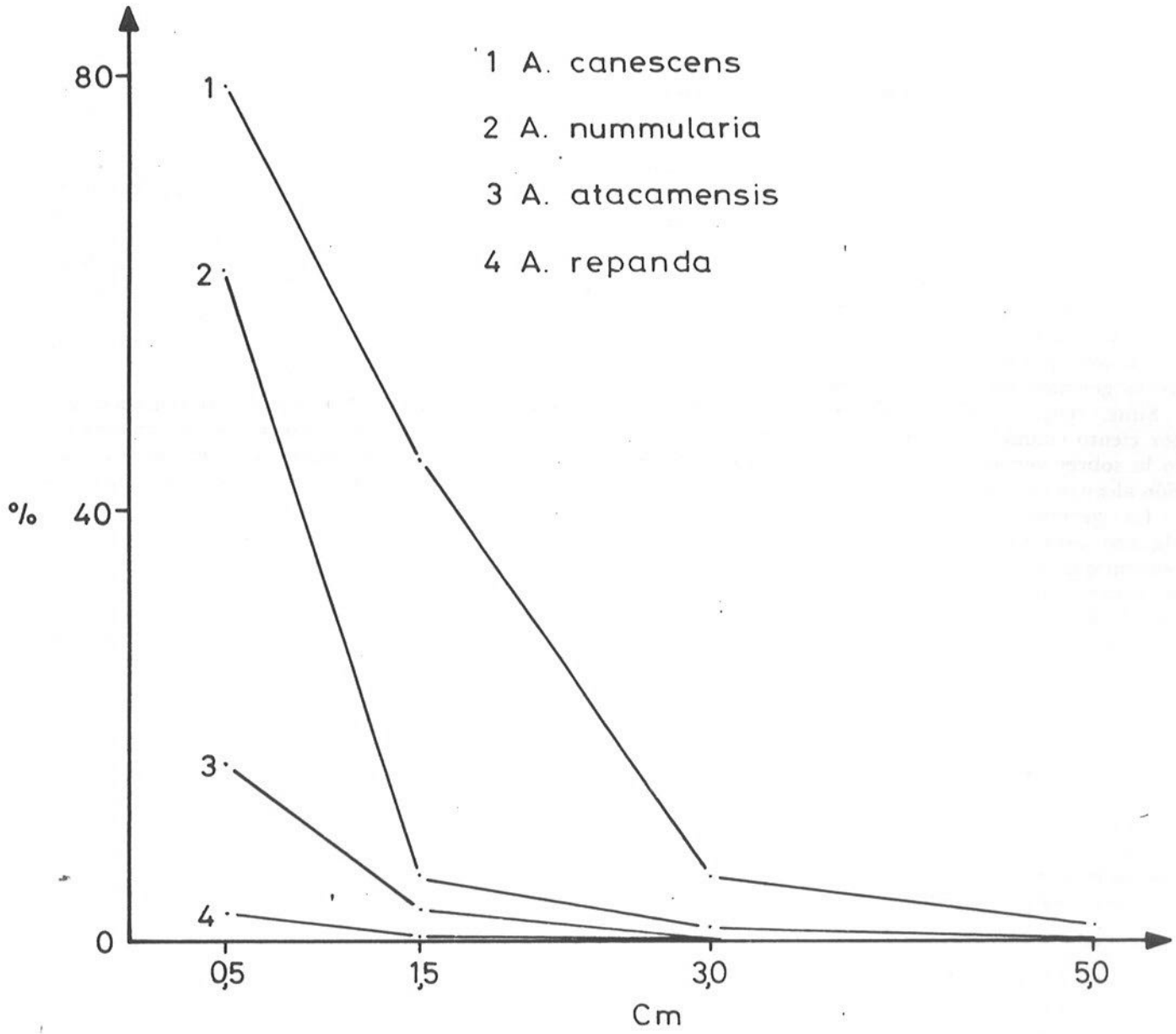


Figura X-12. *Porcentaje de germinación de varias especies de* Atriplex *sembradas a diversas profundidades (Leighton*. 1972*).*

Cuadro X-12. *Preparación del suelo y rendimiento de la papa* (Solanum tuberosum) *en ensayos realizados en Centinela, Llanquihue (Montaldo*, 1950*).*

Preparación suelo	*Rendimiento*
	qq/ha
Suelo bien preparado	91,7
Al pelo de la caña o técnica común	54,9

Cuadro X-13. *Efecto de la salinidad del suelo en la germinación de fréjoles de la variedad Zeus* (INIA, 1972*).*

Conductividad eléctrica	*Días después de la siembra*		
	5	*9*	12
mmhos/cm	Número de plantas emergidas		
0,75	40	49	49
1,70	28	48	48
3,20	36	48	48
5,00	22	31	32
7,50	15	35	39
10,00	8	26	36

superficie del suelo y afectar la germinación o el establecimiento de la población. A través de la preparación adecuada y oportuna del suelo, es posible lograr un aminoramiento del efecto de la salinidad, que en algunos casos puede ser muy alto (INIA, 1972).

Cualquier órgano que se utilice en la propagación de una planta o cultivo es una diséminula. Es un término más amplio que semilla, pues además se incluye a tubérculos, raíces, rizomas, estolones, esporas, fragmentos de tallos o cualquier otro órgano o tejido de reproducción. En este trabajo se incluye además a las plántulas, a almácigos que se trasladan al lugar definitivo luego de un período inicial de desarrollo en ambientes controlados y condiciones especiales de cuidado.

La calidad de la diséminula debe ser analizada desde un punto de vista genético, fisiológico, sanitario, de malezas y de la etapa de desarrollo de la diséminula que se transplante. La especie, cultivar o ecotipo que se establezca debe corresponder a la que presente mejores características de adaptación ecológica al modelo que se desee establecer.

La adaptación ecológica de un cultivar a un ambiente determinado debe ser considerada holocenósicamente y no sólo desde el punto de vista de su establecimiento. La resistencia a enfermedades y plagas, facilidad de establecimiento, rapidez de crecimiento, productividad, la habilidad competitiva intra e interespecífica y otras características, deben ser consideradas en la elección de la variedad. Además, dentro de la estructura genética debe también considerarse la generación o F_i correspondiente a la diséminula que se emplee.

La estructura genética o genotipo fija, al momento de establecerse la fitocenosis, la potencialidad productiva del ecosistema tanto en lo que se refiere a la cantidad del producto que pueda cosecharse, como a la calidad de la cosecha y época en que ésta se logre.

Las diséminulas utilizadas en la siembra artificial corresponden generalmente a genotipos definidos, de acuerdo a su origen e historia. La estructura genética de la población empleada en la edificación del modelo diseñado fija en un alto grado la arquitectura final de la biocenosis y sus relaciones con el ecotopo.

El origen de la diséminula puede centrarse en la cosecha de semilla de poblaciones naturales, evolucionadas en ecosistemas de arquitectura y funcionamiento análogos al del modelo en construcción. Cuando existen territorios extensos ocupados por una especie o ecotipo, formando además comunidades puras o casi puras, la cosecha puede hacerse directamente en la siembra, aunque a menudo éste no es el caso.

Algunas poblaciones reticulares, que presentan características favorables de plasticidad y adaptación, pueden ser utilizadas como fuente productora de semilla. Aunque se trate de semilla de calidad genotípica adecuada, no es posible hacer uso de ésta, por cuanto la cantidad cosechada es corrientemente insignificante. Se requiere, por lo tanto, de una etapa intermedia de multiplicación donde, además de no alterarse la estructura genética, se cultive en un ambiente en que se maximice la productividad seminal.

La semilla que se emplea en la construcción de fitocenosis no siempre tiene un origen muy claro, ni se conoce su adaptación a otros ambientes ajenos al del cual proviene. Tratándose de semillas que corresponden taxonómicamente a la especie, suele dársele poca importancia tanto al ecotipo como a la estirpe. De allí que los fracasos detectados en la construcción de nuevas fitocenosis pueden atribuirse al empleo de estructuras genéticas incompatibles.

Los métodos de mejoramiento genético de variedades y estirpes son una de las formas antropogénicas de construcción de la estructura genética adecuada, permitiendo desarrollar genotipos mejor adaptados al ecotopo, más productivos, de mayor persistencia y más eficientes en la utilización de los recursos disponibles. A través del cruzamiento entre genotipos diferentes, de la hibridación y de la selección individual de los organismos mejor adaptados, pueden formarse estructuras genéticas que reproduzcan organismos funcional y anatómicamente ajustados al modelo adecuado de ecosistema.

La reacción fisiológica del cultivo al medio en que se desarrolla, se halla también fijada genéticamente, aun cuando pueda ser modificada con el manejo. Desde un punto de vista sanitario, la diséminula debe hallarse sana. Salud, en este contexto implica no sólo que no contenga gérmenes que pudieran afectarla en sus etapas juveniles, sino que tampoco posea elementos que pudieran afectarla en su etapa adulta.

En la etapa de establecimiento, debe lograrse el control de algunos de los organismos, que al desarrollarse en la etapa adulta, pueden llegar a reducir considerablemente los rendimientos. En el Cuadro X-14 se presenta un ejemplo que ilustra el efecto de dos gérmenes *Tilletia levis* y T. *tritici*, en los rendimientos del cultivo. La desinfección de la semilla del trigo tiene un efecto decisivo en la resultante final, expresada en función de la productividad.

Las diséminulas de malezas y otros organismos han evolucionado estrategias que les permiten propagarse junto a los cultivos, donde encuentran las condiciones ambientales para su desarrollo. El tamaño y forma de las semillas

Cuadro X-14. *Desinfección de la semilla de trigo contra* Tilletia levis *y* T. tritici, *o carie del trigo y su efecto en el rendimiento del cultivo (Volosky, 1950).*

Desinfectante	*Localidad de siembra*	
	Paine	*Aconcagua*
	----------qq/ha----------	
Formalina 3%, 6 horas	20,2	33,4
Sulfato de cobre 2%	21,2	35,0
Hydrit 1,5%	20,6	34,4
Granosan 0,55%	24,3	35,9
Testigo sin desinfectar	11,6	15,5

de malezas, puede ser tal que haga muy difícil su separación de la del cultivo, y por lo tanto se encuentren, a menudo, mezcladas con ellas. En el proceso de siembra, no sólo se estaría estableciendo al cultivo, sino que simultáneamente a sinusias competidoras con la especie principal.

La calidad de la semilla, desde un punto de vista de contaminación por malezas debe ser cuidadosamente controlada, ya que constituye una de las estrategias más eficientes de diseminación de una plaga. Las malezas que se establecen junto al cultivo, son una fuente constante de competencia para el cultivo, lo que a la larga termina por afectar los rendimientos.

No siempre la diséminula que se emplee se halla en estado latente (Cuadro X-15). Frecuentemente se utilizan semillas en alguna etapa del proceso germinativo, brotes de algún cultivo, raíces, rizomas, o bien, plántulas propagadas en almácigos. Cualquiera que sea la diséminula que se emplee, puede afectar al desarrollo del cultivo en forma muy variada.

Cuadro X-15. *Rendimiento de la semilla de papa. brotada y desbrotada versus verdeada y sin verdear (Mondo, 1950).*

Brotes	*Coloración*	
	Verdeada	*Sin verdear*
	----------qq/ha----------	
Brotada	266,9	264,4
Desbrotada	255,4	268,4

Construcción de la nueva arquitectura

La siembra directa es una de las técnicas mejorres para establecer las nuevas arquitecturas. El éxito de dicha labor depende de varios factores que deben ser tomados en consideración. Pueden dividirse en cinco categorías principales: semilla, germinación, emergencia, establecimiento y postestablecimiento.

A continuación se detalla algunos de los factores que deben considerarse:

Semilla
- dormancia:
  - embrión rudimentario
  - embrión fisiológicamente inmaduro por sistema enzimático inmaduro
  - cubierta de semilla resistente mecánicamente
  - cubierta de semilla impermeable
  - presencia de inhibidores de la germinación
- calidad genotípica
- pureza
- tamaño semilla
- almacenamiento de reservas
- daño mecánico
- enfermedad

Germinación
- quiescencia
- temperatura
- humedad
- reacción del suelo, pH
- salinidad
- oxígeno
- porosidad del sustrato y aireación
- profundidad de siembra
- predación animal
- enfermedades
- límites de tolerancia ecotópica
- época de siembra
- mullimiento
- permeabilidad de la cubierta

Emergencia
- profundidad de la semilla
- costra del suelo
- humedad
- compactación
- textura
- estructura
- erosión
- viento
- vigor de la plántula
- tamaño plántula
- agrupamiento plántulas
- predación de aves, mamíferos, insectos
- temperatura
- heladas

descalce
pisoteo
enfermedades
época
mullimiento

Establecimiento
humedad y drenaje
temperatura
competencia interespecífica de malezas y otros cultivos
competencia intraespecífica, densidad
época
fertilidad del suelo
intensidad luminosa
enfermedades
predatores: aves, insectos, mamíferos
heladas
descalce
porosidad
estructura
textura
pacimiento por ganado
pisoteo
erosión
compactación suelo
adaptación genotípica

Postestablecimiento
nivel de fertilidad del suelo
reacción, pH
inoculación de microorganismos simbióticos
contenido de humedad
sequía
interferencia intraespecífica
interferencia interespecífica
temperatura
plagas.

El proceso germinativo incluye varias etapas, cuya secuencia no es aún conocida. Según Amen (1963), Kramer y Kozlowski (1960) y Hendricks (1956) la secuencia de las etapas principales es la siguiente:

1. Imbibición y absorción de agua
2. Hidratación de tejidos
3. Absorción de oxígeno
4. Aumento de la actividad enzimática y digestión
5. Iniciación de la división y elongación celular
6. Aumento de la respiración y asimilación
7. Aumento de la división y elongación celular
8. Diferenciación celular
9. Aumento de la reducción del contenido de azúcar, y
10. Emergencia del embrión.

Dada la amplitud del tema de construcción de arquitecturas biocenósicas y a que no corresponde ser tratado en detalle en este trabajo, sólo se indican, a manera de referencia, algunos trabajos que pudieran ser de interés más específico si se desea ahondar en el tema. La germinación de la semilla (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1963; Olivares, 1964 y Perry, 1961) debe ser estudiada en detalle al planear la construcción de nuevas arquitecturas.

La calidad de la semilla (Pollok, 1972; Vita, 1970; Williams, Black y Donald, 1968), junto con sus características de dormancia pueden tener un alto grado de incidencia en el éxito o fracaso del establecimiento (Askman y Cornelius, 1971; Barton, 1960; Gerding, 1970; Kummerov, 1963; Nord y Van Atta, 1960; Springfield, 1969 y Williams, 1963) y en el vigor de las plántulas (Ardel y Whitman, 1970).

La profundidad y compactación de la siembra (Kisinger, 1962; McGinnies, 1974; Springfield, 1970; Springfield y Bell, 1967 y Triplett y Tesar, 1960) se hallan entre los factores determinantes y de mayor importancia en el establecimiento de biocenosis. Todo esto, además de la temperatura existente en el microambiente circundante a la semilla y a la plántula (Kay, 1973 y Springfield, 1969), y del potencial hídrico (Gerding, 1970 y Cristi y Gastó, 1971) debe ser considerado de máxima importancia en el establecimiento de la arquitectura.

En otros estudios de establecimiento se estudia en conjunto y empíricamente a varios factores relacionados con el éxito de la nueva construcción fitocenósica (Bleak *et al.*, 1965; Gastó y Lazén, 1966; Gastó, Silva y Caviedes, 1968; Karzov y Lailhacar, 1965; McGuinnies, 1959; Nord, Hartless y Nettleton, 1971 y Springfield, 1970).

La época y el momento de siembra tienen una incidencia muy pronunciada en el establecimiento y en los rendimientos de los cultivos (Bleak y Keller, 1974; Leighton, Gastó y Cristi, 1975) Existe en la actualidad una enorme cantidad de información proveniente de resultados experimentales que han establecido relaciones empíricas entre la época de siembra y el rendimiento de los cultivos.

El estudio de Cortázar (1950) indica que la importancia de la época de siembra es primordial en relación al éxito final del cultivo, expresado en términos de rendimiento por unidad de superficie. Para cada localidad y variedad existe una época óptima, la cual a su vez varía de año en año dentro de márgenes muy estrechos (Cuadro X-16). En el estudio en referencia se observa que en cada localidad existe una determinada tendencia de todas las variedades. En Cauquenes-Maule, los mayores rendimientos se producen cuando las siembras se hicieron en

épocas tempranas. En todas las variedades estudiadas el retraso de la siembra produjo reducción de los rendimientos, que en porcentaje son muy altos; aunque algunas variedades se afectaron más que otras. En Victoria, Cautín, también los rendimientos mejoraron en las siembras tempranas, pero se mantuvieron altos durante un margen más amplio que en el caso anterior. En las siembras tardías de junio y julio los rendimientos fueron intermedios, pero en agosto bajaron considerablemente, salvo una variedad; que disminuyó en una producción menor.

La otra localidad que aparece en el cuadro, Osorno, presenta resultados diferentes. La época de siembra afecta en menor grado a los rendimientos que en Cauquenes y Victoria. La máxima productividad, se logra para las variedades estudiadas en las épocas intermedias, en junio y julio.

En la Figura X-13 se presentan resultados más recientes con otras variedades de trigo, en Quilamapu, Ñuble. Los resultados indican que algunas variedades incrementan típicamente su productividad al ser sembradas en primavera o en invierno. La disminución de los rendimientos es considerable al alejarse de las épocas óptimas.

Los cultivos de verano también reaccionan en torno a la época de siembra. Las demasiado tempranas se realizan sobre suelo frío, con temperaturas ambientales menores e incluso, si se hace en época muy prematura, se corre el riesgo de heladas. La variedad tardía, de más largo período de crecimiento, produjo el máximo en la siembra más temprana. El retraso de la época de siembra ocasionó una reducción de los rendimientos equivalente a 9,2 qq/ha. El retraso en la siembra en sólo 15 días redujo los rendimientos desde 12,68 qq/ha a 5,91 qq/ha. En la otra variedad estudiada, las diferencias no fueron tan pronunciadas (Cuadro X-17). En un estudio Leighton (1972), éste calculó la incidencia de la época de siembra de un arbusto (*Atriplex repanda*), en la germinación ecológica y en la productividad (Cuadro X-18).

Son muchos los agricultores que se esmeran en cultivar convenientemente el suelo, fertili-

Cuadro X-17. *Rendimiento de dos variedades de soya, una precoz y una tardía, en relación a la época de la siembra* (INIA, 1972).

Fecha de siembra	*Variedad*	
	Traverse (Precoz)	*Clark (Tardía)*
	----------kg/ha----------	
15 octubre	1,573	2.193
29 octubre	2,010	1.760
15 noviembre	1,842	1.425
30 noviembre	1,818	1.489
15 diciembre	1,672	1.268
30 diciembre	1,052	591

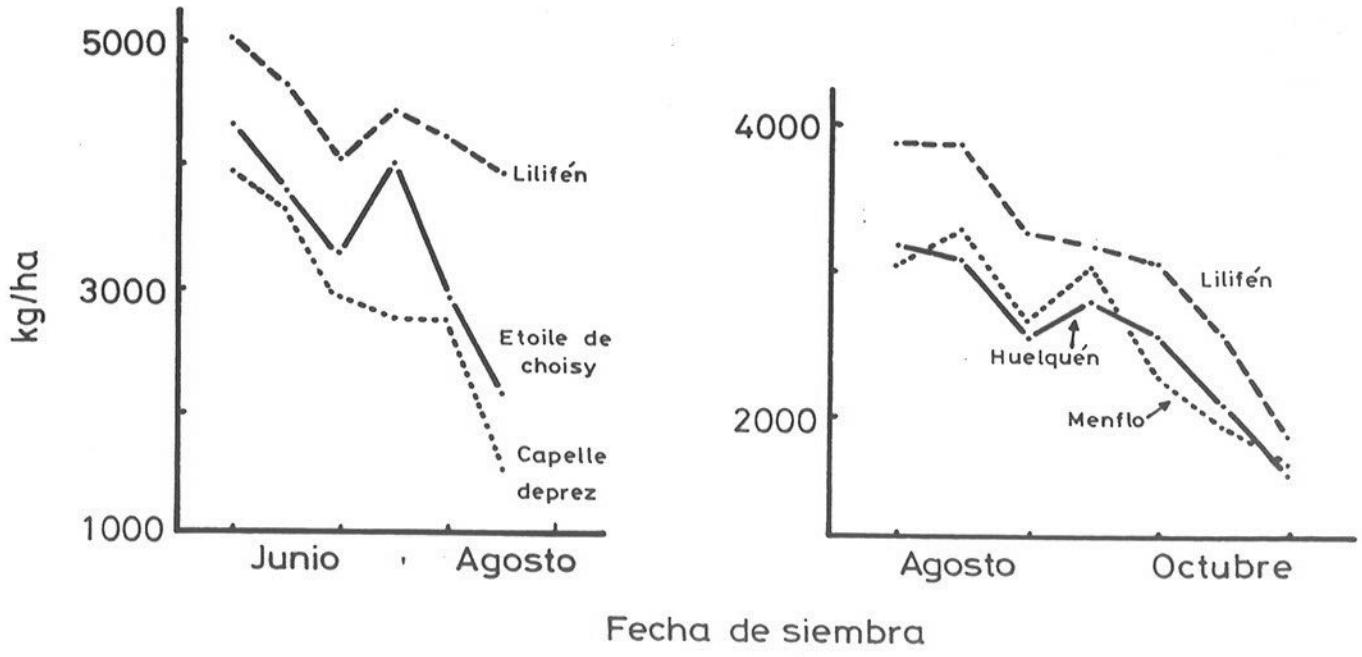


Figura X-13. *Rendimiento medio de variedades de trigo de primavera y de invierno en épocas de siembra diferente, en Quilamapu, Chillán. Promedios de tres años* (INIA, 1972).

Cuadro X-16. *Rendimiento del trigo sembrado en varias épocas en tres localidades (Cortázar, 1950).*

Localidad	*Variedad*	*Fecha de siembra*				
		1 abril	*1 mayo*	*1 junio*	*1 julio*	*1 agosto*
		qq/ha				
Cauquenes	Húngaro	13,8	10,6	7,4	4,0	1,6
(Maule)	Ideal	12,1	9,7	9,6	4,9	2,4
	Primavera	7,9	6,6	4,5	2,5	1,3
	Vilmorín 29	11,0	10,2	7,5	3,9	2,0

		Fecha de siembra				
		7 abril	*5 mayo*	*9 junio*	*14 julio*	*23 agosto*
		qq/ha				
Victoria						
(Cautín)	General	42,3	37,0	22,3	16,7	1,8
	Húngaro	38,4	40,4	23,3	20,0	7,2
	Manitoba	26,9	26,1	21,0	20,2	18,6
	Primavera	36,9	31,8	19,6	16,5	8,6
	Vilmorín	44,9	43,7	29,8	22,5	16,1

		Fecha de siembra			
		15 mayo	*16 junio*	*15 julio*	*19 agosto*
		qq/ha			
Osorno					
(Osorno)	Vilmorín	40,7	51,5	55,9	43,0
	Vilmorín	39,2	51,5	57,0	50,5
	Vilmorín	41,2	57,6	52,0	41,0
	General	36,0	46,6	48,9	17,1
	Híbrido de la Paz	45,4	58,6	41,7	38,3

Cuadro X-18. *Emergencia y tamaño de plantas de* Atriplex repanda *sembradas en secano, en Maipú, en diversas épocas en* 1970 *(Leighton, 1972).*

Epoca de siembra	*Emergencia*			
	Plantas emergidas	*Semillas sembradas plantas sobrevivientes*	*Densidad*	*Biomasa*
	%	x:1	ind/m lineal	g/m lineal
6 mayo	0,02	5.888	0,05	2,5
9 junio	0,57	174	1,69	70,6
10 julio	0,46	215	1,37	62,9
30 julio	2,44	41	7,19	151,6
14 agosto	0,43	233	1,26	76,8
1° septiembre	0,04	2.450	0,12	5,8

zar la tierra, utilizar semilla de buena calidad, controlar las malezas y hacer otras prácticas que denotan eficiente agricultura, mientras descuidan las épocas de siembra. Su retraso les significa, en los rendimientos, reducciones mucho mayores que los incrementos obtenidos a través de buenas y costosas prácticas agrícolas. La verdad es que constituye el mismo esfuerzo sembrar en época oportuna que retrasada. De todos los factores de un cultivo, con incidencia marcada en los rendimientos, el único gratuito es la época de siembra. Otras modificaciones al cultivo significan incremento de los costos.

La calidad del producto cosechado también se altera al cambiar la época de siembra. Algunos son menos afectados que otros, o bien, por sus características, no se les da importancia suficiente a estas modificaciones. En el Cuadro X-19 se presentan resultados de los análisis del contenido de proteína de dos variedades de trigo sembradas en diversas épocas en Carillanca, Cautín.

Cuadro X-19. *Influencia de la época de siembra en el contenido proteico de dos variedades de trigo, en Carillanca, Cautín* (INIA, 1972).

Epoca de siembra	*Variedad*	
	Chifén	*Vilmorín*
	%	
Marzo	7,4	7,1
Abril	8,6	7,3
Mayo	10,3	9,3
Junio	10,3	9,4
Julio	10,2	10,2
Agosto	10,1	9,8
Septiembre	10,5	11,0

En el caso específico a que se hace referencia, el retraso en la época de siembra viene acompañado de un aumento en el porcentaje de proteína. El mejoramiento de la calidad puede venir acompañado de una disminución de los rendimientos. Si ese es el caso, puede optimizarse la época de siembra determinando el momento en que el producto de la calidad por la cantidad se maximice.

El efecto de la época de siembra se expresa en los resultados a través de modificaciones individuales y estructurales de las poblaciones que integran la fitocenosis. Las épocas analizadas en el estudio de Cristi y Gastó (1971) en *Atriplex repanda*, abarcan rangos amplios de posibilidades que van desde el comienzo de la estación lluviosa en junio, cuando las temperaturas son bajas, hasta el término de ella en julio. Ambas representan el período sin riesgos de déficit hídrico combinado con condiciones térmicas más bien desfavorables. Agosto representa la primavera para la biocenosis naturales de terófitas, en tanto que septiembre, desde el punto de vista térmico, significa las condiciones microambientales más favorables, donde los sitios de germinación ofrecen temperaturas más congruentes con los requerimientos fisiológicos de la semilla. Las condiciones hídricas del medio edafotópico, sin embargo alcanzan niveles muy bajos y, por lo tanto, ofrecen condiciones limitantes para la germinación y emergencia de las semillas (Cuadro X-20).

La densidad poblacional resultante de siembras realizadas en distintas épocas indica que las condiciones más favorables se obtuvieron en las realizadas en 17 de julio, por metro lineal. Esto representa una proporción de 284 nueces sembradas por cada plántula existente al 22 de septiembre, fecha en que se realizó el primer control. La densidad poblacional en el tratamiento de junio fue aproximadamente, la cuarta parte, 0,43 plántulas por metro líneal, lo cual significa 1.167 nueces sembradas por cada plántula sobreviviente al momento de realizar el primer control. Los controles realizados con posterioridad, en noviembre y febrero, indican resultados muy similares en relación al desarrollo poblacional. La mortalidad de plántulas en este período fue muy pequeña, por lo cual, las densidades se mantuvieron casi constantes. No hubo tampoco emergencia de nuevas plántulas. La siembra de septiembre se hizo sobre suelo seco y, por lo tanto debido a limitantes hídricas en el sitio de germinación no hubo emergencia de ellas.

El resultado final del desarrollo poblacional se tradujo en una proporción de 1.287 nueces sembradas el 17 de junio por cada plántula sobreviviente a fines de febrero, 325 en la siembra de julio y 440 en la de agosto.

El desarrollo individual no mostró en cambio, diferencias muy marcadas de acuerdo a la época de siembra. Inicialmente, en los primeros controles, se midió mayor desarrollo en las siembras más tempranas. Sin embargo, con posterioridad, estas diferencias desaparecieron y los valores se hicieron erráticos. Ello se origina debido a que el desarrollo de los organismos depende primordialmente de las disponibilidades de elementos y competencia de los individuos que integran la población, por lo cual el desarrollo individual es mayor o menor de acuerdo a la interferencia intraespecífica que proviene de las modificaciones en la densidad de plántulas. Sólo en esta forma se puede explicar el mayor desa-

Cuadro X-20. *Densidad poblacional y desarrollo individual de* Atriplex repanda *según mediciones realizadas en varias épocas (Cristi y Gastó, 1971).*

Epoca de siembre	*Edad individuos*	*Desarrollo poblacional*		*Desarrollo individual*			*Peso seco*
		Densidad	*Nueces sembradas/plántula sobreviviente*	*Hojas/ plantas*	*Altura máxima media*	*Hojas x altura*	
1969	días	ind/m	x:1	número	cm	índice	gr
			22 septiembre 1969				
17 Junio	97	0,43 a	1.167	10,8 a	1,54 a	15,52	
17 Julio	67	1,77 b	284	8,69 a	1,35 a	11,73	
17 Agosto	36	1,31 b	383	3,92 b	0,54 b	2,12	
			24 noviembre 1969				
17 Junio	160	0,39 a	1.287	58,7 a	9,4 a	54,80	
17 Julio	130	1,67 b	300		10,2 a	59,87	
17 Agosto	99	1,18 b	58,7 a	66,6 a	11,2 a	74,59	
25 Septiembre	60	0,00 c	59,87				
			5 febrero 1970				
17 Junio	234	0,39 a	1.287		42,7 a		65,92
17 Julio	204	1,54 b	325		36,6 a		39,86
17 Agosto	175	1,14 b	440		39,6 a		39,11
25 Septiembre	134	0,00 c					

rrollo de las plantas de siembras realizadas en junio, en que el peso seco y la altura máxima media registran valores muy superiores a los demás tratamientos.

El efecto del potencial hídrico, temperatura y estructura de la nuez en la germinación, demostró diferencias muy marcadas entre los tratamientos. Algunas semillas no germinan en una atmósfera saturada, luego de alcanzar el equilibrio hídrico con el medio que las rodea debido a que la concentración salina de ellas o de las estructuras que las circunda es muy alta. Esto último no les permite la germinación (Beatle, 1952).

La semilla de *Atriplex repanda* se halla encerrada en las estructuras del fruto denominada pericarpo, el cual es responsable de modificar la germinación. Su influencia puede deberse a mecanismos químicos o físicos que alteren la germinación de la semilla. La diferenciación del origen de los mecanismos responsables de modificaciones germinativas puede ser clarificada comparando los resultados de tratamientos sometidos a alteraciones del pericarpo (Cuadro X-21).

La germinación de las semillas encerradas en su pericarpo fue nula a temperaturas de 5°C y alcanzó hasta 5,2 y 4,6% a 10°C. Además de requerir condiciones óptimas de temperatura les es necesario también contar con potenciales hídricos elevados. La presencia del pericarpo, estructura de gran dureza que encierra a la semilla, o del daño causado en el proceso de remoción, fue responsable de la reducción del porcentaje de germinación en relación a los valores obtenidos con semilla sin tratar.

Los porcentajes de germinación de la semilla pura alcanzaron hasta 79,2% a 10°C y 74,6% a 20°C bajo condiciones hídricas óptimas. Temperaturas menores, de 5°C, aún bajo condicio-

Cuadro X-21. *Porcentaje de germinación a los* 18 *días de* Atriplex repanda *sembrado en Disco Petri con Agar-Agar bajo condiciones modificadas de potencial hídrico y temperatura. Influencia del pericarpo en la germinación de la semilla (Cristi y Gastó,* 1971*).*

Potencial hídrico	*Temperaturas* °C		
	5°	*10°*	*20°*
	%		
Atmósferas	Semilla sin pericarpio		
0	0,0	74,6	72,6
−1	0,0	79,2	74,6
−3	0,0	74,6	56,6
−7	0,0	59,2	35,2
−15	0,0	0,0	19,2
−25	0,0	0,0	0,0
	Semilla con pericarpio inalterado		
0	0,0	5,2	4,6
−1	0,0	2,0	1,2
−3	0,0	0,0	0,0
−7	0,0	0,0	0,6
−15	0,0	0,0	0,0
−25	0,0	0,0	0,0

nes óptimas de tratamiento del fruto y suministro de agua, no estimulan la germinación, lo cual se demuestra por los porcentajes acumulados presentados en el Cuadro X-21. De ello se deduce que el mecanismo principal para regular la germinación, está centralizado en el pericarpo.

De la comparación de estos resultados sólo puede concluirse la localización del mecanismo inhibidor, pero no es posible clarificar el origen de ello, ya sea de naturaleza química a través de sustancias inhibidoras mecánicas impidiendo el paso del agua a través del pericarpo y ulterior humedecimiento de la semilla, no permitiendo la inhibición de agua de la semilla evitando su ensanchamiento o, por último, modificando el potencial osmótico por medio de solutos.

El potencial hídrico afecta apreciablemente los porcentajes de germinación de la semilla de A. *repanda*, a medida que el potencial hídrico se reduce; disminuye también la germinación, permaneciendo constante la temperatura (Springfield, 1968). Potenciales de 0 y −1 atmósferas significan porcentajes de germinación muy similares. La germinación máxima de la semilla sin su pericarpo alcanzó, en el estudio aludido, valores de 79,2% a 10°C de temperatura. La germinación en el sustrato con −7 atmósferas de potencial hídrico significó una nueva reducción en la capacidad germinativa aunque, sus valores continúan altos a 10°C y reducidos a sólo la mitad del porcentaje registrado a 0 atmósferas cuando la temperatura es de 20°C.

Las diferencias de germinación a potenciales hídricos fluctuantes entre 0 y −3 atmósferas son pequeños, pero aumentan a medida que el potencial disminuye (Springfield, 1968). La mayor reducción en el porcentaje de germinación se obtuvo al bajar el potencial hídrico a −15 atmósferas donde el porcentaje de germinación fue 0,0% cuando la temperatura fue de 10°C y de 19,2% a temperatura de 20°C. Con −25 atmósferas la germinación fue 0,0% en las tres temperaturas estudiadas.

Los frutos completos sólo alcanzaron valores máximos de germinación correspondiente a 5,2% en sustrato de o atmósfera y 10°C de temperatura. A −1 atmósfera de potencial hídrico la germinación fue muy pequeña, de 2,0% a 10°C y 1,2% a 20°C. Potenciales hídricos menores impidieron la germinación de la semilla, registrándose valores de 0,0%. La germinación observada a −7 atmósferas, de 0,6% representa más bien un producto del azar.

La disminución del potencial hídrico en el medio circundante a la semilla o fruto de *Atriplex repanda*, originó una depresión del porcentaje de germinación, a partir de o atmósferas. El efecto del potencial hídrico sobre la germinación de la semilla fue diferente, ya se trate de semilla despericarpeada o bien rodeada por el pericarpio.

La temperatura de 5°C es insuficiente para estimular la germinación de la semilla. Cualquiera que haya sido el tratamiento de la semilla a 5°C la germinación fue siempre nula.

Los mayores porcentajes de germinación ocurren con potenciales altos de humedad y temperaturas medias, de 10°C. Temperaturas mayores, de 20°C redujeron levemente la germinación de la semilla cuando los potenciales fueron altos pero estimulan la germinación cuando el potencial es bajo, de −15 atmósferas, en relación al porcentaje de germinación a 10°C. Ello significa que cuando las temperaturas son altas, las necesidades de agua para la germinación son menores que a temperaturas bajas. Springfield (1968) llegó también a la conclusión, en estudios de germinación de *Eurotia lanata*, que la influencia de potenciales hídricos más bajos es menos detrimente a temperaturas mayores. A ello se debe el hecho de observarse ocasionalmente germinación en primavera, cuando el suelo está más seco y las temperaturas son más altas. No basta que ocurran condiciones favorables de humedad para estimular la germinación de *Atriplex repanda*, es necesario también la coincidencia con temperaturas adecuadas, las cuales se ubican entre 10°C y 20°C. Los resultados de este estudio coinciden con los de McGuinnies (1960), quien demostró que la velocidad de germinación disminuye a medida que baja la temperatura.

Koller (1964), haciendo una revisión del valor de sobrevivencia de algunos mecanismos reguladores de la germinación, llega a la conclusión de que el rango de temperaturas para la germinación puede ser considerado como una adaptación que limita la estación en la cual la planta inicia su desarrollo, y tiene por lo tanto más valor donde las características térmicas son el factor más variable del medio.

Las dosis de siembra varían de acuerdo al tamaño de la semilla, especie, época del año y método de siembra. Si el éxito del establecimiento fuera total y se lograra establecer una plántula por cada semilla, bastaría con dosis muy bajas de siembra para alcanzar la densidad requerida para copar el stand. No es ésta la situación más frecuente y debe, por lo tanto, aumentarse la dosis hasta alcanzar proporciones que fluctúan corrientemente entre tres y mil veces mayores que la densidad de plantas requerida.

Algunas de las semillas no germinan, otras son destruidas por predatores, otras germinan pero no emergen y otras emergen pero no arraigan.

Las causas del fracaso seminal son muy variadas, por lo cual es siempre recomendable aplicar una dosis de siembra excesiva en relación a los requerimientos de densidad de plantas. Es por ello conveniente conocer la relación entre germinación de laboratorio y germinación ecológica.

La densidad poblacional de una especie constitutiva de fitocenosis maduras se altera hasta alcanzar, finalmente, el equilibrio en la capacidad sustentadora correspondiente. Si el número de plántulas es excesivo, la densidad final se reduce automáticamente, pero si la emergencia es insuficiente, la reproducción vegetativa o la plasticidad individual de los organismos se estimula. El resultado final se puede alcanzar dentro de valores de equilibrio muy similares (Cuadro X-22).

El empleo de dosis de siembra muy bajas tiene algunas desventajas que la hacen no recomendable, a pesar de las posibilidades de reducir costos por este concepto. Hull y Holmgren (1964) agrupan las desventajas en tres categorías:

El stand requiere mayor tiempo para alcanzar su madurez.

Los stands ralos están más expuestos a la invasión de especies menos deseables que los stands densos.

La baja densidad del stand, unido a la irregularidad propia de la distribución poblacional, hace que los especímenes aislados se desarrollen en exceso y se avejenten. En el caso de las praderas, pueden hacerse impalatables, o bien en cultivos en general tomar una morfología y tamaño inadecuados.

Los resultados del establecimiento logrados en siembras aéreas, son frecuentemente deficientes o negativos. Las razones de este fracaso son variadas (Campbell, 1966 y 1968; Nelson, Wilson y Goebel, 1970; Cullen, 1965; McWilliam Clements y Dowling, 1970).

Los métodos y equipos de siembra considerados por Rechentin *et al.* (1965) son la siembra con mantillo y heno, siembra en línea, siembra al voleo, en hilera y siembras de primavera.

Un alto porcentaje de la superficie cubierta de praderas naturales podría ser mejorada a través de resiembra artificial por medios aéreos. En un estudio de Campbell y Swain (1973) se analizaron las causas de la mortalidad y del éxito en el establecimiento de praderas, que cuando se ha-

Cuadro X-22. *Cambios en la densidad poblacional y en la productividad de* Agropyron cristatum *sembrado en varias densidades (Hull y Holmgren, 1964).*

Dosis de siembra	*Densidad*		*Mortalidad*	*Productividad Décimo año*
	Primer año	*Cuarto año*		
kg/ha	------ ind/m^2 -------		%	kg/ha
1,1	8	8	0	773
2,2	20	11	47	768
4,4	38	11	71	790
6,7	54	14	74	863
8,9	81	15	81	897
11,2	102	16	84	802
22,4	204	20	90	582
44,8	403	21	95	785

cen por avión frecuentemente fracasan. Las hormigas retiraron un 29% de las semillas sembradas en invierno, 42% en primavera 33% en verano; pero su cosecha cesó al germinar la semilla. La proporción de semillas cosechadas fue variable, de 10:46: 52:96 para *Trifolium subterraneum Medicago sativa: Lolium perenne: Phalaris tuberosa.*

Las pérdidas durante la germinación son variables. En todos los casos estudiados por los autores se llegó a la conclusión de que la germinación de terreno fue inferior a la de laboratorio en Discos Petri. Los autores asocian esta diferencia a las disponibilidades hídricas en el medio circundante a la semilla. Otras causas las atribuyen al mal contacto de la semilla con el suelo, daño de insectos, radícula atrapada a la cubierta seminal e infección de hongos. Las pérdidas por este efecto fueron, en conjunto, de 2% en primavera, y 3% en verano.

El porcentaje de pérdidas debido a la penetración de la radícula varía en las diversas estaciones debido al potencial hídrico del suelo y a la fuerza de penetración. La mayor proporción de las pérdidas ocurrieron debido a que las radículas no pudieron ejercer suficiente fuerza para deformar el suelo y penetrar, o no pudieron encontrar poros del tamaño adecuado que les permitiera penetrar y se desecaron y murieron.

Las pérdidas durante el período de establecimiento, en el lapso de hasta 2 ó 3 meses posteriores a la siembra, se debieron en un alto grado a la desecación. Otras fueron de menor importancia. Las pérdidas durante el período de sobrevivencia alcanzaron al 98% en las especies perennes, debido a la competencia entre sí y con las malezas anuales (Cuadro X-23).

Los sistemas de cultivos son corrientemente monófitos y monoestratificados. Tienen además un ordenamiento definido en el espaciamiento entre individuos y grupos de éstos. El establecimiento de la fitocenosis debe ser de tal naturaleza que conduzca a la construcción del modelo diseñado que optimice al sistema. Cualquiera que sea el objetivo perseguido, el modelo construido de fitocenosis debe corresponder al del diseño.

La densidad poblacional y de la fitocenosis que se construya es el producto de la calidad y cantidad diseminular y de la calidad ambiental en relación a las diséminulas, luego de haber modificado y optimizado al medio de acuerdo a los requerimientos de la nueva arquitectura. La fisonomía de la nueva comunidad es la resultante de la composición florística y sinusial que se incorpora en el proceso antropogénico de construcción, más las transformaciones e incorporaciones posteriores.

La densidad se puede modificar alterando la cantidad de diséminulas y la cantidad del ambiente donde éstas se establezcan, haciendo así variar la capacidad sustentadora del ecosistema para la población. La norma general es que a medida que la calidad ambiental mejora, la germinación ecológica aumenta y la densidad poblacional puede ser superior. La dosis de siembra debe hacerse variar paralelamente con el deterioro o mejoramiento de la capacidad sustentadora del ambiente.

Con el transcurso del tiempo, ocurren modificaciones endógenas y singenéticas que van modificando las poblaciones establecidas. La siembra, trasplante y establecimiento de un cultivo marca el inicio de la biocenosis y, en una medida

Cuadro X-23. *Efecto de la época de siembra, riego y cobertura de la semilla en el porcentaje de penetración de radículas. Promedio de las cuatro especies estudiadas (Campbell y Swain, 1973).*

Epoca de siembra	*Tratamiento*	*Etapa de penetración radicular*		*Causas mortalidad radicular*		*Etapa de muerte en establecimiento*	
		Penetración radicular	*Desecación*	*Otras causas*	*Tensión hídrica*	*Fauna edáfica*	*Herbicida residual*
		%					
Invierno	Testigo	66	24	10	10	11	0
Primavera	Testigo	38	54	8	57	1	2
	Regado	49	40	11	18	4	5
Verano	Testigo	7	86	7	97	0	0
	Regado	50	45	5	17	0	2
	Tapada	77	19	4	62	6	11
	Tapada regada	90	6	4	9	9	12

muy alta, establece los límites máximos de ésta, una vez que madure.

Algunas consideraciones deben hacerse con anterioridad al tomar las decisiones correspondientes a la elección de las especies que integran la biocenosis. Las especies y estratas seleccionadas deben adaptarse al ambiente ecosistémico. Sus límites de tolerancia y la maximización de su desarrollo y crecimiento deben corresponder a las características de los recursos, hábitat y ambiente biotópico y de manejo donde deban desarrollarse.

La compatibilidad específica y poblacional debe, también, ser elevada. La agresividad ecológica de las poblaciones que se establezcan deben compatibilizarse entre ellas. En general, no es aconsejable mezclar especies altamente agresivas con otras de fácil dominancia, a no ser que el objetivo que se persiga sea el desarrollo de fitocenosis pioneras con características diferentes a las de las maduras. La intensidad de utilización o de cosecha de cada población no debe ser muy variable, a no ser que se tomen las precauciones de manejo para evitar alteraciones o inversiones inadecuadas de la dominancia específica. Las diferencias muy marcadas en la agresividad y en la intensidad de la cosecha de cada población, terminan por transformar a las fitocenosis originalmente complejas en biomas en exceso simplificados y diferentes al modelo diseñado.

La influencia de los factores controlables en la regulación biocenósica puede ser de importancia fundamental en la estructuración taxonómica del modelo fitocenósico al alcanzar su etapa de equilibrio. La fertilización, el riego y el sistema de utilización son las estrategias más socorridas en la regulación florística de la dominancia fitocenósica. El manejo y utilización de la fitocenosis debe corresponder al requerido para optimizar la fitocenosis de acuerdo al diseño modelado.

Bush (1959) hace resaltar tres de los espectos principales del mejoramiento de fitocenosis: fertilización, siembra de especies mejoradas y manejo adecuado.

El control adecuado de la utilización es de tanta importancia como la limpia del matorral y la resiembra del área con especies mejoradas. Sin un manejo adecuado, el esfuerzo desplegado puede conducir a la nada. En la planificación del manejo debe tenerse en cuenta los siguientes factores:

— ajustar las prácticas de manejo a las circunstancias del predio y del momento,
— planificar a largo plazo el programa de manejo del predio.
— rezagar la fitocenosis antes de quemar o requemar las estratas menos deseables para así fomentar la cantidad de combustible y
— utilizar la fitocenosis por primera vez con posterioridad a la maduración de las especies establecidas, cuando éstas hayan comenzado a producir semillas, reproducirse o comiencen a secarse (Love, Sumner, y Osterly, 1952).

A manera de ejemplo puede citarse el manejo de establecimiento de una gramínea perenne *Phalaris tuberosa* en secano. Según Bush (1959), deben considerarse los siguientes aspectos:

Reducción de la competencia por medio de aradura o rastreadura con anterioridad a la pro-

ducción de semilla por parte de las anuales. Barbecho de verano.
Labores superficiales de mullimiento y control de malezas después de las primeras lluvias otoñales. Preparación de cama de semillas mullida y firme.
Siembra de precisión en líneas, a menos de 2,5 cm de profundidad. No sembrar al voleo.
No hacer fertilización de establecimiento pues estimula las malezas.
No pastorear durante el primer año.
Segar tanto como sea necesario, para controlar las malezas.
Fertilización mineral anual en el otoño, antes del inicio de la época de crecimiento. Empleo de dosis de 30 kg/ha de N y 40 kg/ha de P_5O_5.
Comenzar a utilizar la pradera durante el segundo año cuando Phalaris alcance una estatura de 10 a 15 cm.

Bibliografía

Abernathy, G.C. y C.H. Herbel. 1973. *Brush erradicating, basin pitting and seeding machine for arid to semiarid rangeland.* J. Range Manage. 26:189-192.

Aikman, J.M. 1955. *Burning in the management of prairie in Iowa.* Proc. Iowa Acad. Sci. 62: 53-62.

Albrecht, W.A. 1956. *Physical, chemical and biochemical changes in the soil community.* En: W.L. Thomas. *Man's role in changing the face of earth.* Univ. Chicago Press : 648-673.

Amen, R.D. 1963. *The concept of seed dormancy.* American Scientist 51: 408-424.

Ardell, J.B. y W.C. Whitman. 1970. *Significance of reduced plant vigor in relation to range.* J. Range Manage. 23: 181.

Barney, M.A. y N.C. Frischknecht. 1974. *Vegetation changes following fire in the pynyon-juniper type of west-central Utah.* J. Range Manage. 27: 91-96.

Barton, L.V. 1960. *Dormancy in seed imposed by the seed coat.* Encyclopedia of Plant Physiology 15: 727-736.

Bedford, L.V., R.J. Flood y D.B. MacKay. 1971. *Laboratory germination and field emergence in spring wheat* (Trticum aestivum L.) J. Natn. Inst. Agric. Bot. 12:331-339.

Beatle, N.C.W. 1952. *Studies in halophytes. The germination of the seed and establishment of the seedlings of five species of* Atriplex *in Australia.* Ecology 33: 49-62.

Blaisdell, J.P. 1953. *Ecological effects of planned burning of sagebrush grass range on the upper Snake River Plains.* U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 1075. 39 p.

Bleak, A.T. y W. Keller. 1974. *Emergence and yield six range grasses on four dates using natural and treated seed.* J. Range Manage. 27.

Bleak, A. t., N.C. Frischknecht, A.P. Plummer y R.E. Eckert. 1965. *Problems in artificial and natural revegetation of the arid shadscale vegetation zone of Utah and Nevada.* J. Range Manage. 18: 59-65.

Bush, R.D. 1959. *Six months of green feed 3 points to range improvement.* U.S. Dept. Agr. Soil Conser. Service. 4 p.

Campbell, M.H. 1966. *Theft by harvesting ants of pasture seed brodcast on unploughed land.* Aust. J. Exp. Agr. Anim. Husb. 6: 334-338.

Campbell, M.H. 1968. *Establishment, grouth and survival of six pasture species surface sown on unploughed land infested whit serrated lussack* (Nasella trichotoma). Aust. J. exp. Agr. Anim. Husb. 8: 470-477.

Campbell, M.H. y F.G. Swain. 1973. *Factors causing losses during the establishment of surface-sown pastures.* J. Range Manage 26: 355-359.

Candia, R., J. Gastó C., R. Armijo T. y R. Nava C. 1976. *Estrategias de transformación del ecosistema árido. Operadores y algoritmos.* Univ. Autónoma Agraria Antonio Narro. Monografía Técnico-Científica 2: 250-364. Saltillo, Méjico

Concha R., R. 1969. *Establecimiento de praderas en Magallanes.* Simiente 39: 3-7.

Cook, C.W., L.A. Stoddart y P.L. Sims 1967. *Effects of season, spacing and intensity of seeding on the development of foothill range grass stands.* Utah Agr. Exp. Sta. Bull. 467. 73 p.

Cortázar S., R. 1950. *Trigo.* En: *Siete años de investigación agrícola.* Dir. Gen. Agric. Chile: 33-108.

Cristi, A. y J. Gastó. 1971. *Alteraciones ambientales y del fruto en la germinación de* Atriplex repanda *Phil.* Univ. Chile. Fac. Agron. Est. Exper. Agronomica. Bol. Téc. 34.

Cullen, N.A. 1965. *Techniques used in establishment studies on unimproved grasslands.* N. Z.J. Agric. Sci. 1: 25-27.

Curtis, J.T. 1956. *The modification of mid-latitude grasslands and forests by man.* En: Tho-

mas, W.L. (ed.) *Man's role in changing the face of the earth*. The Univ. Of Chicago: 721-736.

Curtis, J.T. y M.L. Partch. 1950. *Some factors afeccting flower production in* Andropong gerardi. Ecology 31: 448-489.

Dwyer, D.R.D. Pieper. 1967. *Fire effects on blue grama-pinyon-juniper rangelands in New México*. J. Range Manage. W: 359-362.

Eckert, R.E., J.E. Asher, M.D. Christensen y R.A. Evans. 1974. *Evaluation of the atrazine-fallow technique for weed control and seedling establishment*. J. Range Manage. 27: 288-292.

Ehrenreich, J.H. y J.M. Aikman. 1957. *Effect of burning on seedstalk production of native prairie grasses*. Proc. Iowa Acad. Sci. 64: 205-212.

Ehrenreich, J.H. y J.M. Aikman. 1963. *An ecological study of the effect of certain management practices on native prairie in Iowa*. Ecol. Monog. 33: 113-139.

Fisser, H.G., M.H. MacKey y J.T. Nichols. 1974. *Contour-furrowing and seeding on nuttall salbush rangeland of Wyoming*. J. Range Manage: 27: 459-462.

Frischnecht, N.C. 1951. *Seedling emergence and survival of range grases in central Utah*. Agron. J. 43: 177-182.

Gastó C., J. y S. Lazen R. 1966. *Establecimiento de falaris en secano*. Univ. Chile. Fac. Agron. Est. Exper. Agronómica. Bol. Técn. 23. 17 p.

Gastó C., J., M. Silva G. y E. Caviedes. 1968. *Establecimiento de praderas mejoradas en el Secano Interior de la provincia de Santiago*. Univ. de Chile. Fac. Agronomía, Est. Exper. Agronómica. Bol. Técn. 28. 19 p.

Garza C., J.G. Medina T., J. Gastó C. y R. Armijo T. 1977. *Transformación de ecosistemas áridos de pastizal. Estrategias de establecimiento*. Univ. Autónoma Agraria Antonio Narvo. Monografía Técnico-Científica 3:63-181. Saltillo, Méjico.

Gerding, P., M. 1970. *Factores ambientales e internos en el establecimiento y germinación del pasto salobre* (Atriplex semibaceata *R. Br.)* Univ. de Chile, Fac. Agronomía. Tesis. 60 p.

Harniss, R.D. y R.B. Murray. 1973. 30 *years of vegetal change following burning of sagebrush-grass range*. J. Range Manage. 26: 322-325.

Harper, J.L. 1961. *Approaches to the study of plant competition:* 1-39. En: J.L. Harper (ed.). *The biology of weeds*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Heirman, A.L. y H.A. Wright. 1973. *Fire in medium fuels of west Texas*. J. Range Manage. 26: 331-335.

Hull, A.C., 1974. *Seedling emergence and survival from different season and rates of seeding in mountain rangelands*. J. Range Manage. 27: 302-304.

Hull, A.C., Jr., y R.C. Holmgren. 1964. *Seeding southern Idaho rangelands*. U.S. Forest Serv. Res. Paper INT-10, 32 p., illus.

INIA. 1972. *Investigación agropecuaria*. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Santiago.

Kartzov G., R. de y R. Lailhacar. 1965. *Ensayos sobre establecimiento de* Atriplex semibaccata *R. Br. en la zona costera de la provincia de Coquimbo*. Univ. Chile, Fac. Agronomía. Tesis 123 p.

Kisinger, F.E. 1962. *The relationship between depth of planting and maximum foliage height of seedling of indian ricegrass*. J. Range Manage. 15: 10-13.

Koller, D. 1964. *The survival value of germination-regulating mechanisms in the field*. Herbage Abstracts 34: 1-5.

Kramer, P.J. y T.T. Kozlowski. 1960. *Physiology of trees*. McGraw-Hill Book Co., N.Y. 642 p.

Kummerov, J.S. 1963. *Endogenous fluctuations of germination capacity in* Dactylis glomerata. Amer. J. Bot. 50: 915-920.

Kay, B.L. 1973. *Hydroseedng*. Agrichemical Age. junio: 6-8.

Lavin, F., F.B. Gomm y T.N. Johnsen. 1973. *Cultural, seasonal and site effects on pinyon-juniper rangelands plantings* J. Range Menage. 26: 279-285.

Leighton, S., G. 1972. *Siembra y germinación de* Atriplex repanda *Phil y otras Quenopodiáceas forrajeras en secano y en ambiente controlado*. Tesis. Fac. Agronomía. Univ. Católica de Valparaíso. 68 p.

Leighton, G., J. Gastó C. y A. Cristi. 1975. *Establecimiento de arbustos forrajeros nativos y exóticos de Chile. I. Incidencia de la época, profundidad y dosis de siembra en secano mediterráneo semiárido*. Ciencia e Investigación Agrícola 2: 41-52.

Love, R.M., D.C. Sumner y V.P. Osterli. 1952. *Improving California brush ranges*. Univ. Calif. Calif. Agric. Exper. Station. Circ. 371. 38 p.

Marks, P.L. y F.H. Borman. 1972. *Revegetation following forest culting: Mechanism for return to steady-state nutrient cycling*. Science. 76: 914-915.

Marquiss, R.W. 1972. *Soil moisture, forage and beef production benefits from gambel oa control in southwestern Colorado*. J. Range Manage. 25: 146-150.

Mayer, A.M. y A. Poljakoff-Mayber. 1963. *The germination of seeds.* McMillan Co. N.Y. 236 p.

Mc Guinnies, W.J. 1959. *The relationship of furrow depth to moisture content of soil and sedling establishment on a range soil.* Agron. J. 51: 13-14.

McGuinnies, W. J. 1960. *Effect of moisture stress and temperature on germination of six range grasses.* Agronomy 52: 159-162.

McGuinnies, W.J. 1974. *Effect of planting depth on seedling grouth of russian wildrye* (Elymus junceus *Fisch*).

McWilliam, J.R., R.J. Clements y P.M. Dowling. 1970. *Some factors influencing the germination and early seedling development of pasture plants.* Aust. J. Agr. Res. 21: 19-32.

Montaldo B., A., A. 1950. *Papas.* En: *Siete Años Investigación Agrícola.* Dept. Investig. Agrícolas. Dirección General Agricultura. Santiago.

Nelson, J.R., A.M. Wilson y C.J. Goebel 1970. *Factors influencing broadcast seeding in bunchgrass range.* J. Range Manage. 23: 163-169.

Nord, E.C. y G. Van Atta. 1960. *Saponin, a seed germination inhibitor.* Forest Sci. 6: 350-353.

Nord, E.C., R.F. Hartless y D.W. Nettleton 1971. *Effects of several factors on saltbush establishment in California.* J. Range Manage. 24: 216-233.

Olivares, E., A. 1964. *Procedimiento para mejorar la germinación de* Oryzopsis miliacea *L. Benth. et Hook* Univ. Chile. Fac. Agron. Tesis. Ing. Agr.

Owensby, C.E. y J.B. Wyrill. 1973. *Effects of range burning on Kansas Flinthills soils. J. Range Manage.* 26: 185-188.

Parker, K.W. y S.C. Martin. 1952. *The mesquite problem on southern Arizona ranges.* U.S. Dept. Agric. Southwestern Forest and Range Exp. Sta. Circ. 908. 70 p.

Pechanec, J.F., C.E. Fisher y K.W. Parker. 1948. *How to control noxious plants.* Yearbook of Agriculture: 256-260.

Pechanec, J.F., G. Stewart, A.P. Plummer, J.H. Robertson y A.C. Hull, Jr. 1954. *Controlling sagebrush on rangelands.* U.S. Dept. Agric. Farmers Bull. 2072. 36 p.

Perry A., 1961. *Comparación entre el porcentaje de germinación y el porcentaje de semillas viables obtenido en la prueba de tretrazolium.* Univ. Chile, Fac. Agron. Tesis. Ing. Agr.

Pimstein C., R. 1974. *Contribución al estudio de ecosistemas en comunidades de* Nothofagus glauca *»roble maulino«.* Tesis. Ing. Forestal, Fac. Ciencias Forestales. Univ. Chile. 96 p.

Plummer, A.P. y J.M. Fenley. 1950. *Seasonal period for planting grasses in subalpine zone of central Utah.* Intermountain Forest and Range Exp. Sta. Res. Paper 18. 12 p.

Pollock, B.M. 1972. *The effect of physiological seed quality on plant establishment.* Horticultural Sci. 6: 552-553.

Rauzi, F. 1968. *Pitting and interseeding native shortgrass rangeland.* Wyo. Agr. Exp. Sta. Res. J. 17. 14 p.

Rauzi, F. 1974. *Mechanical and chemical range renovation in southeastern Wyoming.* J. Range Manage. 27: 48-52.

Rechentin, C.A., H.M. Bell, R.J. Pederson, D.B. Polky y J.E. Smith. 1965. *Grassland restoration.* Tercera Parte. Re-establishing forage plants. Soil Conservation Service. U.S. Dept. Agric. Temple, Texas. 29 p.

Rummel, R.S. 1951. *Some effects of livestock grazing on ponderosa pine forests and range in central Washington.* Ecol. 32: 594-607.

Slayback, R.D. y D.R. Cable. 1970. *Larger pits aid reseeding of semidesert rangeland.* J. Range Manage 23: 333-335.

Slayback, R.D. y C.W. Renney. 1972. *Intermediate pits reduce gamble in range seeding in the southwest.* J. Range Manage. 25: 224-227.

Springfield, H.W. 1956. *Relation of time of planting to establishment of wheatgrasses in northern New Mexico.* Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado. Res. Note 24. 5 p.

Springfield, H.W. y D.G. Bell. 1967. *Depth to seed fourwing saltbush.* J. Range Manage. 20: 180: 182.

Springfield, J.W. 1968. *Germination of winterfat seeds under different moisture stresses and temperature.* Journal of Range Manage. 21: 314-316.

Springfield, H.W.. 1969. *Temperature for germination of fourwing saltbush.* J. Range Manage. 21: 335-336.

Springfiels, H.W. 1970. *Emergence and survival of winterfat seedlings from four planting depths.* U.S. Dept. Agric. Service. Rocky Mountain Forest and Range Exper. Sta. Fort Collins, Colorado. Res. Note. RM-162. 4 p

Thilenius, J.F., D.R. Smith y G.R. Brown. 1974. *Effect of 2.4-D. on composition and production of an alpine plant community in Wyoming.* J. Range Manage. 27: 140-142.

Triplett, G.B., Jr. y M.B. Tesar. 1960. *Effects of composition, depth of planting and soil moisture tension on seedling emergence of alfalfa.* Agronomy J. 52: 681-684.

Vita A., A. 1970. *Efecto del origen geográfico de árboles padres de quillay* (Quillaja saponaria Mol) *sobre la calidad de la semilla y sobrevivencia en reforestación por siembra directa.* Univ. Chile. Fac. Agronomía. Esc. Ing. Forestal. Bol. Técn. 21. 19 p.

Volosky de H., D. 1950. *Desinfección de semillas.* En: *Siete Años Investigación Agrícola.* Dept. Investig. Agrícolas. Dirección General Agricultura. Santiago.

Williams, W.A. 1963. *Competition for light between animal species of* Trifolium *during the vegetative phase.* Ecology 44: 475-485.

Wight, J.R. y F.H. Siddoway. 1972. *Improving precipitation use efficiency on rangeland by surface modification.* J. Soil Water Conserv. 27: 170-174.

Wright, J.R. y L.M. White. 1974. *Interseeding and pitting on a sandy range site in eastern Montana.* J. Range Manage. 27: 206-210.

Williams, W.A., J.N. Black y C.M. Donald 1968. *Effect of seed weight on the growth of competing annual trifoliums.* Crop Sci. 8: 660-663.

Woodwell, G.M. 1970. *The energy cycle of the biosphere.* En: *The biosphere* W.H. Freeman. San Francisco : 26-36.

Wink, R.L. y H.A. Wright. 1973. *Effect of fire on an Ashe Juniper community.* J. Range Manage. 26: 326-329.

Young, J.A. y R.A. Evans. 1974. *Population dynamics of green rabbitbrush in disturbed big sagebrush communities.* J. Range Manage. 27: 127-132.

Sexta Parte

COMENTARIOS FINALES

Nuestro impacto sobre el medio es una consecuencia de la clase de gente que somos y de la sociedad que hemos formado.

T.R. DETWYLER, 1971.

El mejoramiento del ecosistema origen debe considerar en primer término al hombre organizado social, cultural y políticamente y a otros componentes del sistema, donde sobresale el componente silvoagropecuario. Es necesario que, simultáneamente al estudio del componente silvoagropecuario, se analice otros aspectos relacionados con la organización del hombre, tales como:

Vivienda y urbanismo
Organización social
Educación y cultura
Antropología neurológica
Economía
Comunicaciones
Energía.
Medicina y salud
Industria y artesanía
Recreación, esparcimiento y calidad ambiental.

Todos estos aspectos organizativos del hombre inciden sobre la situación demográfica y el aumento de la demanda de recursos naturales lo cual, a su vez, es la causa principal de la degradación de los ecosistemas, especialmente del componente silvoagropecuario, y el objetivo principal de su manejo.

En el proceso de planificación de la transformación del ecosistema-origen E'_t en uno óptimo E'_o debe considerarse como alternativas la modificación de:

su funcionamiento y
su arquitectura.

Los problemas del agro, en la actualidad, tienen su origen en la presión social de la población, que demanda soluciones inmediatas a situaciones que se han venido acumulando sin resolverse durante períodos muy largos. Ello presenta como alternativa tomar decisiones al tanteo, con el fin de satisfacer intereses de urgencia inmediata de la población, aunque a la larga sean negativas. Las medidas que se elijan para resolver el problema deben estar orientadas a darle una solución, satisfactoria a la situación futura y a la del momento. A pesar del esfuerzo desplegado por gobernantes, políticos, científicos, intelectuales, empresarios y burócratas para resolver los problemas del agro, no ha sido posible lograrlo. Lejos de alcanzarse una solución, año a año se han ido agudizando hasta llegarse al estado actual en que la solución de los problemas del hombre y los recursos naturales se encuentra ya una distancia muy grande.

A menudo, las soluciones se plantean desde un punto de vista de los intereses personales o de grupos que persiguen alcanzar beneficios derivados del usufructo o de la cosecha de los recursos naturales. En oposición a ello se encuentran los preservacionistas que pretenden volver al medio natural original a través de la no intervención del hombre sobre el recurso natural (Budowski, 1976). Este último grupo sostiene que esta sociedad primitiva es la solución a los problemas actuales del hombre sin comprender que la población humana actual sobrepasa los límites de la capacidad sustentadora del globo terráqueo, que en su estado natural era de diez millones de personas, en tanto que en la actualidad, sobrepasa los cuatro mil millones, y que llegará a siete mil a finales del siglo, con lo cual la situación se tornará aún más crítica.

En el caso de Chile, sobre el 80% de la proteína y energía proviene de seis rubros principales: trigo, papas, azúcar, aceites vegetales, leche y carne de vacuno (Assirati, 1976). El mayor énfasis en la transformación de los ecosistemas debe centrarse en los rubros básicos de producción (Wortman, 1967).

En cuanto a los estímulos ($\mathcal{E}$) la clave del desarrollo silvoagropecuario debe centrarse en las disponibilidades y costos de los fertilizantes, especialmente los nitrogenados y fosforados y en las disponibilidades de agua de riego para los cultivos, en las épocas de mayores requerimientos (INIA, 1972). Todo lo anterior, debe venir acompañado de un mejoramiento de la organización predial, considerada como ecosistema origen, que en la actualidad esté lejos del óptimo.

El mundo ha sido dividido en dos grupos de naciones: aquellas que saben manejar tecnología y crear riqueza y aquellas que no lo saben (Drucker, 1968). Entre estos dos grupos de naciones, sin embargo, se ha ido creando un abismo de ingresos y oportunidades, como nunca antes existió. En la actualidad la diferencia entre ambos grupos de naciones no reside necesariamente en su capacidad de manejar la tecnología, pues ésta se puede adquirir en diversas formas,

sino que en la capacidad de disponer de los recursos necesarios para su aplicación. Las naciones desarrolladas son en realidad las que controlan y se benefician con el usufructo la mayor parte de los recursos y subdesarrolladas, las otras.

De manera simplista se sostiene en forma generalizada que la forma más eficiente de aumentar la productividad del agro es a través del empleo intensivo de fertilizantes, y mucho se conoce de sus posibilidades. Sin embargo, resulta difícil implementar esta solución en una escala generalizada (Ehrlich y Holdren, 1969). Si la India, por ejemplo, hiciera uso de los fertilizantes con la misma intensidad que Holanda, consumiría la mitad de la producción mundial (Naciones Unidas, 1968). La planificación del uso de fertilizantes de parte de una nación debe venir acompañada del estudio de las disponibilidades en el mercado, y de su costo, sin lo cual, a menudo, resulta en simples utopías, que fracasan ante la imposibilidad de aplicación.

El potencial silvoagropecuario del país es muy superior a su productividad actual (Carter, 1966). No es posible pensar en un mejoramiento a través de la aplicación de medidas aisladas. El mejoramiento de los recursos naturales debe plantearse y resolverse con un criterio ecosistémico, donde la unidad de transformación sea el ecosistema origen.

La productividad que se puede lograr con cultivación intensiva de la tierra según cálculos de De Wit (1967) y de Standhill (1962) discutidos por Loomis, Williams y Hall (1971) permiten concluir que potencialmente se requiere de 80 m^2 para mantener a una persona en bajas latitudes y de 800 m^2 en las latitudes mayores. Estas productividades sólo se logran a través del mejoramiento de los estímulos y de la arquitectura del ecosistema.

Todo lo anterior, debe ser compatible con la definición de conservación enunciada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza como: la ordenación de los recursos naturales de la tierra, el aire, el agua, el suelo y los minerales, las diferentes especies de plantas y animales, inclusive el hombre, a fin de lograr la máxima calidad de vida para la humanidad, y sobre una base continua (Budowski, 1976).

XI
PRESENTE Y FUTURO

No predecimos el futuro, tenemos que inventarlo.

DENNIS GABOR

El estado ecológico actual, tanto del mundo como del país, no es un producto del azar. Es la consecuencia de un largo proceso de evolución que en gran medida ha sido ajeno al hombre mismo. Este, sin embargo, durante los períodos más recientes, ha pasado a intervenir en mayor grado. Su intervención, aunque se presenta como fundamental en el proceso de transformación de la biófera, está regida por principios y leyes de validez universal a las cuales no es posible modificar. Es ahí donde se origina la importancia que ha tenido la ecología en el proceso de transformación, pues el hombre organizado cultural, social y políticamente es, en la actualidad, el principal agente transformador. El momento actual se presenta con características diferentes a cualquier etapa anterior de la historia, tanto por la naturaleza de los problemas como por su magnitud.

El ecosistema representa la unidad ecológica fundamental donde se conjugan, inseparablemente, el hombre organizado y el medio donde vive, el cual incluye al suelo, clima, planta y animal; cada uno de los cuales, como asimismo su conjunto organizado, constituye unidades con atributos diferentes a los de la materia y la energía que contienen. La acción del hombre es, precisamente, la de modificar este ordenamiento o entropía del ecosistema, ya que la materia y la energía no se crean ni se pierden.

La evolución del hombre sobre el planeta se inicia después de más de dos mil millones de años de evolución de la vida, donde al momento de aparecer encontró un ordenamiento ya establecido, el cual altera, arriesgándose a crear un nuevo ordenamiento de la naturaleza que además de perjudicarle, puede llegar a sobrepasar sus límites de tolerancia fisiológica y sociológica.

El desarrollo de la tecnología ha permitido un dominio cada vez mayor de la materia y energía, de manera de incrementar su capacidad transformadora de la naturaleza. La acción del hombre sobre el medio ha estado generalmente orientada hacia el beneficio inmediato del individuo, aun cuando su acción vaya en desmedro de la población o que, a largo plazo o distancia, sea perjudicial.

Actualmente algunos grupos de personas tratan de solucionar los problemas inmediatos de la población, enfatizando cada vez más en la sociedad de consumo, restándole importancia a los efectos laterales de deterioro del ambiente

o su acción a largo plazo sobre el medio. La sociedad ecológica que preconizan otros grupos, enfatiza en los efectos a mediano y largo plazo de esta acción, y tiende hacia la aplicación de medidas que, aunque signifiquen un alto costo social inmediato, a mediano y largo plazo sean de mayor beneficio y tiendan a la conservación y mejoramiento del medio donde el hombre viva y sin el cual no puede subsistir.

Problema

Para una definición de la ciencia silvoagropecuaria se requiere comprender y delimitar los siguientes conceptos:

—la unidad silvoagropecuaria,
—el estado del ecosistema donde se incluye su funcionamiento y arquitectura, y
—el cambio de estado.

Con anterioridad a la resolución de los problemas silvoagropecuarios es necesario determinar el estado actual del ecosistema (E_i) y el estado óptimo al cual se deba llegar (E_o). Tanto la determinación del estado inicial como la del estado meta u óptimo, representan problemas de naturaleza muy compleja. No basta con determinar el estado óptimo, es necesario, además, definir el operador (π^l_{io}) que debe aplicarse para transformar el estado inicial en final, de manera que:

$$E^l_i \xrightarrow{\pi^l_{io}} E^j_o$$

En el proceso de planificación de la transformación del ecosistema origen E^l_i en uno óptimo E^j_o deben considerarse como alternativas la modificación de:

—los estímulos ϵ,
—el arreglo topológico σ,
—el número y dimensión de los componentes η

Para lograr lo anterior es necesario modificar $\mathcal{E}$, σ, o η de los componentes E_{bi}, E_{hi}, E_{ni}, E_{ei} o E_{ci} aplicándole a cada uno de ellos un transformador ecosistémico de manera que permita a todo el ecosistema origen, alcanzar el estado óptimo, E^j_o. Simbólicamente se tiene:

$$\{E_{bi}, E_{hi}, E_{ni}, E_{ei} \text{ o } E_{ci}\} \xrightarrow{\pi^l_{io}} \{E_{bk}, E_{hk}, E_{nk}, E_{ek}, E_{ck}\}$$

de donde π^l_{io} es el operador ecosistémico que permite efectuar el cambio de estado a través de una ruta l; E_S, E_A, E_H y E_I indican respectivamente el conjunto de los componentes ecosistémicos biogeoestructurales (b), socioestructural (h), sistemas incidentes (c). Lo anterior, sin embargo, no necesariamente implica que se tenga que transformar a cada uno de los ecosistemas componentes en óptimo; por lo que se han denotado E_{bk}, E_{hk}, E_{nk}, y E_{ck}. Loa estados transformados de cada uno de éstos no corresponden necesariamente a su estado óptimo, aunque en conjunto lo son (Armijo, Nava y Gastó, 1976).

En vista que los estímulos corresponden a la adición de materia, energía e información al sistema involucran, por lo tanto, la aplicación de un trabajo (ω). La dependencia del operador funcional π con los estímulos implica la existencia de una función que mide la cantidad de trabajo requerido para lograr la transformación. El término trabajo se utiliza bajo la acepción de energía generalizada, incluyendo a la energía aplicada como tal al ecosistema y a la materia cuantificada en términos de energía requerida para su transformación y aplicación. Este trabajo se puede cuantificar en unidades de energía empleadas en la transformación ecosistémica, pudiéndose expresar en joules, ergios, calorías o en cualquier otra unidad energética (Pimentel *et al.*, 1973).

La transformación de un estado ecosistémico en otro, es en sí un proceso probabilístico, lo cual implica considerar la probabilidad de efectuar el cambio. Lo anterior motiva la siguiente definición:

Sea P la probabilidad de llegar de un estado E_i a un estado E_j a través de una ruta l con la aplicación de un operador funcional π^l_{ij}. Esta probabilidad estadística se halla dada por:

$$P_{ij} = P(\Delta E_{ij}; \pi^l_{ij})] = \frac{N(E_j)}{N(E_k)} \quad \text{para } \pi^l_{ij}, \text{ con}$$

ΔEij representando el cambio de estado producido con π^l_{ij},
N (Ej) es el número de casos en el cual se llega al estado j a través de la aplicación de π^l_{ij}, y
N (E_k) es el número de casos que se llega a un estado k cualquiera, incluyendo al estado j meta.

El operador ecosistémico π^l_{ij} que permita transformar desde E_i a E_o está dado por una relación R_l tal que (Figura XI-1):

$$\pi^l_{ij} = R_l\ (\omega_{ij}; t_{ij}; P_{ij}),$$

donde:

ω es el trabajo requerido para transformar el ecosistema desde el estado i al j,
t_{ij} es el tiempo necesario para efectuar la transformación desde el estado i al j,
Pij es la probabilidad de efectuar la transformación desde el estado i al j, y

R_l es la relación entre ω_{ij}, t_{ij} y P_{ij} al seguir una ruta l y pasar del estado i al j (Armijo, Nava y Gastó, 1976).

Los profesionales del agro deben estar en condiciones de:

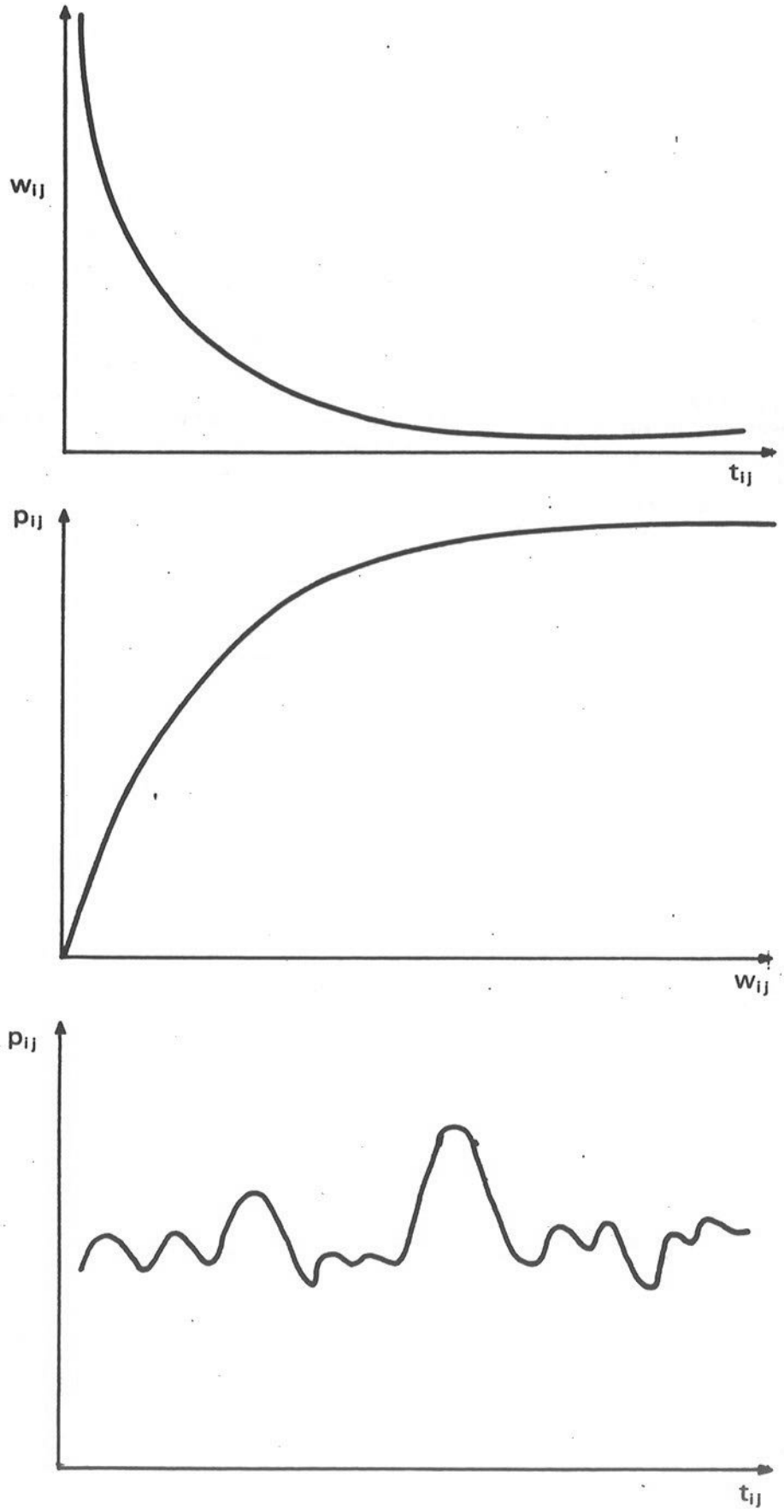


Figura XI-1. *Relaciones paramétricas conceptuales entre w_{ij} y t_{ij} (Armijo, Nava y Gastó. 1976).*

—estudiar el estado de los ecosistemas,
—comparar las posibilidades de cambio o estados-meta posibles,
—elegir el estado óptimo,
—definir el operador de transformación para provocar el cambio de estado, y
—mantener dicho estado.

El análisis histórico de los estados y cambios de estado de los ecosistemas, permite conocer la tendencia de los diversos parámetros que definen al sistema, y de su proyección a futuro. Dicho en otras palabras, significa conocer lo siguiente:

¿Dónde se está	$¿E_t?$
¿A dónde se debe ir?	$¿E_o?$
¿Cómo llegar?	$¿\pi_{to}?$
¿Cómo mantenerse?	$¿\pi_{oo}?$

Los componentes básicos de la ciencia silvoagropecuaria, con los cuales deben trabajar los profesionales del agro son tiempo, energía, materia, información y espacio. Los profesionales que se especializan en la transformación y optimización de los ecosistemas silvoagropecuarios deben tener un conocimiento adecuado de las ciencias básicas, de las variables de estado, de sistemas y de las ciencias de la tierra. Con ello se puede definir el estado del ecosistema en un momento dado, lo cual, con la ayuda del método científico, del cálculo y de la computación, determinar los vectores de estado (Figura XI-2).

La metodología clínica da las bases para determinar el estado del sistema en un momento dado, su estado meta u óptimo y los operadores que deben aplicársele para alcanzarlo. El cambio de estado del ecosistema es un problema de naturaleza probabilística por lo cual interviene la teoría de probabilidades, teoría de valores y los operadores, además de requerirse de la lógica simbólica y proposicional.

Los problemas del agro, en la actualidad, tienen su origen en la presión social de la población, que demanda soluciones inmediatas a situaciones que se han acumulado sin resolverse durante períodos muy largos. Ello presenta como alternativa tomar decisiones al tanteo, con el fin de satisfacer intereses de urgencia inmediata de la población, aunque a la larga sean negativas. Las medidas que se elijan para resolver el problema deben estar orientadas a darle una solución satisfactoria a la situación futura y a la del momento, y que se resume en lo siguiente:

Aumento demográfico y de demanda de la población (E_{hi}).

Deterioro ambiental por contaminación y destrucción de los recursos naturales renovables (E_{bi}, E_{ei}).

Saturación de los nichos y territorios ecológicos (E_{bi}).

Empeoramiento de la relación costo-beneficio, es decir, que el incremento del nivel tecnológico del manejo del ecosistema significa un aumento, cada vez proporcionalmente mayor, de los costos en relación a los beneficios. Ello hace que la diferencia entre estos dos o utilidad, paulatinamente se reduzca (E_{bi}, E_{ci}, E_{ni}).

Las medidas tradicionalmente aplicadas para resolver los problemas de la producción silvoagropecuaria han sido:

Aumento de la superficie dedicada a cultivos, ganadería, aserraderos, y otros, copada en la actualidad.

Construcción de vías de comunicación. Aun cuando queda mucho por hacer al respecto, no es un obstáculo que esté impidiendo llevar tecnología, insumos o sacar la producción de los predios.

Aumento de la mano de obra. El aumento de la capacidad de trabajo, ya sea con un incremento masivo de la mecanización o en forma manual, no es el problema de la productividad. Contrario a lo que a menudo se piensa, un alto grado de mecanización no es necesariamente sinónimo de desarrollo agrícola y, en muchos casos, significa lo contrario. El problema limitativo actual no es simplemente el grado de mecanización.

Aumento de los precios. El sólo incremento del precio de un producto no se traduce generalmente en un aumento de la productividad, sino que a menudo en un cambio de rubro, la producción total continúa muy similar. El aumento de los precios de los productos debe ir acompañado de otras múltiples situaciones para que se traduzca en un aumento sostenido de productividad.

Capitales. Una mayor capitalización agrícola provoca un mejoramiento de la productividad del recurso natural renovable. La canalización de capitales a la agricultura, que siempre fue un problema limitativo al desarrollo, no es válido en la actualidad pues existen abundantemente en el mercado mundial. El problema es de la rentabilidad que estos generan en relación a otras actividades. El crédito otorgado a la agricultura no ha sido para mejorar su rentabilidad, sino que para permitirle continuar operando en condiciones desventajosas.

Aumento de la cosecha de ecosistemas naturales, cuya productividad se acumula por períodos muy largos de tiempo tales como bosque, bancos de mariscos, pesca, fertilidad del suelo, y otros.

Frente a la alternativa del desarrollo del agro, se continúa presentando el desarrollo industrial como una panacea para resolver los problemas económicos y sociales, imitando la estrategia de algunos países desarrollados. La intensa competencia por los mercados que pueden alcanzar

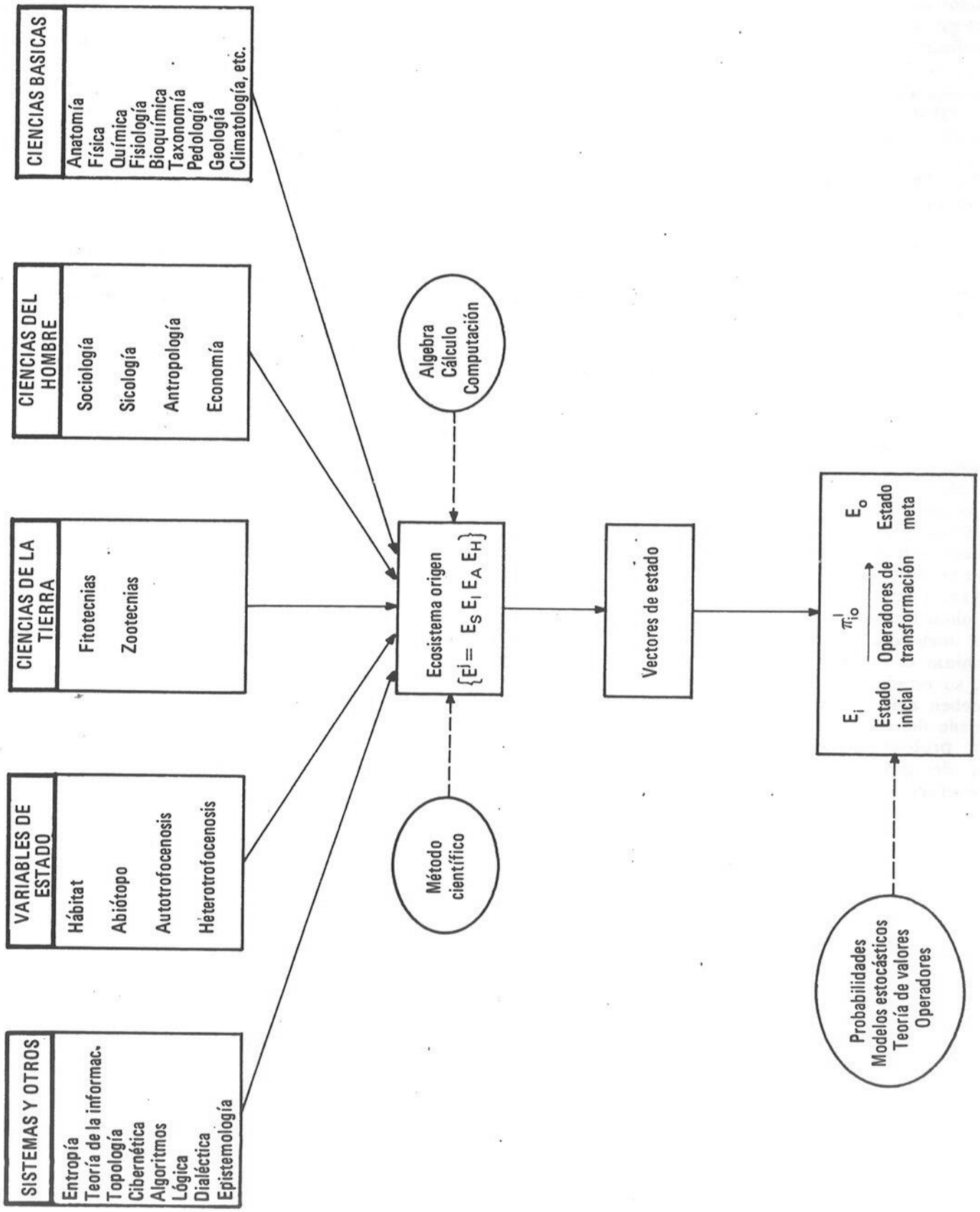


Figura XI-2. *Ciencia silvoagropecuaria.*

los productos industriales, con los provenientes de las naciones más avanzadas, hacen que la subsistencia de tales actividades en el mercado internacional sean difíciles. Es por ello, que se debe recurrir a subvencionárseles por medio de precios bajos de los alimentos para los trabajadores industriales y población urbana además de derechos de aduanas proteccionistas de la industria nacional.

Otra solución para el desarrollo global ha sido la minería, la cual, a menudo, se considera como una forma de vida. Debe corresponder, sin embargo, a una forma de capitalización en la cual, a medida que se deteriora un recurso que como éste es no renovable, se mejoren los recursos naturales o algún otro de naturaleza renovable.

El desarrollo silvoagropecuario, en el futuro, debe centralizarse en cuatro aspectos principales:

—necesidades de la población,
—capacidad productiva del ecosistema silvoagropecuario,
—optimización del macroecosistema nacional y
—condiciones para elevar la productividad.

Las necesidades de la población, durante las últimas décadas, han aumentado y siguen haciéndolo, debido al aumento demográfico y a los mayores requerimientos *per cápita*. Esta situación no puede continuar por un período muy prolongado de tiempo y la tendencia debe ser hacia la estabilización de la demanda, bajando el crecimiento vegetativo de la población al nivel cero*. Es decir, estabilizándola, e incluso por algún breve período a niveles menores de cero, hasta llegar a la población óptima para el individuo, la familia y el país. (Figura XI-3).

Lo dicho anteriormente, significa también un cambio de actitud en cuanto a las costumbres, vestuario, habitación y hábitos de comida. La dieta alimentaria de la población evolucionó en un ecosistema muy diferente al actual y desde el punto de vista ecológico, no es ni la más eficiente ni mucho menos la de mayor productividad. Ello significa que la nutrición humana debe planearse teniéndose como punto de partida a la productividad y potencialidad del ecosistema. En otras palabras, debe hacerse econutrición.

Tendencia

La capacidad productiva del ecosistema depende de sus características propias y del nivel tecnológico de operación. La capacidad potencial de cualquier ecosistema natural es superior a la real, pero el esfuerzo requerido para alcanzar el potencial va aumentando exponencialmente hasta que sobrepasa los beneficios que de ello deriva. A menudo, se afirma que la capacidad productiva de los ecosistemas del país es muy superior a la productividad actual lo cual, sin duda, es efectivo. Lo que no se indica es que el incremento de la productividad, a niveles mayores, viene acompañado, en el caso de los recursos naturales renovables, de un mayor costo lo cual, lejos de solucionar el problema de consumo de la población, lo agrava; pues cuando la capacidad de consumo de la población se mantiene constante en términos económicos, la mayor disponibilidad a precios más elevados significa una reducción del consumo. A nivel mundial se observa una tendencia general muy marcada al aumento del precio de los alimentos y el de los insumos necesarios para su producción, vale decir, fertilizantes minerales y energía fósil. La tendencia general de cambios del mundo hace pensar que en un futuro muy breve, la producción de los recursos naturales renovables se presentará como más ventajosa que la de algunos rubros industriales o actividades comerciales que actualmente le superan. Es interesante destacar que algunas naciones industrializadas así lo consideran.

Resulta alarmante pensar en la posibilidad que ocurra un incremento a destiempo de la productividad; que se produzca una situación en que el país haya sido exportador de productos agrícolas, silvícolas, acuáticos y mineros, incluso al costo de destruir sus recursos, en una época en que los precios no hayan sido remunerativos y comprado cierto tipo de tecnología industrial a precios exageradamente altos. A fines de siglo la situación se tornará inversa: cierta tecnología industrial será considerablemente más barata y los recursos naturales considerablemente más caros. Muchas naciones desarrolladas serán exportadoras de alimento y muchas de las naciones en desarrollo se habrán convertido en importadoras de alimento. Simultáneamente, muchas de las naciones en desarrollo se habrán convertido en importadoras. Muchas de las empresas transnacionales, en lugar de dedicarse a actividades mineras e industriales, estarán dedicadas a actividades altamente tecnificadas y eficientes de producción de recursos naturales renovables.

Si la tendencia general se mantiene, en cuanto a la productividad y necesidad de la población de Chile, a comienzos del próximo siglo se deberá importar, en valores actuales, el equivalente a US$ 3.500.000.000 en lugar de los US$ 250.000.000 que se importan en la actualidad. Si continúa la tendencia alcista a nivel mundial de los precios, esta cifra será aún mayor, a no ser que se reduzcan abruptamente los niveles de vida de la población.

* Crecimiento vegetativo cero significa que la natalidad es igual a la mortalidad, y por lo tanto, la población no varía. Cuando la natalidad es mayor que la mortalidad, la población aumenta, y en caso contrario, disminuye.

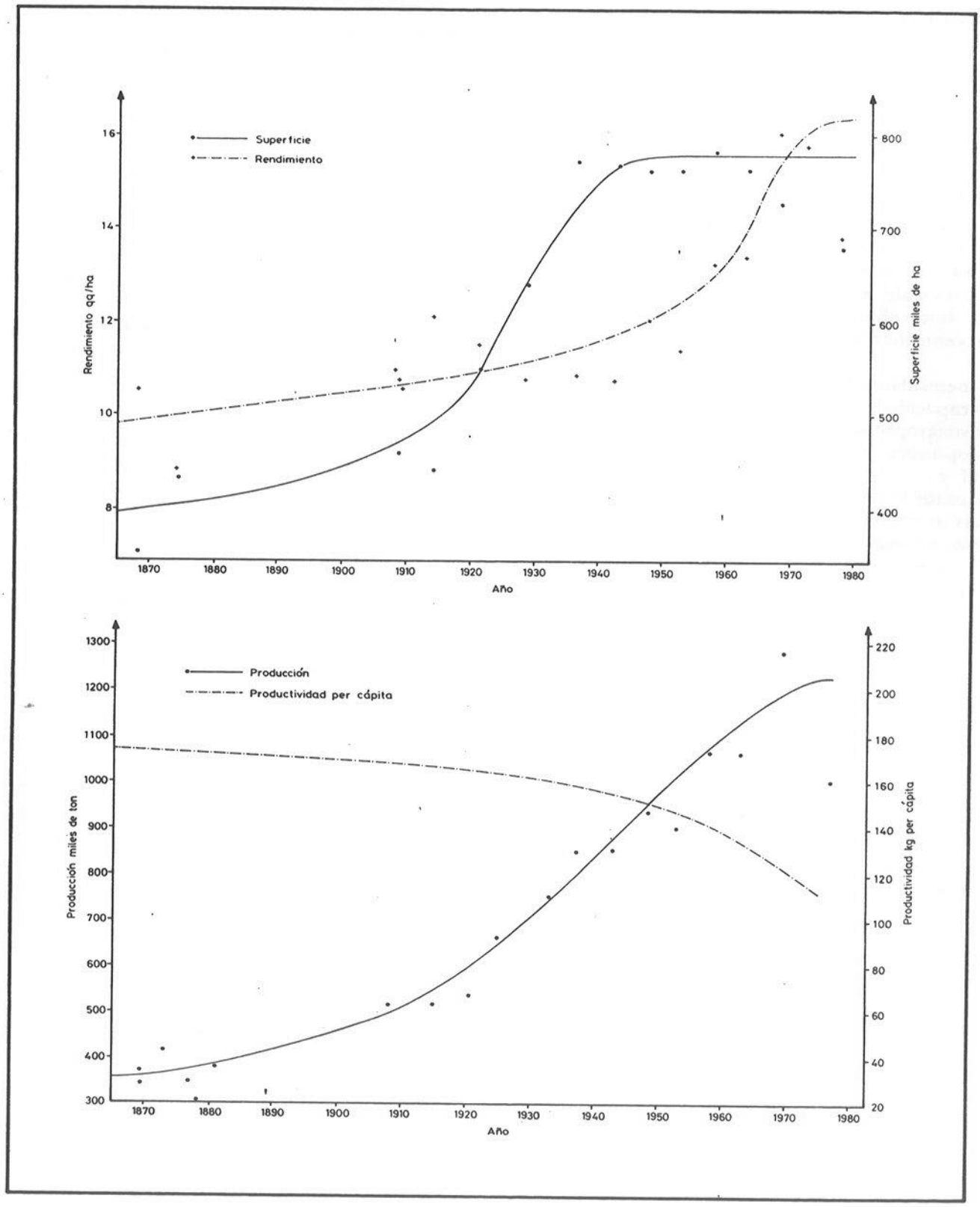


Figura XI-3. *Producción, rendimiento, superficie cultivada y producción* per cápita *del trigo en Chile, desde* 1869 *al presente, según datos de Opazo,* 1939; *y* ODEPA, 1976.

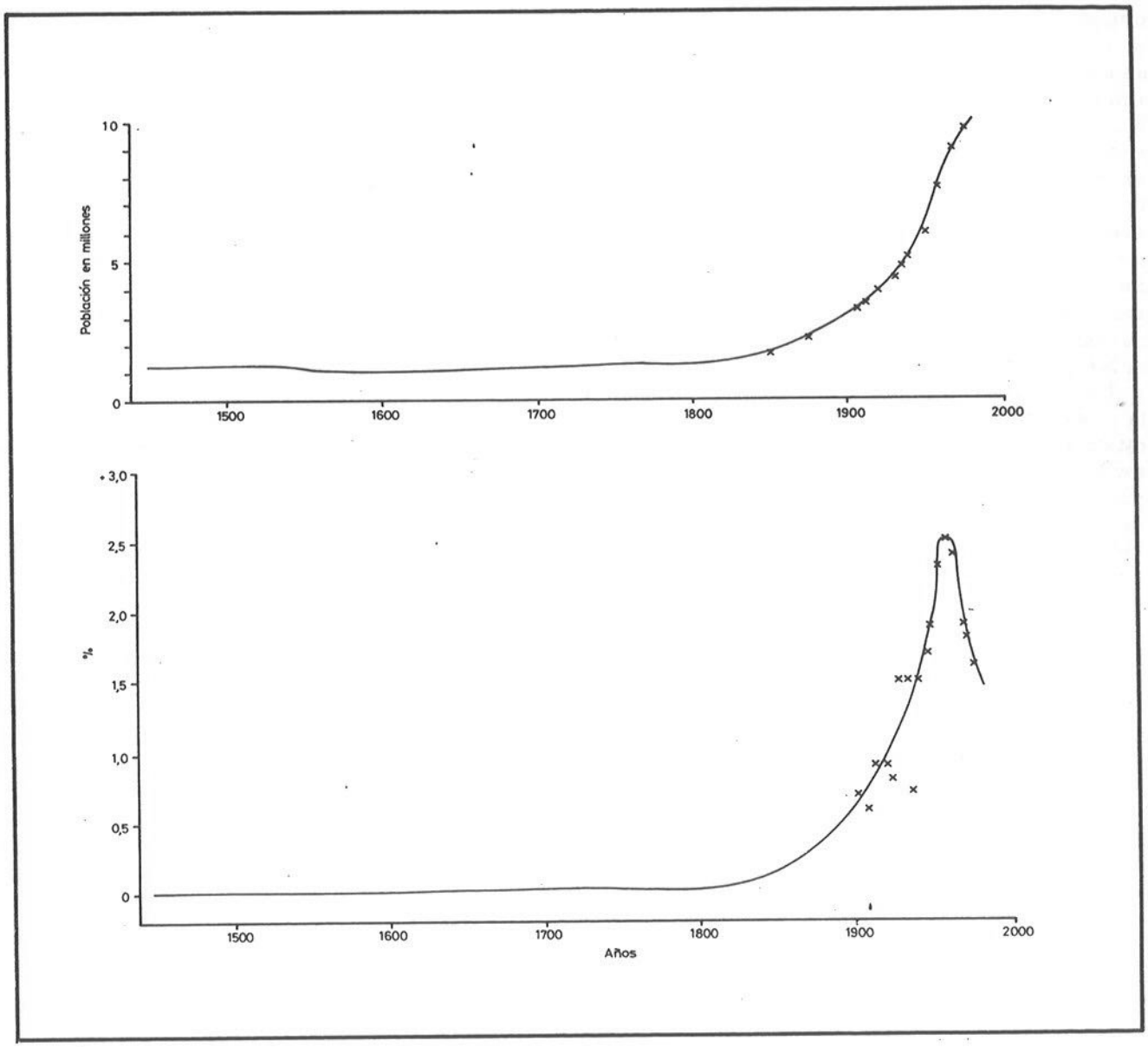


Figura XI-4. *Población de Chile en varias épocas (gráfico superior) y su tasa de cambio (gráfico inferior), según datos de Tacla (1975), Encina (1940-1952) y otras fuentes.*

En gran medida, la dominación de los pueblos no será a través de proyectiles, sino que con el control de alimentos, fertilizantes y energía fósil. Lo anteriormente afirmado, que parece exagerado, es científicamente una ineludible verdad (Figura XI-4).

La idealización del macroecosistema nacional debe tender a satisfacer los objetivos de una sociedad moderna, ecológica y socialmente sana, donde los intereses personales se optimicen compatiblemente con los intereses de la nación. La sociedad ecológica a que tienden las naciones desarrolladas en la actualidad, se encuentra enmarcada dentro de una situación demográfica estabilizada en una densidad poblacional compatible con los recursos naturales y su conservación. El desarrollo social sano corresponde a una organización de grupos humanos armónicos, que usufructan del ambiente generado por la naturaleza, viviendo en armonía con el medio, en centros urbanos de tamaño reducido o con aprovechamiento vertical, ubicados en suelos no agrícolas o de productividad limitada (Figura XI-5).

Las condiciones planificadas para cambiar la productividad silvoagropecuaria, deben establecerse principalmente con metas a mediano y largo plazo, donde las conveniencias pasajeras sean relegadas a segundo plano. El usufructo de los recursos naturales renovables debe estar primordialmente orientado hacia el beneficio de las mayorías y no como una forma de vida de una fracción muy pequeña de la población y en un período reducido de tiempo, que viva y usufructe de la tierra. El manejo y utilización de los recursos naturales renovables debe estar entregado a los grupos de productores, profesionales y técnicos más capaces y eficientes, para beneficiar a las mayorías.

El uso y la conservación de los recursos naturales renovables, deberá ser cada día más eficiente, centrándose en ello el interés de todos los grupos humanos de la nación. La eficiencia que será necesaria alcanzar en este aspecto será cada día mayor y el número de errores permisibles se irá reduciendo a un mínimo. Las decisiones de utilización y manejo de los recursos naturales renovables, deberán enmarcarse dentro de márgenes relativamente rígidos. Todo lo anterior, deberá efectuarse con la ayuda de elementos tecnológicos de uso más sofisticados, tales como satélites, computación, instrumentos de medición, clínicos de ecosistemas y otros que, hoy por hoy, el país tiene necesariamente que organizar como lo han hecho las economías desarrolladas.

En la actualidad, el mundo se encuentra en un proceso de reordenamiento que tiene su origen en el desequilibrio provocado por los cambios analizados en este trabajo. Las diversas naciones del globo deben establecer las bases de su reordenamiento, situación que en un alto grado debe quedar decidida en la presente y próxima décadas. Las perspectivas para el futuro deben quedar definidas en un alto grado por el ordenamiento que se alcance en la actualidad. Algunas naciones continuarán deambulando en el subdesarrollo y otras, las que enfrenten inteligente y valientemente los problemas del momento, lograrán pasar esta barrera. El problema actual de los recursos naturales renovables tiene solución, siempre y cuando las medidas prácticas no estén divorciadas de las leyes ecológicas que rigen el funcionamiento y organización de los ecosistemas silvoagropecuarios. Las soluciones para el futuro deben buscarse en los recursos naturales en sí, y no en un alto grado de tecnología industrial o instrumentos sofisticados, los cuales sólo pueden llegar a ser herramientas de medición o de transformación. Las mismas leyes ecológicas que regulan el funcionamiento y transformación de los ecosistemas actuales, continuarán siendo válidas siempre. Por mucho que se progrese en la industria, comercio, minería, obras públicas, vuelos espaciales y otras áreas, el futuro del país dependerá cada vez más del uso y conservación de los recursos naturales renovables. Su mal manejo y la sobreexplotación sólo pueden conducir al deterioro del medio y al desvanecimiento del progreso efímero que se pudiera haber alcanzado en otras áreas.

Bibliografía

Armijo T. R., R. Nava C. y J. Gastó C. 1976. *Fundamentos de transformación de ecosistemas.* Univ. Auton. Agraria Antonio Narro. Monografía técnico-científica 2: 1- 57. Saltillo, Coah. México.

Assirati, E.B. 1976. *Análisis de la disponibilidad alimentaria en Chile entre* 1961/63 y 1973/74 *medida a través de doce productos agropecuarios.* Tesis Facultad Agronomía, U. de Chile.

Budowski, G. 1976. *La conservación del medioambiente. ¿Conflicto o instrumento para el desarrollo?* Ciencia Interamericana 17 (1): 2-8.

Carter, E.E. 1966. *The pasture and livestock potential of Chile.* Informe a la Fundación Rockefeller e Instituto de Investigaciones Agropecuarias. 105 p.

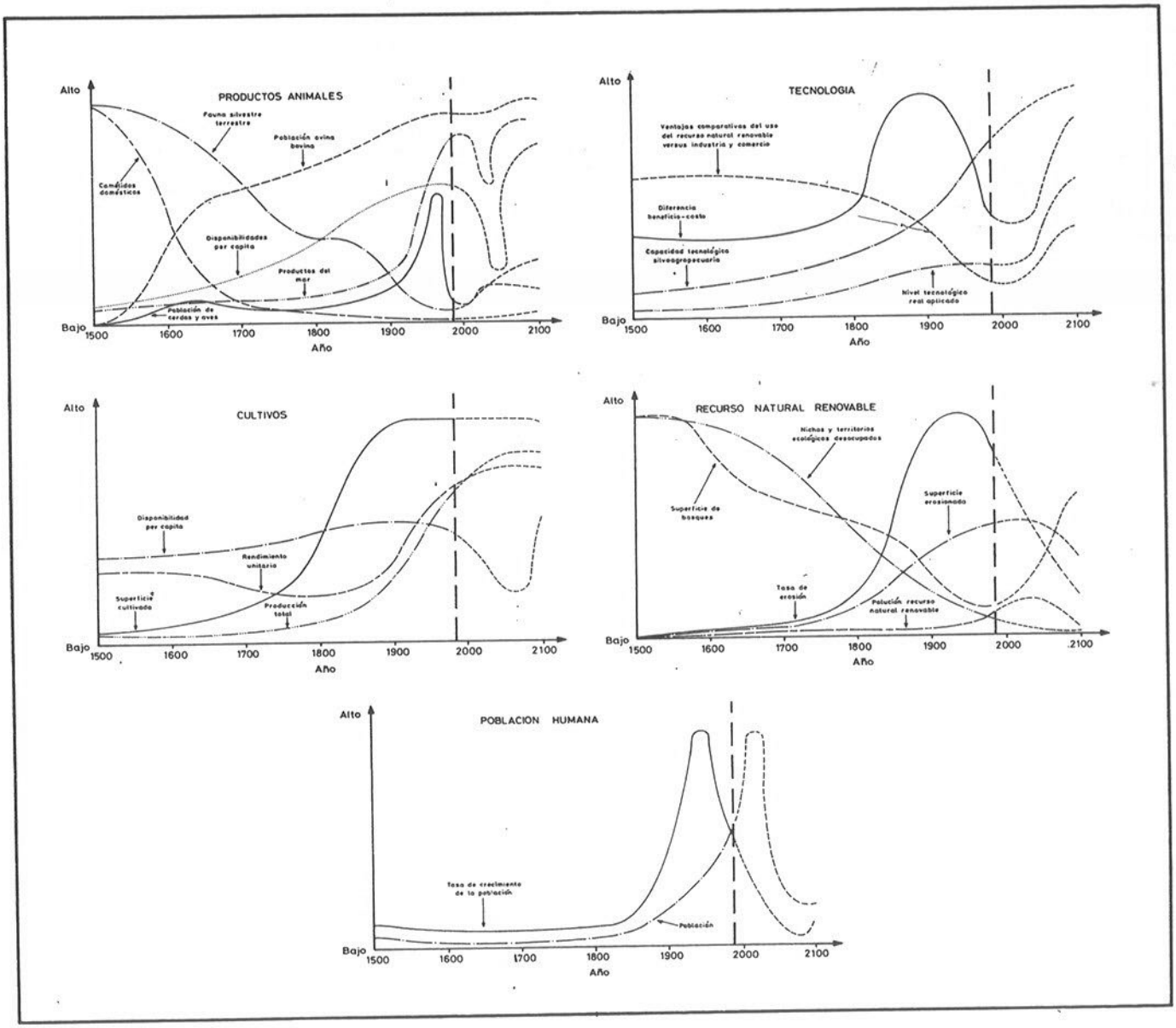


Figura XI-5. *Esquema hipotético de la tendencia general del uso de los reçursos naturales renovables y de su proyección a futuro (Gastó y Gastó, 1976).*

Detwyler, T.R. 1971. *Summary and prospect:* 695-700. En : T.R. Detwyler (ed) *Man's impact on environment.* McGraw-Hill. N.Y.

DeWit, C.T. 1967. *Harvesting the sun.* A. San Pietro *et al.* (eds). 315-320. Academic Press. N.Y. 342 p.

Drucker, P. F. 1968. *A warning to the rich white world,* Harper Magazine, Diciembre, 1968.

Ehelich, P.R. y J.P. Holdren. 1969. *Population and panaceas. A. technological perspective.* Bioscience 19: 1065-1071.

INIA, 1972. *Investigación agropecuaria.* Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Santiago. 446 p.

Loomis, R.S., W.A. Williams y A.E. Hall. 1971. *Agricultural productivity.* Ann. Review Plant. Physiol 22: 431-468.

Naciones Unidas. 1968. United Nations statistical yearbook for 1967. Statistical Office of the U.N. N.Y.

ODEPA. 1976. *Antecedentes estadísticos de los principales cultivos anuales.* Período 1955-1975. Min. Agric. Oficina Planificación Agrícola. Bol. Agroestadístico 25. 77 p.

Opazo, G.R. 1939. *Agricultura. Monografía cultural de las principales plantas agrícolas susceptibles de cultivarse en Chile.* Tomo II. La Nación. Santiago. 885 p.

Pimentel, E., L.E. Hurd, A.C. Bellotti, M.J. Forester, I.N. Oka, O.S. Shales y R.J. Whitman. 1973. *Food production and energy crisis.* Science 182: 443-449.

Stanhill, G. 1962. Neth. J. Agric. Sci. 10: 247-253.

Wortman, S. 1967. *Making agronomy serve developing countries.* En: R.S. Whitney (ed.) *Challenge to agronomy for the future.* Amer. Soc. Agronomy. Special Publication 10: 1-13.

GLOSARIO

El peligro de un lenguaje vago es que da origen a ideas falsas.

H. REICHENBACH, 1953

Abiótico *i abiotic**. Sin vida ni derivado de seres vivos. Lo opuesto de biótico. Componente sin vida del ecosistema. Ecotopo.

Ajuste *i fitness*. Se refiere a la sobrevivencia y habilidad reproductiva de un adaptativo genotipo en un ambiente dado. Valor adoptato*.

Albedo *i albedo*. Dícese de la fuerza reflectora de un cuerpo iluminado.

Alelos *i alleles*. Una de las dos o más formas alternativas de un gen en un locus dado, en un cromosoma. La existencia de tres o más alternativas alélicas constituye una serie alélica o serie de alelos múltiples.

Algoritmo *i algorism*. Planteamiento de una secuencia finita de acciones bien definidas que conduzcan hacia la solución de un problema.

Alógeno *i allogenic*. Generado externamente. Se dice de los cambios sucesionales en las comunidades, generados externamente. Lo opuesto de autógeno.

Alopátrico *i allopatric*. No coexistencia de especies. Que ocupan distinto territorio.

Alterno *i altern*. Cambio abrupto entre dos ecosistemas, formaciones, asociaciones u otros que se encuentran contiguos.

Ambiente *i environment*. Medio biótico y abiótico que rodea a un organismo. Conjunto de circunstancias y condiciones externas a un organismo.

Antesis *gr anthesis*. Florescencia.

Antrópico *i anthropic*. Relacionado con el hombre.

Antropocéntrico *i anthropocentric*. En torno al hombre.

Antropogénico *i anthropogenic*. Generado o desencadenado por la acción de los seres humanos.

Antropología *i anthropology*. Estudio de las razas, características mentales y físicas, distribución, costumbres y relaciones sociales de la especie humana en su medio.

Anual *i annual*. Que vive un año o menos. Especies de corta vida que concluyen normalmente su ciclo vital en un lapso no mayor de un año.

Arbol *i tree*. Vegetal leñoso, por lo menos de 5 m de altura, con el tallo simple, en este caso denominado tronco, hasta la llamada cruz, en que se ramifica y forma la copa, de considerable crecimiento en espesor. Posee ramificación acrótona, predominando las yemas superiores, por lo menos temporalmente.

Arbusto *i shrub, bush*. Vegetal leñoso, de menos 5 m de altura, sin un tronco preponderante, porque se ramifica a partir de la base. Tiene ramificación basítona, predominando el desarrollo de las yemas inferiores o basales.

Arquitectura *i architecture*. Conjunto de caracteres anatómicos y morfológicos del ecosistema. Distribución y orden de las partes de un ecosistema.

Auquénido. Denominación generalizada que hasta recientemente se le daba a los camélidos sudamericanos.

Auto- *gr autos*. Mismo. Voz que se usa como prefijo con la significación de mismo, por uno mismo.

Autógeno *i autogenic*. Generado por sí mismo. Se dice de los cambios sucesionales en las comunidades inducidos internamente. Lo opuesto de alógeno.

Autótrofo *i autotrophic*. Organismos o biocenosis capaces de sintetizar su propio alimento desde fuentes inorgánicas, tal como la mayor parte de las plantas verdes.

Autotrofocenosis. Conjunto ordenado y organizado de organismos en el ecosistema que producen su propio alimento a través de la fotosíntesis. Corresponde a los vegetales con clorofila.

Bianal *i biannal*. Que vive dos años, pero sólo en el segundo se produce la inflorescencia y reproducción sexuada.

Bianual *i biannual*. Que vive o dura dos años.

Bio-*gr bios*. Voz que se usa como prefijo con la significación de vida.

Biocenosis *i biocoenosis*. Comunidad animal y vegetal organizada en el ecosistema. Grupo de organismos de una o varias especies, limitados en espacio y tiempo. Componente biótico del ecosistema. Es la integración en el ecosistema de la fitocenosis y la zoocenosis.

Biodegradable. Sustancias que se descomponen por la acción biológica.

Biogeocenosis *i biogeocoenosis*. Sinónimo de ecosistema.

* i = inglés, gr = griego, lat = latín. Como algunos de los términos empleados son de uso poco común en castellano, o simplemente no se emplean, se ha incluido su traducción al idioma inglés, donde su uso es más frecuente. Además, se incluyen algunos términos latinos y griegos empleados como raíces.

Bioma *i biome*. Sistema integrado por componentes bióticos y abióticos pero que característicamente cada uno de ellos corresponde a un modelo fisionómico y funcional típico.

Biósfera *i biosphere*. Integración de todos los ecosistemas del globo terráqueo en funcionamiento simultáneo e interdependiente.

Biótico *i biotic, gr biotikos*. Componente con vida del ecosistema. Se le denomina también biocenosis. La integración del componente biótico más el abiótico en una unidad constituye el ecosistema. Con vida o derivado de seres vivos.

Biotipo *i biotype*. La última diferenciación morfológica de organismos vivos. En algunos casos corresponde a la especie tal como se le conoce en taxonomía pero a divisiones inferiores a ella, cuyos miembros son genéticamente idénticos.

Biotopo *i biotope*. Hábitat de una comunidad biótica o biocenosis.

Bit *i bit*. Constricción de dos términos ingleses, binary digit, que significa dígito binario. Unidad de información.

Bulbo *i bulb*. Yema subterránea con los catafilos o las bases foliares convertidos en órganos de reserva, la porción axial reducida y, generalmente disciforme, el llamado platillo del bulbo.

Caja negra *i black box*. Un objeto de investigación cuya estructura interna se ignora o es desconocida.

Caloría *i calory*. Cantidad de calor necesaria para elevar la temperatura de un gramo de agua en un grado centígrado. Se abrevia cal. La caloría grande o Cal corresponde a un mil calorías pequeñas o cal.

Caméfitas *i chamaephyte*. Plantas postradas o arbustos bajos con yemas sobre el nivel del suelo pero inferiores a 0,25 m sobre la superficie.

Capacidad de uso *i land capability*. Adaptabilidad del terreno para ser usado sin sufrir daño.

Capacidad sustentadora de la pradera *i range carrying capacity*. Aptitud de la pradera de soportar una cierta carga animal sin que ello signifique deterioro del ecosistema o tendencia a degradar.

Capacidad sustentadora de las poblaciones *i population carrying capacity*. Es el nivel de una población en el cual, en un ecosistema dado, se logra su estado de equilibrio.

Carga animal *i stocking rate*. Cantidad de unidades-animal que utiliza una bioma durante períodos de doce mese. No indica implícita o explícitamente si se trata de sobre o subutilización. Frecuentemente se expresa en términos de unidades-animal por hectárea y por año.

Carga ecosistémica. Es el contenido de materia, energía e información de un ecosistema en un momento dado.

Cariopsis. Fruto monospermo, seco e indehiscente, semejante a la nuez o al aquenio, pero con el pericarpo delgado y soldado al tegumento seminal, como el fruto de las gramíneas.

Cibernética *i cybernetics*. La ciencia de los principios generales de control, de los medios de control y de su utilización en ingeniería, seres vivos, ecosistemas y sociedad humana.

Cigota *i zygote*. Célula formada por la fusión de los gametos.

Clausura *i exclosure*. Exclusión.

Clímaces *i climax*. Plural de clímax.

Climácico. Relacionado con el clímax.

Climatopo *i climatope*. Conjunto de elementos climáticos que caracterizan el ambiente ecosistémico.

Clímax *i climax*. Estado de equilibrio natural del ecosistema que se alcanza al término de una sucesión ecológica. Fase relativamente estable que se alcanza por cambios sucesionales.

Clino *i cline*. Gradiente de biotipos que evolucionan concordante con su gradiente ambiental.

Coe. *lat co*. Prefijo que significa igual.

Coetáneo. Aplícase a los organismos y a algunas cosas que viven o coinciden en una misma edad o tiempo.

Cohabitar *i cohabit*. Vida conjunta de especies íntimamente relacionadas en proximidades tales que sea posible la lucha por su existencia.

Cohorte *i cohort*. Conjunto de organismos de una misma clase de edad. Generación.

Coluvio. Material de depósito transportado por la acción de la gravedad.

Comensalismo *i comensalism*. Categoría de consortismo en el cual un organismo se beneficia y el otro reacciona en forma neutra frente al primero, es decir, no se beneficia ni perjudica.

Competencia *i competition*. Situación en la cual no existe suficiente cantidad de algún recurso para dos organismos o poblaciones diferentes. Dos organismos están en competencia entre sí cuando su crecimiento o su forma se reduce o modifica en relación al estado en aislamiento.

Composición botánica *i botanical composition*. Proporción en que se hallan representadas las diferentes especies en una comunidad vegetal. Puede expresarse en base a peso seco, peso verde, cubierta del suelo o alguna otra.

Comunidad *i community.* Grupo de organismos de una o varias especies limitados en espacio y tiempo. Unidad sociológica de cualquier grado de extensión y complejidad, desde la sinusia más simple hasta la fitocenosis más compleja. Nombre empírico dado a un conglomerado de organismos que crecen juntos en un territorio.

Condición *i condition.* Productividad real de forraje utilizable de la pradera en un momento determinado en relación a la productividad potencial del sitio. Estado de salud ecológica de la pradera. Productividad real del ecosistema en un instante dado en relación a una productividad potencial.

Confiabilidad *i reliability.* La probabilidad que algo opere sin fallar durante un cierto tiempo.

Conservación *i conservation.* Mantener, cuidar o manejar la bioma en forma tal que no exista destrucción o deterioro del componente biótico o abiótico del ecosistema. Requiere como condición imprescindible utilización ecosistémica, pues de lo contrario se trata de preservación. Ordenación de los recursos naturales de la tierra, el aire, el agua, el suelo y los minerales, las diferentes especies de plantas y animales, inclusive el hombre, a fin de lograr la máxima calidad de vida para la humanidad, y sobre una base continua.

Conflicto de intereses *i conflict of interests.* Es la confrontación de alternativas. Puede ser resuelto por la aplicación de la teoría de juegos.

Control del óptimo *i optimal control.* Aplicación de métodos matemáticos y de computadoras electrónicas para lograr la mejor decisión posible u óptimo, en el control de producción.

Convergencia *i convergence.* Principio que establece que cualquiera que sean los conductos seguidos por las sucesiones vegetales finalmente se llega siempre al mismo clímax.

Corología *i chorology.* Estudio de las migraciones y de las áreas de distribución de los organismos.

Cosmopolita *i cosmopolitan.* De amplia distribución en el mundo.

Cuantificar. Medir las cantidades de cada ente o entidad.

Cubierta *i cover.* Area o proporción de la superficie total que se encuentra bajo la proyección vertical de la copa o corona de alguna estrata o especie vegetal.

Cuenca hidrográfica *i watershed.* El área total de tierra, no importando su tamaño, sobre un punto dado en una corriente acuática que contribuye con aguas de escurrimiento a la corriente en ese punto.

Culmo. Tallo fistuloso y articulado de las gramíneas; algunas veces dícese colmo.

Cultivar. Variedad de un cultivo.

Cultivo de secano *i dry farming.* Cultivos no regados en regiones áridas o semiáridas.

Chacra. Tierra sembrada. Sementera. Milpa.

Charqui. Tasajo. Pedazo de carne seco y salado o acecinado. Carne salada, enjuta, secada al aire, al sol o al humo. Cecina.

Deciduo *i deciduos.* Que se cae o pierde en una cierta estación o estado de crecimiento, tal como algunas hojas de ciertas plantas, o las alas de algunos insectos. Es lo opuesto de *siempre verde.* Caduco. De corta vida.

Decumbente. Dícese de lo que está inclinado, y principalmente de los tallos no erguidos, como echados o con tendencia a echarse sobre el suelo. Procumbente.

Degradación *i degradation.* Deterioro gradual de una biocenosis hacia etapas sucesionales inferiores sin que ocurra destrucción de los componentes bióticos y abióticos del ecosistema.

Deriva genética *i genetics drift, sampling drift.* Efecto de muestreo.

Desertificación *i desertificación.* Acción de degradar el ecosistema transformándolo en un desierto, provocado por la actividad de los seres humanos.

Desertización *i desertization.* Acción de degradar el ecosistema transformándole en un desierto, provocado por la actividad de agentes naturales, no originados en la actividad del hombre.

Detrito *i detritus.* Restos que quedan de la desintegración y deterioro de vegetales y animales depositados sobre la superficie edáfica.

Detritófago *i detritophagous.* Que se alimenta de detritos.

Dicotómico. Dícese del sistema, de la clave, etc., de determinación cuando los caracteres se exponen en forma de proposiciones contradictorias. Sinónimo de dilemático.

Diezmo. Impuesto de diez por ciento del valor de las mercaderías que se comerciaba, que se pagaba al rey. Parte de los frutos, regularmente la décima, que pagaban los fieles a la iglesia.

Dimorfo. Que tiene dos formas.

Disclímax *i disclimax.* Etapa de equilibrio sucesional no natural que se alcanza inducido por modificaciones antropogénicas.

Diseminación *i dissemination.* Movimiento de diséminulas, no incluyendo establecimiento.

Diséminula *i disseminule.* Cualquier fracción de una planta que puede producir nuevos organismos. Cualquier órgano que se utilice en la propagación de una planta o cultivo,

tales como: tubérculos, estolones, raíces, semillas, rizomas.

Diversidad *i diversity*. Cuociente de las probabilidades. La información y la diversidad, al menos desde un punto de vista práctico, deben ser consideradas iguales.

Domesticación *i domestication*. Es la condición en la cual el cruzamiento y cuidado de plantas o animales está en alguna medida sujeto al control por el hombre. Transformación de poblaciones animales o vegetales que se desarrollan en estado salvaje o silvestre mediante procesos de selección y adaptación en especies cultivadas o domesticadas.

Dormancia *i dormancy*. Proceso interno o endógeno de una semilla viable o yema que inhibe su germinación, o rebrote aunque existan condiciones ambientales favorables para ello.

Duna *i dune*. Montículo de arena suelta apilado por el viento.

Ecesis *i ecesis*. Germinación de una diséminula luego de invadir un nuevo ambiente hasta que se establece completamente en él.

Ecoclino *i ecocline*. Grupo de organismos anatómica y morfológicamente similares pues corresponden al mismo biotipo. Se diferencia de ecotipo debido a que existe un cambio gradual en la reacción de los componentes de varias poblaciones dentro de un mismo biotipo. Las diversas poblaciones no pueden separarse en forma natural y cualquier división es por lo tanto, arbitraria.

Ecocultivo. Manejo ecológico del recurso natural con el fin de producir una cosecha sostenida de algún elemento, sin roturar el edafótopo.

Eco- *gr oikos*. Casa.

Ecodesarrollo. Etapas y estados de avance en la transformación mejoradora de los ecosistemas de la biósfera, incluyéndose al hombre, considerándose como una condición esencial las prácticas de conservacionismo y buen manejo ecológico tales como mínima contaminación y destrucción de recursos, consumo de materias primas balanceado con las disponibilidades y otros, necesarios para un desarrollo ecológico sano donde la naturaleza se maneje y utilice conservacionistamente, además de presentar las condiciones ambientales necesarias para permitir una óptima salud mental y espiritual del hombre.

Econutrición. Acción o efecto de nutrir o nutrirse empleando alimentos de acuerdo a la capacidad optimizada del medio ecológico donde el organismo se desarrolla; especialmente a la serie de procesos por medio de los cuales un organismo toma y asimila el alimento para promover su crecimiento y reemplazar el tejido desgastado o dañado.

Ecología *i ecology*. Estudio de la arquitectura y funcionamiento de la naturaleza.

Ecosistema *i ecosystem*. Arreglo de componentes bióticos y abióticos, o un conjunto o colección de elementos que están conectados o relacionados de manera que actúan o constituyen una unidad o un todo. Otra definición: Estudio de las relaciones recíprocas entre el organismo y el medio. Unidad ecológica básica en la cual se integran estructural y funcionalmente cuatro elementos básicos, dos de los cuales son de naturaleza abiótica y constituyen el ecotopo y los otros dos son de naturaleza abiótica y constituyen el ecotopo y los otros dos son de naturaleza biótica y constituyen la biocenosis. Los primeros son el climatopo y edafótopo y los otros son la fitocenosis y la zoocenosis. Una comunidad y su medio considerados en conjunto como un sistema funcional, con relaciones complementarias y transferencia y circulación de energía y materia.

Ecotipo *i ecotype*. Grupo de organismos que presentan características anatomomorfológicas similares pero a los cuales se les reconoce fisiologías diferentes al crecer o desarrollarse en ambientes similares. Un mismo biotipo puede tener varios ecotipos. Se diferencia de ecoclino en que los cambios son escalonados o discretos en lugar de graduales.

Ecotono. Gradiente de transición entre dos ecosistemas, formaciones, asociaciones u otras que se encuentran contiguas.

Ecotopo *i ecotope*. Componente abiótico o sin vida del ecosistema constituido por el climatopo más edafótopo.

Ectocrino *i ectocrine*. Exudados producidos por organismos vivos.

Edafótopo *i edaphotope*. Conjunto organizado de elementos edáficos que caracterizan un ambiente.

Efecto de muestreo *i sampling effect*. En genética, se refiere al cambio errático de la frecuencia génica, no predecibles en dirección pero sí en cantidad, que resultan del muestreo de gametos en poblaciones pequeñas.

Egestión. Salir o excretar materia, energía o información desde el ecosistema o desde alguno de sus componentes.

Eluviación *i eluviation*. Remoción de material en solución o en suspensión coloidal desde algún horizonte del suelo por movimiento vertical o lateral.

Embrión *i embryo*. Rudimento del esporófito. cuando la ovocélula, después de fecundada, ha constituido un cuerpo primordial de células diploides.

Empastada *i pasture*. Pastura.

Endémico *i endemic.* Se dice del animal o planta que se considera oriundo del país o región en que vive. Sinónimo de autóctono y de indígena. Se opone a exótico y a naturalizado. Propio exclusivamente de determinado país, de una cordillera, de una isla, etc. Dícese de la especie, géneros, etc., que vive exclusivamente en determinado país o región.

En descanso *i fallow.* No utilizar un terreno de cultivos, ya sea arado o sin estarlo, durante todo o parte de las épocas de cosecha.

Endoesqueleto. Armadura o armazón del cuerpo destinada a sostener el organismo, que está ubicado dentro de él. Armazón ósea del cuerpo del animal vertebrado.

Energía *i energy.* En física, capacidad de hacer trabajo y sobreponerse a la resistencia.

Ente *i entity.* Algo que tiene una existencia real e individual en la mente o en la realidad. Cualquier cosa real en sí misma, lo que es, existe o puede existir.

Entidad *i entity.* Colectividad considerada como unidad. Ente o ser. Lo que constituye la escencia o forma de una cosa.

Entificar. Delimitar o definir entes o entidades.

Entropía *i entropy.* En la teoría de la información, es una medida de la incertidumbre de una situación.

Epífito *i epiphytic.* Generalmente aplícase a los vegetales que viven sobre otras plantas sin sacar de ellas su nutrimiento.

Epistemología *i epystemology.* Estudio o teoría del origen, naturaleza, métodos y límites del conocimiento. Crítica de las ciencias.

Equilibrio *i equilibrium.* Estabilidad de la arquitectura y funcionamiento del ecosistema. Estabilidad del ecosistema tanto en lo que respecta a ciclos biogeoquímicos, circulación de agua y energía, composición botánica, estructura de la vegetación, etc. Aun cuando estos elementos y factores no están estáticos, el aporte y la pérdida de ellos, o bien, la manufactura y descomposición de ellos son iguales para cada ciclo periódico de fluctuaciones ambientales. El ciclo generalmente ocurre anualmente.

Equilibrio dinámico *i dynamic equilibrium.* Equilibrio. Constituye una redundancia usar el calificativo de dinámico por cuanto todo equilibrio tiene que ser dinámico.

Ergio *i erg.* Cantidad de trabajo o energía que corresponde al trabajo realizado por una dina actuando a través de una distancia de un cm.

Erosión *i erosion.* Desagregación, desprendimiento y arrastre de sólidos desde la superficie terrestre por la acción del agua, viento, gravedad, hielo u otros.

Especiación *i speciation.* Desarrollo evolutivo de una nueva especie.

Especie *i species.* Sistemáticamente corresponde a la jerarquía comprendida entre género y variedad. Genética, morfológica y anatómicamente corresponde a individuos de similar apariencia externa, pero no incluye similaridad en las reacciones ecofisiológicas. Grupos de poblaciones naturales que se intercruzan y que están reproductivamente aislados de otros grupos. Suma total de razas que se intercruzan frecuentemente u ocasionalmente entre ellas y que cambian de grado en forma más o menos continua en sus caracteres fenotípicos.

Especiación alopátrica *i allopatric speciation.* La que se realiza debido a un aislamiento geográfico.

Especiación simpátrica *i sympatric speciation.* La que realiza sin aislamiento geográfico, por aislamiento reproductivo.

Espiga *i spike.* Inflorescencia racimosa, simple, de flores sésiles; se diferencia del racimo únicamente porque sus flores carecen de pedicelo o lo tienen tan breve que se da por inexistente. Las espigas de los cereales no corresponden a este tipo de inflorescencia, ya que son de tipo compuesto, espigas de espiguillas.

Espora *i espore.* En su sentido prístino, corpúsculo reproductor de las plantas criptógamas, germen unicelular destinado, sin intervención de otra célula, a la multiplicación de la misma fase que lo ha producido.

Esqueleto *i skeleton.* Armadura o armazón del cuerpo destinada a sostener al organismo.

Esteno- *gr steno.* Prefijo que significa angosto, delgado, pequeño. Se aplica a la tolerancia del organismo al medio, tal como estenohalino, estenohídrico y estenotérmico.

Estímulo *input.* Lo que se pone o adiciona a un ecosistema.

Estolón. Brote lateral, más o menos delgado, a menudo muy largo, que nace de la base de los tallos, tanto si se arrastra por la superficie del suelo como si se desarrolla debajo de él, y que, enraizado y muriendo en las porciones intermedias da origen a nuevos individuos y propaga vegetativamente la planta.

Estelonífero. Dícese de la planta, del rizoma, etc., que produce estolones.

Estoma. Diminuta abertura, presente en la epidermis de los órganos verdes de las plantas superiores, provistas de granos de clorofila, que pone en comunicación el sistema de oreamiento con el aire circundante y se abre y cierra en determinadas condiciones. Aparato estomático.

Estoquillos *i sedges.* Especies de la familia de las *Cyperaceae.*

Estrategia *i strategy.* Elección premeditada de un sistema de acciones.

Etapa sucesional *i sucessional stage.* Grado de desarrollo florístico y estructural de una sere.

Euri- *gr eury.* Prefijo que significa amplio, ancho. Se aplica a la tolerancia del organismo al medio, tal como eurihalino, eurihídrico y euritérmico.

Evolución *i evolution.* Cambio en la frecuencia de alelos de una población. Cambios genéticos producidos en poblaciones orgánicas que conducen a divergencias específicas, raciales, varietales, etc.

Exogérico *i exogeric.* Proceso químico que provoca liberación de energía.

Exoesqueleto. Armadura o armazón del cuerpo destinada a sostener al organismo y ubicada en su exterior.

Exógeno *i exogenus.* Originado o generado externamente.

Factores ambientales *i envoronmental factors.* Cada uno de los componentes del medio, ya sean éstos bióticos o abióticos.

Factor de uso adecuado de la pradera *i proper use factor.* Proporción máxima de biomasa en pie que puede ser removida de la pradera y mantener tendencia estable.

Factor de uso adecuado de una especies *i proper use factor of a species, palability.* Proporción máxima de biomasa en pie de una especie que puede ser removida por el herbívoro por el corte cuando la pradera ha tenido una remoción coincidente con el factor de uso adecuando de ella. Palatabilidad.

Factores controlables *i controlabe factors.* Factores ambientales que puedan ser modificados directa o indirectamente por influencias antrópicas.

Factores incontrolables *i incontrolabe factors.* Factores ambientales que no pueden, en la práctica, ser modificados directa o indirectamente por influencias antrópicas.

Fanerófita *i phanerophyte.* Arbustos y árboles con yemas de rebrote sobre 0,25 m y bajo 2,0 m.

Fauna *i fauna.* Listado taxonómico de las especies animales presentes en un área.

Fauna silvestre útil *i wildlife.* Animales de vida libre que luego de su captura por el hombre son utilizados como alimento.

Fenología *i phenology.* Estudio del desarrollo cíclico de los diversos componentes de la biocenosis en relación a los cambios ambientales que se producen a través de ciclos anuales.

Fenotipo *i phenotype.* Sistema biológico de un organismo, construido por sucesivas interacciones de su genotipo individual, con los ambientes en que tiene lugar su desarrollo.

Fisionomía *i physiognomy.* Aspecto externo de la fitocenosis y zoocenosis que considera su forma, haciendo abstracción de las especies por las que están constituidos.

Fitocenosis *i phytocoenosis.* Comunidad vegetal organizada. Conjunto total de sinusias que, simultáneamente ocupan la misma área.

Fitómetro *i phytometer.* Tamaño y desarrollo de algún organismo vegetal que se utiliza como medida de comparación o medida de algún factor ambiental actuando separadamente o en conjunto y que refleja su influencia.

Flora *i flora.* Listado taxonómico de las especies vegetales presentes en un área.

Forma vital *i life-form.* Estructura y fisionomía que un organismo asume bajo la influencia de un ambiente.

Gameto *i gamete.* Célula especializada para la fecundación.

Garañón *i stallion jackass.* Asno grande destinado para cubrir las yeguas y las burras.

Génesis. Conjunto de los fenómenos que dan por resultado un hecho.

Genética. Parte de la biología que trata de los problemas de la herencia.

Genético. Relativo a la génesis u origen de las cosas.

Genotipo *i genotype.* Dotación genética de un organismo, recibida de sus progenitores que regula los rangos de sus fenotipos.

Geófita *i geophyte.* Forma vital de los vegetales que se caracterizan por presentar las yemas de rebrote cubiertas por suelo o agua tales como en algunas especies bulbosas, tuberosas y rizomatosas.

Hábitat *i habitat.* Ambiente físico de una biocenosis. Ecotopo. Biotopo. Espacio vital o ambiente donde se desarrolla un organismo que incluye tanto elementos bióticos como abióticos. Constricción de los recursos.

Hábito *i habit.* Porte, aspecto de una planta o animal.

Halófito. Calificativo que se aplica a las plantas que crecen sólo en los medios salinos de tierra o agua y los caracterizan.

Hato *i herd.* Grupo de animales, especialmente ganado o animales de caza grandes, considerados colectivamente como una unidad de pastoreo.

Haustorio. Organo de ciertas plantas, por medio del cual se fijan y chupan los jugos de otras.

Hemicriptófita *i hemicryptophyte.* Vegetal que se caracteriza por presentar las yemas de rebrote al nivel del suelo o escasamente cubiertos por él.

Heno *i hay.* Tallos y hojas segados y secos.

Herbáceo *i herbaceous.* Relativo a hierbas o plantas no leñosas.

Heterocigoto *i heterozygote.* Individuo que tiene diferentes alelos en un locus dado y que produce, por lo tanto, dos tipos de gametos.

Heteromorfo. Que no tiene la forma corriente o normal; multiforme o polimorfo.

Heterótrofo *i heterotrophic*. Que se alimenta de sustancias sintetizadas o producidas por otros organismos o biocenosis. Relativo a la heterotrofia, es decir, que siendo la planta o animal incapaz de sintetizar los hidratos de carbono a partir de elementos inorgánicos, necesita tenerlos a su alcance para poder vivir o medrar.

Heterotrofocenosis. Conjunto organizado de organismos en el ecosistema, que no producen su propio alimento a través de la fotosíntesis, y que lo adquieren directa o indirectamente de los que lo producen o autotrofocenosis. La autotrofocenosis más la heterotrofocenosis constituye la biocenosis.

Heterógeno *i heterogenous*. Generado externamente.

Heurística *i heuristics*. La ciencia que estudia las leyes de la actividad creativa.

Hibridación *i hybridization*. Acción y efecto del cruzamiento entre dos individuos de diferente constitución genética.

Hidrosere *i hydrosere*. Sere iniciada en un medio hídrico.

Hierba *i herb*. Planta cuyo tallo no se torna leñoso y persistente, muere a ras de tierra anualmente o luego de la floración. Planta no lignificada o apenas lignificada, de manera que tiene consistencia blanda en todos sus órganos, tanto subterráneos como epígeos. Las hierbas son comúnmente anuales o vivaces, sólo raramente perennes.

Higrófilo. Calificativo aplicado, en su sentido general, a las plantas y sinusias propias de medios muy húmedos.

Holismo *i holism*. Teoría originalmente enunciada por Jan C. Smuts en 1926 que establece que el todo no puede ser dividido y que tampoco corresponde a la suma de sus partes individuales. La teoría del holismo indica que el todo no puede ser analizado sin dejar un residuo en la suma de sus partes.

Holocenósico *i holoceonocie*. Establece que cada uno de los factores o causas en el ecosistema tienen un efecto individual, pero el efecto simultáneo de todos ellos es diferente que la suma de los efectos de cada uno actuando separadamente.

Holológico *i holologic*. Estudio de un todo como una unidad indivisible. La escuela holológica establece que, para conocer al ecosistema es necesario estudiar a cada una de sus partes dentro de su conjunto indivisible.

Homocigoto *i homozygote*. Individuo que tiene alelos idénticos en un locus dado y que produce, por lo tanto, un tipo de gametos.

Homomorfo. Aplícase sobre todo a los organismos pertenecientes a entidades sistemáticas muy distintas, a troncos diversos, que ofrecen aspecto parecido. Se opone a heteromorfo.

Homostasis *i homeostasis*. Genética: propiedad de una población, en un máximo adaptativo, de resistir a cambios en su composición genética. Fisiológica: propiedad de los organismos de mantener constantes los parámetros fisiológicos, relacionados con procesos vitales, a pesar de las acciones ambientales a través de modificaciones en su desarrollo. Propiedad de estabilidad orgánica o ecosistémica bajo la acción de condiciones ambientales variables.

Humus *i humus*. Materia orgánica que ha alcanzado un estado avanzado y estable de descomposición.

Impacto *i impact*. El impacto sobre los recursos naturales renovables implica las interacciones e interrelaciones entre las actividades humanas y los recursos naturales renovables.

Inclusión *i enclosure*. Lugar o sector de una biocenosis donde una o varias especies, ecotipos o biotipos se mantienen antropogénicamente relegados o incluidos debido a alguna barrera física o natural.

Indicador *i indicator*. Especie, género, familia u otro, cuya presencia o desarrollo señala alguna característica ambiental o ambiente determinado.

Infiltración *i infiltration*. Entrada de agua o cualquier otro material en el suelo.

Inflorescencia *i inflorescence*. Orden o forma en que aparecen colocadas las flores al brotar en las plantas.

Información *i information*. En ecología ha sido definida como una función del cuociente de las probabilidades. La información es igual al producto de una constante K por el logaritmo del número de posibles casos en que se puede seleccionar. En cibernética, inteligencia de la información del mundo ambiental y de los procesos que en él tienen lugar, obtenida por medio de organismos vivos, máquinas de control y de otros sistemas en el curso de su vida o trabajo. No es ni materia ni energía.

Ingerir *i inject*. Acto de introducir en el ecosistema o en alguno de sus componentes, algún estímulo de materia, energía o información.

Interferencia *i interference*. Influencia modificadora de un organismo o grupo de organismos sobre otros. Incluye tanto los aspectos negativos como los positivos de las interrelaciones. El término se emplea a menudo en lugar de competencia puesto que incluye también los efectos positivos, aunque el efecto total sea negativo.

Interespecífico *i interspecific*. Entre organismos de distintas especies.

Intra. Proposición empleada como prefijo con el significado de dentro, en, entre, como en intraestaminal intramarginal, intrapeciolar, intraespecífico.

Intraespecífico *i intraespecific.* Entre organismos de una misma especie.

Isomorfismo *i isomorphism.* Define igualdad en el sentido de que, si dadas dos cajas negras cuando sean tan parecidas que un intercambio accidental entre ellas sería subsecuentemente indetectable, por lo menos si se probase su comportamiento.

Isomorfo *i isomorphus.* De la misma forma, aunque de estructura distinta.

Invasión *i invasion.* Movimiento de organismos de un área a otra; incluye migración, écesis y agregación.

Invernada *i winter range.* Sistemas susceptibles de ser utilizados o que se les utiliza durante la estación del invierno.

Joule *i joule.* Unidad de trabajo o energía equivalente a 10.000.000 de ergios.

Junquillos *i rushes.* Especies de la familia *Juncaceae.*

Latencia *i dormant.* No vegetando. Incluye tanto dormancia como quiescencia.

Látex. Jugo, generalmente lechoso, por lo común de una gran blancura, a veces amarillo, anaranjado o rojo, que fluye de las heridas de muchas plantas.

Liana *i liana.* Forma vital característica de las plantas trepadoras. El tallo sarmentoso de los bejucos, que trepa de los árboles y, en cierto modo, los ata.

Litera *i litter.* Mantillo.

Loci *i loci.* Plural de locus.

Locus *i locus.* Posición física ocupado por un gen en un cromosoma, en relación con su orden lineal.

Loess *i loess.* Depósito de material del suelo de textura fina, uniforme y no estratificado, transportado por el viento. Corresponde principalmente a limo, pero puede contener arena fina y arcilla.

Lógica matemática *i mathematical logic.* La ciencia que estudia la forma de razonar y de demostrar por medio de métodos matemáticos.

Maloquear. Comerciar con los nativos sobre los objetos robados. Robar.

Manejo de la caza *i game management.* Hacer que la tierra produzca cantidades anuales continuadas de animales de caza.

Mantillo *i litter, duff.* Capa de vegetales desprendidos que cubre el suelo, y que se encuentra en estado que va desde la hojarasca superficial hasta el humus. Capa superior de detrito orgánico compuesta de materia recién caída o descompuesta en diversos grados. Restos de materia orgánica, principalmente vegetación no descompuesta o sólo parcialmente descompuesta y separada de las plantas vivas, que permanece sobre la superficie del substrato formando una capa u horizonte.

Mata *i scrub.* Plantas leñosas de baja estatura, generalmente de no más de 0,5 a 1,0 m.

Matorral *i scrubby formation, chaparral.* Vegetación densa dominada por arbustos.

Media *i mean.* El valor que se obtiene al dividir la suma de los valores de los términos por su número. Medida de tendencia central.

Mediana *i median.* El valor del término central de una serie clasificada por orden de magnitud. Medida de tendencia central.

Medio *i environment.* Lugar donde se desarrolla un organismo con todas las influencias de los diversos factores ambientales. Ambiente.

Mediterráneo *i mediterranean.* Relativo al Mar Mediterráneo. Rodeado de tierra. Clima de la región circundante al Mar Mediterráneo o del mismo tipo, que se caracteriza por presentar veranos secos e inviernos lluviosos, con temperaturas que corrientemente no bajan de cero grado centígrado. Vegetación característica de los climas mediterráneos.

Merológico *i merologic.* Estudio de un todo a través de su disección en fragmentos y componentes. La escuela merológica establece que para conocer el ecosistema es necesario estudiar separadamente cada una de sus partes.

Micorriza *i mycorhiza.* Unión íntima de la raíz de una planta con las hifas de determinados hongos.

Microfanerófita *i microphanerophyte.* Fanerófita con yemas de rebrote ubicadas entre 2,0 m y 8,0 m de altura.

Microrrelieve *i microrelief.* Microconfiguración de la superficie edáfica.

Migración *i migration.* Inclusión (inmigración) o salida (emigración) en una población, de un conjunto de individuos cuyas frecuencias génicas pueden o no coincidir con las de tal población. Diseminación y establecimiento de diséminulas fuera de su territorio original.

Modelación *i modelling.* Investigación de fenómenos y procesos con la ayuda de modelos.

Modelo *i model.* Proceso por el cual se hace una abstracción matemática del mundo real. Luego se aplican argumentos matemáticos para alcanzar conclusiones matemáticas. Finalmente las conclusiones matemáticas se interpretan en función de sistemas reales. Es una estructura conceptual basada en el conocimiento alcanzado a través de la observación y el raciocinio inductivo y representado por combinaciones de elementos físicos y matemáticos. Imagen simbólica

tal como un dibujo, diagrama, descripción, etc.

Modelo poblacional *i population model.* Es una estructura conceptual basada en el conocimiento ganado por medio de observación y razonamiento inductivo, representado por combinaciones de elementos físicos y matemáticos.

Modelo simulado *i simulated model.* Abstracción numérica o simbólica del proceso en estudio sin ser el proceso en sí mismo.

Momentum *i momentum.* El ímpetu de un objeto en movimiento. En mecánica se refiere a la cantidad de movimiento de un objeto, igual al producto de la masa por su velocidad.

Monoclímax *i monoclimax.* Teoría de dinámica de ecosistemas que afirma que una serie evoluciona sucesionalmente hasta concluir en una etapa en la cual siempre se produce un equilibrio único entre el clima y la biocenosis. Teoría ecológica que sostiene que para cada clima regional, dado el tiempo suficiente sólo puede existir un clímax.

Monoespecífico. De una especie.

Monófago *i monophagous.* Que se alimenta de sólo una especie.

Monófito. Fitocenosis compuestas de vegetales de una sola especie.

Muestra *i sample.* Fracción de un todo o población que se supone que representa al total.

Multietáneo. Aplícase a los organismos y a algunas cosas que viven en distinta edad, tiempo o época.

Mutación *i mutation.* Todos los cambios genéticos, no atribuibles a recombinación, que se transmiten a la progenie. Cambios discretos heredables de los genes y cromosomas.

Mutualismo *i mutualism.* Efecto benéfico y simultáneo de dos organismos viviendo juntos, y en los cuales su independencia de ocurrir significa efecto negativo sobre ambos.

Nanofanerófitas *i nanophanerophyte.* Plantas con yemas de rebrote ubicadas entre 0,25 m y 2,00 m de altura.

Native *i native.* Originaria del lugar.

Neófito. Planta foránea que ha logrado colonizar ecosistemas naturales.

Neurológico *i neurologic.* Rama de la medicina relacionada con el sistema nervioso, su estructura y sus enfermedades.

Nicho *i niche.* Función que desempeña un organismo o grupo de organismos en un ecosistema.

Pacer *i to gaze, to pasture.* Cosecha y consumo directo de tejido vegetal herbáceo por herbívoros. Acción de comer el ganado la hierba y pastos en los prados, montes y dehesas.

Palatabilidad *i palatability.* Proporción de biomasa en pie de cada especie vegetal utilizada por los consumidores de una pradera cuando la pradera se encuentra utilizada adecuadamente. Sabor. Preferencia. Aceptabilidad.

Paloendémico *i paleo-endemic.* Residuo o remanente de una población mayor. También se denomina relicto.

Parapátrica *i parapatric.* Dícese de poblaciones alopátricas cuyas áreas están en contacto y entre las cuales puede haber intercam-

Parásito *i parasite.* Dícese del vegetal heterótrofo que se nutre a expensas de organismos vivos.

Pastorear *i to graze, to pasture.* Acción de cosechar y consumir tejido vegetal por herbívoros en una pradera más otras acciones tales como eliminación y distribución de deyecciones, utilización selectiva de la vegetación y partes de las plantas, pisoteo, etc. Llevar los ganados al campo.

Pastizal. Todos los ecosistemas cuya sinusia principal produce tejido vegetal utilizable directamente por herbívoros de consumo humano. Incluye tanto a praderas como pasturas.

Pastura *i pasture.* Pradera resembrada. Cultivo forrajero. Empastada.

Patagónico. Relacionado con la Patagonia. Región árida fría situada al extremo sur de América.

Percolación *i percolation.* Movimiento del agua a través del suelo.

Perenne *i perennial.* Vegetales que viven tres o más años, los cuales presentan órganos aéreos o subterráneos persistentes.

Pionero *i pioner.* Organismos que migran a hábitats que corresponden a las primeras etapas sucesionales de una sere.

Pírico, ca. Perteneciente o relativo al fuego.

Plántula. El embrión ya desarrollado como consecuencia de la germinación; planta recién nacida.

Plasticidad *i plasticity.* Capacidad de variación fenotípica de un genotipo al ser sometido a la acción de diferentes ambientes. Capacidad potencial de evolución. Capacidad de adaptación.

Población *i population.* Grupo colectivo de organismos de la misma especie ocupando un espacio particular y en un instante dado

Poceo *i pitting.* Acción de hacer pequeños pozos en la superficie del terreno con el objeto de retener el agua evitando el escurrimiento de las precipitaciones hídricas.

Policlímax *i polyclimax.* Hipótesis que sostiene que para cada clima regional, dado el tiempo necesario, se alcanzan varios clímaces subordinados a factores edáficos, fisiográficos, píricos, antrópicos y otros.

Según esta hipótesis existen varios clímaces para un mismo clima.

Polífaga *i polyhagous*. Que se alimenta de varias especies.

Polífico. Fitocenosis compuestas por vegetales de varias especies.

Poligénico *i polygenic*. Dícese del carácter determinado por más de un gen.

Polimorfismo *i polymorphism*. Presencia continua, en una población, de 2 o más alelos de algunos genes, cuyas fracciones están más o menos fijadas por selección. Población de individuos con diferencias fenotípicas fácilmente discernibles, producidas por genes en frecuencias intermedias.

Polimorfo. Aplícase a los órganos de una planta o animal, o a las entidades sistemáticas que presentan múltiples formas.

Poliploide *i polyploid*. Que tiene más de dos juegos completos de cromosomas: 2n = diploide, 3n = triploide, 4n = tetraploide, etc.

Poliploidia *i polyploidy*. Condición de poliploide.

Pool. Anglismo que significa combinación de elementos o recursos para un propósito común.

Pradera *i range, pasture, prairie*. Ecosistemas cuya sinusia principal es perenne o permanente y produce tejido que se utiliza directamente por herbívoros de consumo humano. Generalmente corresponde a la fisionomía de plantas herbáceas, pero ocasionalmente puede ser matorral, bosque, etc. También se consideran aquellas biocenosis resembradas pero que se comportan y son manejadas como nativas o residentes permanentes. Prado grande.

Prado *lat pratum; i lawn, field, range*. Pedazo de tierra llana en que se deja crecer o se siembra la hierba para pasto de los ganados.

Pragmatismo. Teoría filosófica de Peyrce, William James y otros que encuentran en la eficacia de las cosas un criterio de verdad.

Programación *i programing*. Compilación de programas de matemáticas y de lógica e información. En computadoras digitales, es un capítulo de matemáticas aplicadas relacionado con el metodo de compilación de programas.

Pratense. Perteneciente o relativo a la pradera. Que se produce o cría en el prado.

Preservación *i preservation*. Proteger o poner a cubierto anticipadamente a los recursos naturales, ecosistemas u otros, de daños o peligros. La preservación de los recursos naturales implica ausencia de utilización por el hombre, lo cual le diferencia de conservación.

Prisiere *i prisiere*. Todas aquellas seres que se inician en lugares originalmente descubiertos de vegetación. Sucesión primaria.

Prístino *lat pristinus*. Primitivo. No dañado, incorrupto. Aún puro o no tocado. Período o condición original. Inicial. De poco o nada desarrollo sucesional.

Progresión. Dícese de las sucesiones cuya dirección va hacia el clímax. Sucesión progresiva.

Progresiva *i progressive*. Dícese de las sucesiones que evolucionan en dirección hacia el clímax. Significa avance sucesional hacia la etapa de equilibrio o clímax.

Psamosere. Prisere originada en arena.

Quiescencia *i quiescence*. Que no vegeta debido a la acción de mecanismos exógenos. La calidad o estado de estar quieto o inactivo. Se aplica principalmente a semillas y yemas de vegetales.

Radical *i radical*. Perteneciente o relativo a la raíz.

Radicular. Perteneciente o relativo a la radícula.

Ramonear *i browsing*. Cosecha y consumo directo por el animal, de tejido vegetal proveniente de plantas leñosas, tales como árboles, arbustos y matas. Pacer los animales, las hojas y las puntas de las ramas.

Rastrojo *i crop residue*. Residuo del cultivo que se deja en el campo después de la cosecha.

Raza *i race*. Característica de la población que define una proporción de alelos. Grupo de reproducción que, dentro de una especie, se distingue genéticamente y en general también geográficamente. Grupos de reproducción que difieren en frecuencias génicas y genotípicas.

Rebaño *i flock*. Grupo de ovinos o caprinos, considerados colectivamente como una unidad de pastoreo.

Rebrote *i aftermath*. Crecimiento de la vegetación después de la cosecha.

Recombinación *i recombination*. Formación de nuevas combinaciones de genes ligados, diferentes a los parentales, producidos por entrecruzamientos durante la meiosis.

Relicto *i relict*. Planta, animal, biocenosis, fitocenosis o ecosistema que se encuentra en un área determinada como sobreviviente o remanente de un período anterior.

Residente *i resident*. Organismos que aunque no son nativos del lugar han inmigrado previamente al lugar, se desarrollan naturalmente en él y se comportan como nativos. Incluye además a los nativos.

Respuesta *i output*. Lo que egresa, produce o retira en un período desde un ecosistema. En mecánica, la cantidad de poder o energía producida por un sistema.

Retardo *i lag*. Lapso que transcurre para que un ecosistema que ha sido sometido a una acción produzca la reacción. Histeresis.

Retroalimentación *i back feeding*. Se emplea en cibernética para expresar la acción ejerci-

da por una señal proveniente de la salida de un sistema en el ingreso al sistema. La retroalimentación negativa es estabilizadora y la retroalimentación positiva es alteradora.

Retrogradación *i retrogradation.* Sucesión ecológica que va desde etapas más avanzadas hacia las iniciales. Es de dirección opuesta a la sucesión natural que generalmente va desde las etapas pioneras o iniciales hacia el clímax que se denomina progresión.

Retrogresiva *i retrogressive.* Dícese de las sucesiones cuyas modificaciones bióticas y abióticas la alejan cada vez más del clímax o etapa de equilibrio sucesional. Es lo opuesto de progresiva.

Rizoma *i rhizome.* Metamorfosis caulinar debida a la adaptación a la vida subterránea, o dicho de manera más simple, tallo subterráneo que carece de nomofilos y posee catafilos.

Rotación de cultivos *i crop rotation.* Siembra de cultivos alternada con praderas, matorral u otras fisionomías en secuencia recurrente, en un mismo terreno.

Rupestre. Perteneciente o relativo a las rocas.

Sciófito *i sciophyte.* Vegetales que se desarrollan o viven en la sombra.

Secundaria *i secondary.* Sucesión secundaria. Subsere.

Selección *i selection.* Cualquier proceso que conduzca a que individuos de diferente genotipo estén desigualmente representados en su descendencia. Reproducción diferenciada de individuos.

Selectividad *i selectivity.* Clase de cambios florísticos, estructurales, fisonómicos y abióticos que se producen al modificar la condición de acuerdo a influencias autógenas y heterógenas.

Semilla *i seed.* En los antófitos, el embrión en estado de vida latente o amortiguada, acompañado o no de tejido nutricio y protejido por el episperma, procedente del rudimento seminal.

Seminal. Propio de la semilla o relativo a la misma; hoja seminal, sinónimo de cotiledón.

Senil *i senile.* Perteneciente a los viejos o a la vejez.

Sere *i sere.* Conjunto de etapas sucesionales que se producen en un mismo lugar y que concluyen en el clímax. Serie.

Simbiosis *i symbiosis.* Varios tipos de consortismos que incluyen mutualismo, protocooperación y comensalismo.

Simpátrico *i sympatric.* Coexistencia de especies sin hibridizarse. Que ocupan el mismo territorio.

Sin- *gr syn.* Prefijo que significa unión o simultaneidad, tal como síntesis, sinecología, sintaxis, sincrónico, singenética.

Sinecología *i synecology.* Estudio de la estructura, desarrollo y distribución de comunidades vegetales y animales.

Singenética. Rama de la ecología concerniente con el desarrollo, evolución y cambios naturales de los ecosistemas, que estudia las leyes y principios que rigen las sucesiones ecológicas. Sistemo génesis.

Sinusia *i synusia.* Agregado social consistente en una o varias formas vitales muy similares que se presentan juntas y son de similar tamaño y ecología.

Sitio *i sitie.* Areas abióticamente homólogas dentro de una región natural. Unidad de paisaje. Aquellas clases de terreno que difieren de otras tierras en su capacidad de producir diferente cantidad o calidad de vegetación. Unidad paisaje con una potencialidad determinada de producción de cierta cantidad y calidad de vegetación.

Sitio de germinación *i germination site.* Ambiente inmediato donde debe germinar la semilla e iniciar su desarrollo.

Sitio seguro *i safe site.* Microambiente que satisface los requerimientos específicos de germinación de una semilla. Sinónimo de sitio de germinación.

Subclímax *i subclimax.* Etapa de equilibrio preclimático que se prolonga indefinidamente debido a una limitante autógena del ecosistema.

Subsere *i subsere.* Sucesión secundaria. Todas aquellas seres que se originan en lugares originalmente cubiertos de biocenosis.

Substrato. Sinónimo de terreno; aquello que sirve de asiento a la planta, tanto si sólo utiliza para asirse de él, como si penetra en su interior y vive a sus expensas. Sustrato.

Sucesión *i succession.* Proceso natural de cambio de los ecosistemas que se caracteriza por ser continuo y ordenado, que va desde las etapas iniciales pioneras hasta la etapa final de equilibrio acosistémico o clímax.

Sucesiones alogénicas *i allogenic succession.* Cambios sucesionales provocados por factores externos.

Sucesiones autogénicas. *i antogonic succession.* Cambios sucesionales provocados por la acción interna del ecosistema.

Sucesión secundaria *i secondary succession.* Sucesión que se desarrolla en ecosistemas que previamente, presentaban biocenosis desarrolladas pero que fueron destruidas por algún agente.

Suculento *i succulent.* Dícese de las hojas, de los tallos, o de la planta entera cuando son muy carnosos y gruesos, con abundantes jugos, como casi todas las Cactáceas, Crasuláceas, etc.

Suelo aluvial *i alluvial soil.* Suelo proveniente del transporte hídrico del material generador.

Tendencia *i tendency.* Dirección de la sucesión.

Teoría de juegos *i game theory.* Disciplina matemática con la ayuda de la cual se establecen relaciones cuantitativas para resolver situaciones conflictivas.

Término *i limit, boundary.* Terreno de influencia de una ciudad, villa, etc., y sometido a su jurisdicción.

Terófita *i terophyte.* Organismos vegetales que complementan su ciclo vital durante el año y escapan a los períodos desfavorables en forma de semilla.

Testigo *i control.* En experimentación, es el patrón de comparación entre tratamientos.

Topo- *gr topos.* Lugar.

Topología. Ciencia que estudia las propiedades de las figuras geométricas que no varían aunque se las someta a ciertas variaciones. Se considera que A.F. Moebius es el fundador de la topología, que actualmente se aplica en la práctica a áreas tan variadas como sicología, matemáticas, lingüística, industria, ecología, etc.

Trashumar. Pasar el ganado desde un terreno a otro, especialmente desde las invernadas a las veranadas o viceversa.

Trófico *i trophic, gr trophia.* Relativo a la nutrición. Alimentar.

Turgente *i turgent.* Dícese de una célula viva que está turgente cuando a causa de la presión interna de la misma, tiene la membrana tensa. Aplícase también a los órganos y partes orgánicas que tienen turgentes sus células y muestran cierta tiesura o firmeza. A turgente se opone fláccido.

UA *i AU.* Unidad animal. Alimento necesario para mantener una vaca madura de 500 kg de peso con o sin ternero no detestado a su lado, o su equivalente.

UAA. Unidad animal año. Unidad animal durante el año.

UAM. *i AUM.* Unidad animal mes. Unidad animal durante un mes.

UGB. Alimento necesario para mentener 1 vaca de 600 kg. que produce 3.000 lt. de leche al año. Es también equivalente a una unidad escandinava de alimento a 2.250 equivalentes de almidón.

Unidad animal *i animal unit.* Medida arbitraria por la cual los animales de diversas especies, razas, variedades y tamaño se convierten a un denominador común equivalente a una vaca de 500 kg de peso vivo. Sus requerimientos de alimento.

Uso adecuado de la pradera *i proper use of the range.* Grado máximo y época de utilización de la pradera que no causa ni mejoramiento ni empeoramiento de la condición.

Uso adecuado de la especie *i proper use of a species.* Grado de utilización de una especie cuando la pradera, como tal, ha sido adecuadamente utilizada. Palatabilidad.

Vacio ecológico *i ecological vaccum.* Principio que establece que cuando uno de los organismos o poblaciones constitutivos de la pradera desaparece o se reduce en tamaño se produce un área o territorio libre de interferencia que es rápidamente ocupado por organismos invasores o vecinos que alcanzan mayor desarrollo.

Vagilidad *i vagility.* Habilidad de una especie del migrar al cambiar el ambiente.

Valor relativo de importancia *i relative importance value.* Indice de la preponderancia de una especie en un stand o asociación. Se calcula generalmente por la adición del valor de la frecuencia relativa, densidad relativa y dominancia relativa. **VRI**.

Variedad *i variety.* Cada uno de los grupos en que se dividen algunas especies y que se distinguen entre sí por ciertos caracteres muy secundarios, aunque permanentes; jerarquía taxonómica comprendida entre la especie o la subespecie y la forma.

Vegetación *i vegetation.* Vegetales un ecosistema considerados cuantitativamente y no meramente desde un punto de vista florístico, como en el caso de la flora.

Velocidad de la sucesión *i velocity of the succession.* Magnitud de las modificaciones del ecosistema en las etapas sucesionales por unidad de tiempo.

Veranada *i summer range.* Pradera o biocenosis que, debido a sus características bióticas o abióticas, puede ser utilizada o se utiliza solamente en el verano.

Vernal *lat vernalis; i vernal, spring.* Aspecto primaveral de la biocenosis.

Vitalidad *i vitaliti.* Habilidad de completar normalmente su ciclo vital.

VRI *i RIV.* Valor relativo de importancia.

Xerófito. Se aplica a las plantas y sinusias que viven en los ambientes secos.

Xerofítico. Relacionado con xerófito.

Xerosere *i xerosere.* Sere iniciada en un medio árido.

Yema *i bud.* Estructura vegetal que contiene en su interior una inflorescencia o ramilla no desarrollada.

Zoocenosis *i zoocoenosis*. Comunidad animal organizada. Es el conjunto organizado de los animales en un ecosistema. El conjunto formado por la fitocenosis y zoocenosis constituye la biocenosis.

Zoómetros. Tamaño y desarrollo de algún organismo animal que se utiliza como medida de comparación o medida de algún factor ambiental actuando separadamente o en conjunto.