

# Los ecosistemas: definición, origen e importancia del concepto

JOSÉ MANUEL MAASS\*  
ANGELINA MARTÍNEZ-YRÍZAR\*

## INTRODUCCIÓN

Desde su aparición, el hombre ha progresado en los campos cultural y tecnológico, sin embargo, biológicamente ha evolucionado relativamente muy poco. Su desarrollo biológico sigue

dependiendo de procesos naturales que se originaron y evolucionaron en el contexto de sistemas ecológicos. Aún requerimos respirar oxígeno y alimentarnos de proteínas, carbohidratos y grasas, al igual que hace 3.5 millones de años lo requería "Lucy" *Australopithecus afarensis*, quien es considerada el an-



\* Centro de Ecología, UNAM.

cestro registrado más antiguo del hombre. Esto constituye una dependencia real y muy fuerte por parte del humano hacia los sistemas naturales.

Se ha estimado que para el año 2000, las áreas de cultivo se incrementarán en un 4%, mientras que la población aumentará en un 40% (Brown, 1985, citado por Coleman y Hendrix, 1988). La población humana pasará de aproximadamente 4.6 mil millones de habitantes, que había a principios de los ochentas, a más de 6 mil millones hacia los inicios del siglo XXI (Keyfitz, 1989). Como menciona Woodwell (1983), este aumento de más del 30% en la población humana en un lapso menor de 20 años, implicará una gran demanda y, por consiguiente, un aumento en la ya enorme presión que existe sobre los recursos naturales. La desaparición y emigración de especies, fenómeno bien documentado en las listas de especies en peligro de extinción, indican los fuertes cambios que se han producido en los ecosistemas en las últimas décadas (Schulze y Zwölfer, 1987; ver artículo de R. Dirzo en este número). De igual forma, las altas tasas de deforestación de selvas tropicales en los últimos 15 años, son un indicio claro de la presión que actualmente existe sobre los recursos bióticos (O'Keefe y Kristoferson, 1984).

El hombre, prácticamente desde sus orígenes, ha tenido la necesidad de transformar su ambiente para obtener recursos. Sin embargo, el único tipo de transformación aceptable es aquel que genera un sistema sostenible a largo plazo. Las prácticas de la agricultura moderna requieren grandes cantidades de energía y tienen un fuerte potencial de degradación ambiental, por lo que se ha cuestionado su mantenimiento a largo plazo, tanto en países desarrollados como en aquellos en vías de desarrollo (Coleman y Hendrix, 1988). Incluso quienes sostienen las posiciones más optimistas, y confían en que la ciencia podrá desarrollar nuevas tecnologías para la expansión de la producción de alimentos, reconocen que la tarea no será fácil. Dichas técnicas deberán basarse en un uso más integral de los recursos naturales, que incluya, entre otros, sistemas de control de erosión, uso eficiente del agua, control integrado de plagas, uso de cultivos múltiples, etc. (Crosson y Rosenberg, 1989).

Un requisito indispensable para lograr sistemas sostenibles de explotación de recursos bióticos es el de contar con una idea muy clara de los componentes de los sistemas naturales, su estructura y funcionamiento. Es fácil suponer que si nosotros tenemos un auto de dos plazas y queremos transportar diez personas, habrá necesidad de transformar el vehículo. Sin embargo, habría que respetar algunas estructuras esenciales, pues sin ellas el auto simplemente no caminaría. Este razonamiento, aunque parece obvio y simple, no lo es tanto cuando se trata del manejo y transformación de sistemas naturales con fines agropecuarios. Durante décadas el hombre ha desmontado zonas boscosas, muchas veces sin mantener una cobertura eficiente del suelo, provocando así la reducción en la capacidad productiva del sistema debido al efecto erosivo de la lluvia (Maass y García-Oliva, 1990). Jordan (1982, 1985) ha mostrado que en el Amazonas, uno de los componentes esenciales para el mantenimiento de una alta productividad biológica (aun cuando los suelos son de los más pobres en nutrientes), es una alfombra de raíces que absorben prácticamente todos los nutrientes que se liberan por descomposición de la hojarasca que cae al suelo. Este sistema, sumamente eficiente en el reciclaje de nutrientes, es destruido durante el proceso de trans-



Foto: Manuel Maass.

formación de la selva, y la vegetación que sustituye a la original no posee este mecanismo de conservación de nutrientes. Tal manejo, tan absurdo como quitarle el radiador a un automóvil, ha traído como consecuencia el deterioro irreversible de grandes extensiones de selvas amazónicas.

Aún antes del comienzo del cultivo de plantas y la domesticación de animales, se había desarrollado un entendimiento de las relaciones entre los organismos y el medio ambiente, de tal forma que lenta y empíricamente, se fueron generando estrategias de manejo y conservación de recursos. Estos sistemas "tradicionales", muchos de los cuales se mantuvieron vigentes por miles de años, pueden dar idea de la mejor forma de manejar un recurso. Sin embargo, es necesario desarrollar técnicas de manejo acordes con una realidad de uso intensivo y extensivo, lo cual sólo se logrará con trabajo científico eficiente.

Lo anterior pone de manifiesto la importancia de entender la estructura y el funcionamiento de los sistemas naturales. Con ello será posible: 1) saber hasta dónde podemos modificar un ecosistema, dirigiendo su potencialidad en beneficio del hombre a través de sistemas de explotación sostenida; 2) elaborar posibles estrategias para el restablecimiento de ecosistemas que han perdido su estabilidad por efecto de la actividad humana; 3) establecer programas de conservación y/o explotación sostenida de los ecosistemas; y 4) diseñar agroecosistemas o granjas integrales que permitan aprovechar al máximo el uso de los recursos disponibles.

## EL CONCEPTO DE ECOSISTEMA

### *Origen del concepto*

No fue sino hasta los siglos XVIII y XIX que los naturalistas se empezaron a preocupar por conocer formalmente los patrones de distribución geográfica de los organismos. Sin embargo, su visión de las comunidades naturales era espacial y estática, debido a que no existía una conciencia clara de que éstas cambian en el tiempo. Fue hacia comienzos de este siglo que se empezaron a considerar aspectos temporales en las descripciones de la distribución de los organismos.

En 1916, Clements propuso el concepto de sucesión, en el que hizo notar que tanto la composición de especies como la



estructura de la comunidad cambiaba en el tiempo. Clements concibió a las comunidades como superorganismos formados por poblaciones de plantas y animales que interactuaban formando entidades integradas y dinámicas, las que respondían a gradientes ambientales. Propuso que los cambios sucesionales en las comunidades seguían un proceso análogo a la ontogenia de los organismos.

Esta visión superorganísmica de las comunidades, contrastó fuertemente con la idea individualista de Gleason quien, en 1926, propuso que las comunidades están conformadas por poblaciones con arreglos aleatorios, producto de los patrones de distribución de cada especie. Esto es, cada especie tiene patrones individuales de distribución, y las comunidades son simplemente la resultante de la superposición de varias poblaciones con una distribución común.

Clements puso mucho énfasis en la dinámica temporal y descuidó el aspecto espacial. Gleason enfatizó los patrones espaciales y puso menos atención en las restricciones temporales. Ninguno de los dos llegó a un concepto integrado de tiempo y espacio (O'Neill *et al.*, 1986).

Watt, en 1947, pensó que Gleason minimizaba el significado de las interacciones entre los componentes de las comunidades. Él en cambio, consideró que dichas interacciones eran las uniones esenciales que mantenían la integridad de las comunidades vegetales. Braun-Blanquet compartía dicha visión, y proponía que las comunidades eran unidades integradas, que poseían propiedades diferenciadas dadas por el tipo de poblaciones que las componían, y que por lo tanto podían ser clasificadas incluso mediante un sistema binomial, tal como el usado para las especies (Mueller-Dombois, 1988).

En todo este periodo dominó la idea de que los organismos eran la parte esencial de las comunidades. No fue sino hasta 1935 cuando Tansley enfatizó que la distribución de especies y su ensamblaje estaban fuertemente influidos por el ambiente asociado, por lo que propuso que la comunidad biótica constituía una unidad integral junto con su ambiente físico. Propuso entonces el término "ecosistema" para designar dicha unidad integral. Lindeman (1942) apoyó la propuesta de Tansley, al

definir al ecosistema como un sistema compuesto de procesos físico-químico-biológicos que operan como parte de una unidad espacio-temporal. Se considera que fue él quien introdujo el enfoque dinámico y funcional en el estudio de los ecosistemas.

El ecosistema ha sido reconocido desde entonces como una unidad fundamental de organización en ecología, y una unidad estructural de la biósfera. Sin embargo, este reconocimiento no ha sido universal. Patten y Odum (1981) mencionan que hay quienes consideran que "la teoría ecológica está completa con los organismos y sus poblaciones en evolución. Los organismos se alimentan y compiten entre sí en un ambiente que no es necesario definir más allá de su capacidad de carga... El ambiente siempre está allí, preparado y listo para acomodar otro ciclo de procesos". Estos autores, sin embargo, se preguntan "¿cómo es que el medio ambiente está siempre preparado y listo?, ¿porqué no se ha vuelto caótico tiempo atrás?". Consideran que "el ecosistema es un nivel de organización 'interesado' en el procesamiento organizado, no caótico, de materia y energía en la biosfera", y puntualizan que "esto no es la 'meta' del ecosistema, pues no es un superorganismo, sino que es un requisito para su existencia el que los procesos biológicos sean ordenados (anti-entropicos), ya que de lo contrario no serían capaces de persistir".

#### Poblaciones y ecosistemas

O'Neill *et al.* (1986) mencionan que los ecosistemas se pueden ver desde distintas perspectivas y que las conclusiones alcanzadas están influidas por la manera en que éstos son observados. Por ejemplo, si uno pone atención en las interacciones entre individuos, los ecosistemas dan la impresión de ser relativamente constantes. Si es la sucesión lo que nos interesa, el ecosistema parece estar cambiando continuamente en el tiempo. De hecho ambas impresiones son correctas y dependen del propósito y de la escala espacio-temporal de nuestras observaciones.

En la figura 1 se puede apreciar cómo los procesos naturales se dan en un continuo de escalas espacio-temporales (Osmond *et al.*, 1980). En él existen procesos que van desde las reacciones bioquímicas de unos cuantos segundos y que se

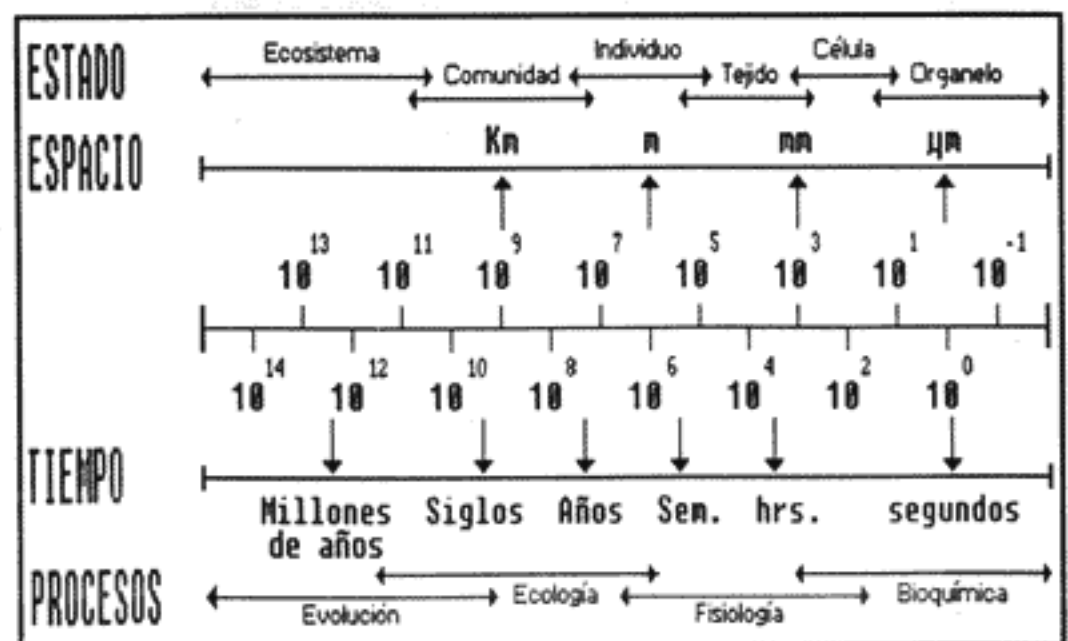


Figura 1. Procesos naturales que se dan en un continuo de escalas espacio-temporales (modificado de Osmond *et al.* 1980).

desarrollan en ambientes tan pequeños como un organelo de apenas micras de tamaño, hasta los procesos evolutivos milenarios que se dan en ecosistemas que ocupan kilómetros cuadrados (ver artículo de J. Soberón en este número). Las diferentes ramas de la biología se encargan de analizar dichos procesos, siendo la ecología y la evolución las que tradicionalmente se encargan de estudiar aquellos procesos que van más allá del nivel celular y de tejidos. Entre los ecólogos hay quienes centran su atención en las poblaciones, en las comunidades, en los ecosistemas o en procesos ecofisiológicos particulares. Es interesante notar cómo los libros de texto de ecología están organizados dependiendo del enfoque particular del autor: unos tienen un enfoque fuertemente ecosistémico y funcional (*i.e.* Margalef, 1974; Odum, 1983), en donde los capítulos de flujos energéticos y ciclos biogeoquímicos ocupan una parte importante del texto; otros en cambio, tienen un enfoque marcadamente poblacional (*i.e.* Krebs, 1978; Begon *et al.*, 1986), en donde dichos temas apenas se mencionan. O'Neill *et al.* (*op. cit.*) encuentran diferencias importantes entre ambos enfoques. Los ecólogos de poblaciones y comunidades tienden a ver a los ecosistemas como redes de poblaciones interactuando; la biota es el ecosistema y los componentes abióticos (como el suelo o los sedimentos), son tomados como influencias exter-

Cuadro 1. Ventajas y desventajas de los enfoques analítico y sistémico en el estudio de problemas ambientales. (Carbajal y Estrada 1976).

#### ENFOQUE ANALÍTICO

##### Ventajas:

- Empezando con el problema adecuado, se puede uno dirigir hacia las causas del problema.
- Al reducir el problema a subproblemas, se pueden producir soluciones relativamente a corto plazo.
- El problema se circunscribe a la esfera de acción del que toma decisiones.

##### Desventajas:

- Un gran número de veces se resuelve el problema equivocado o irrelevante.
- Al resolver un problema menor se puede agravar un problema mayor.
- El rango de alternativas de solución se restringe artificialmente.

#### ENFOQUE SISTÉMICO

##### Ventajas:

- Disminuye el riesgo de resolver el problema equivocado.
- El rango de alternativas de solución que se genera es mucho más amplio.
- En el proceso de solución no se pierde el propósito que se persigue.
- En ocasiones es mucho más sencillo resolver el problema expandiéndolo más que restringiendo sus fronteras.

##### Desventajas:

- El expansionismo nos lleva a estudiar el planeta entero para determinar las consecuencias de cierto problema planteado.
- Es inútil expandir los problemas a un nivel que está fuera del alcance de acción de un tomador de decisiones dado.
- Existe un gran peligro de quedarse en estudios y elucubraciones y nunca llegar a soluciones prácticas.

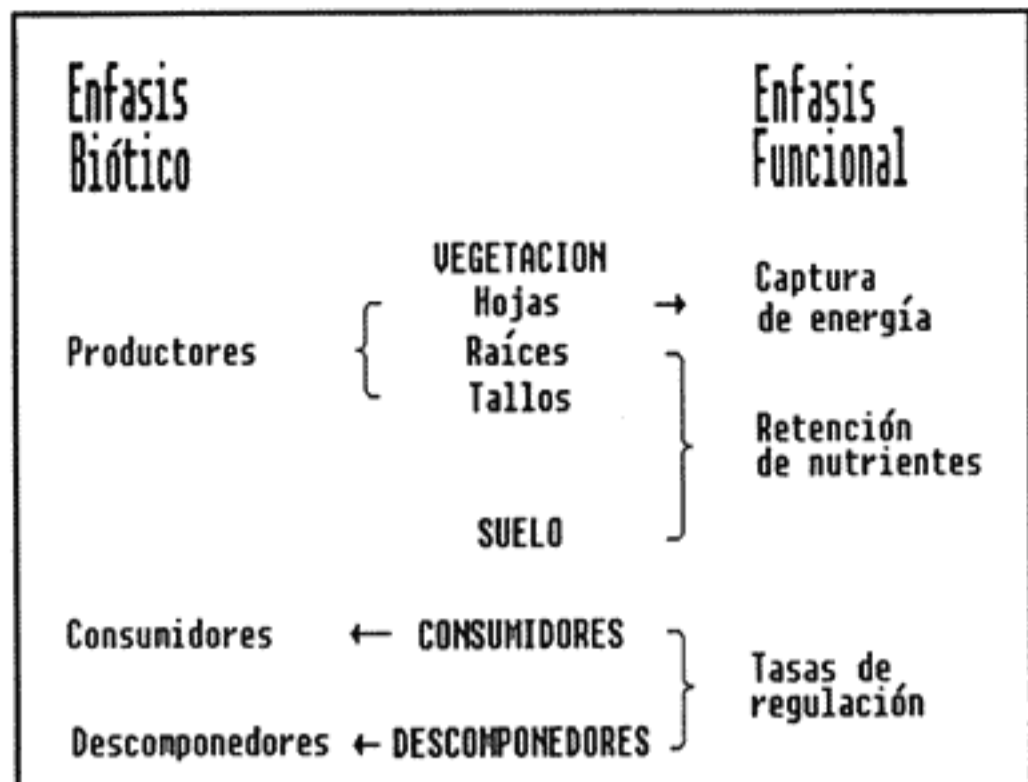


Figura 2. Agrupación de componentes del ecosistema de acuerdo con los enfoques biótico y funcional (tomado de O'Neill *et al.* 1986).

nas; se ocupan principalmente de estudiar problemas como la depredación, la competencia y el crecimiento poblacional, los cuales se explican mediante la selección natural. Los ecólogos de ecosistemas, en cambio, utilizan un enfoque proceso-funcional en donde el ambiente es parte integral del ecosistema. Hacen énfasis en la energética y los ciclos biogeoquímicos como punto de entrada en el análisis funcional de los ecosistemas. La figura 2 muestra cómo los componentes de los ecosistemas son agrupados en forma diferente de acuerdo con los enfoques biótico y funcional. "Los ecólogos funcionales están interesados en el procesamiento de materia y energía, mientras que los ecólogos de poblaciones y comunidades ponen más atención en las interacciones entre poblaciones. El progreso de la ecología ha demostrado que cada enfoque es valioso, y que existen problemas claramente definidos para ser abordados exitosamente por cada uno de ellos".

#### Reduccionismo y holismo

Los estudios de ecosistemas, dada su inherente complejidad, han sido generalmente abordados utilizando un enfoque holístico y sistémico. En cambio, los estudios de poblaciones y comunidades, utilizan principalmente un enfoque reduccionista y analítico (Pomeroy *et al.*, 1988).

El enfoque analítico se basa en las doctrinas reduccionista y mecanicista, y en el procedimiento analítico. El reduccionismo mantiene que todos los objetos, eventos y propiedades están constituidos por elementos indivisibles. El mecanicismo postula que todas las interacciones se pueden reducir a una relación fundamental causa-efecto (*i. e.* existe un determinismo). El procedimiento analítico consiste en explicar cualquier cosa aislando el fenómeno, dividiéndolo en partes independientes y, por último tratando de entender el todo uniendo las explicaciones parciales. El enfoque sistémico, en cambio, se basa en la doctrina del expansionismo y el procedimiento sintético. El expansionismo mantiene que todos los objetos, eventos y fenómenos son partes de unidades más grandes. El procedimiento sintético, en vez de aislar y dividir el objeto de estudio, ubica al fenómeno en un sistema mayor que lo contiene y trata de explicar la función que éste tiene en el sistema más grande. En la relación causa-efecto, la causa se toma como necesaria pero

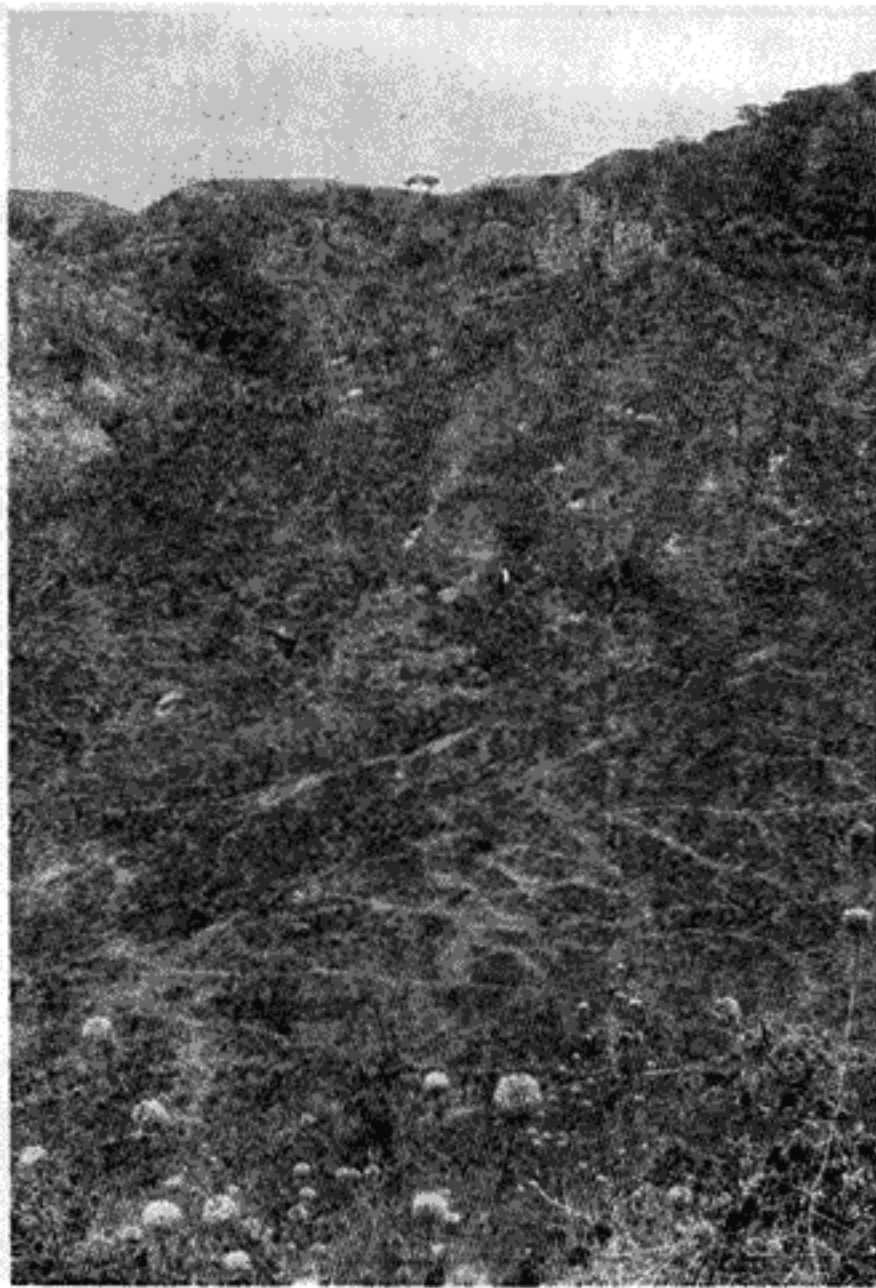


Foto: Manuel Maass.

no suficiente para el efecto, es decir se considera que el sistema está abierto a influencias de un ambiente mayor que lo contiene (Carbajal y Estrada, 1976).

En el cuadro 1 se pueden contrastar las ventajas y desventajas de ambos enfoques. Es claro que ambos tienen pros y contras, y más que antagónicos son complementarios. Los ecólogos de ecosistemas han entendido que existen procesos que se tienen que abordar con un enfoque más reduccionista. De igual forma los ecólogos de poblaciones están conscientes de que no es posible entender ciertos fenómenos a menos que se analicen con un enfoque más holístico.

Los cuestionamientos anteriores no deben ser causa de preocupación entre los ecólogos. De hecho, gracias a estos análisis críticos, es posible que las ideas se depuren y que aparezcan nuevas concepciones (Kuhn, 1970; Galindo, 1987). El modelo o paradigma superorganísmico de Clements ha sido desechado por completo, mientras que el paradigma individualístico de Gleason ha resucitado recientemente, con la idea de comparar la distribución y abundancia de comunidades con la hipótesis nula de que la distribución de las poblaciones sigue un patrón aleatorio (Simberloff, 1982). El modelo trófico de Lindeman aún se mantiene vigente, aunque ha sufrido algunas transformaciones (Wiegert y Owen, 1971). El enfoque ecosistémico ha ido evolucionando desde que Tansley lo propuso por primera vez en 1935, y se ha modificado y robustecido, conforme ha mejorado nuestra percepción de la naturaleza a niveles superiores al de los organismos. O'Neill, De Angelis,

Waide y Allen, en su excelente revisión conceptual en torno al enfoque ecosistémico (la cual hemos citados en varias ocasiones), proponen incorporar el concepto de sistemas jerárquicos (que será discutido más adelante).

### CARACTERÍSTICAS DE LOS ECOSISTEMAS

Debido al creciente interés que se ha despertado en los últimos años en los problemas ambientales, la palabra ecosistema se ha integrado al vocabulario común, a pesar de que muy pocos conocen el verdadero significado del término, así como la importancia del concepto en el uso y conservación de los recursos naturales.

Los ecosistemas se caracterizan por: 1) ser sistemas abiertos; 2) estar formados por elementos tanto bióticos como abióticos; 3) poseer componentes que interactúan estableciendo mecanismos de retroalimentación; 4) presentar interacciones que establecen redes tróficas (alimenticias) e informacionales; 5) estar estructurados jerárquicamente; 6) cambiar en el tiempo; y 7) poseer propiedades emergentes. Cada una de estas características se discute a continuación.

#### Carácter sistémico

La palabra "ecosistema" es la contracción del vocablo "sistema ecológico", esto es, los ecosistemas son *sistemas*. Un sistema es un conjunto de elementos, componentes o unidades relacionadas entre sí. Sin embargo, no es fácil definir un sistema. Un primer impulso es señalar el objeto de estudio y decir "el sistema es eso que está ahí". Dicha definición tiene una desventaja fundamental, y es que cada sistema material posee no menos de una infinidad de variables y, por lo tanto, de sistemas posibles (Ashby, 1977). Definir un sistema consiste entonces en enumerar las variables o elementos que deben tomarse en cuenta. Así por ejemplo un péndulo que oscila, es un sistema real, el cual no sólo tiene longitud y posición, sino también masa, forma, color, temperatura, desviación y velocidad angular, conductividad eléctrica, radioactividad, etc. Una persona interesada en estudiar dicho sistema, no intenta analizar todas y cada una de las variables mencionadas; seguramente tomará en cuenta sólo aquellas que le parece que tienen una influencia relevante en el comportamiento del mismo. Después de varios intentos de seleccionar diferentes combinaciones de variables, llegará a la conclusión de que la desviación angular y la velocidad angular son variables relevantes, mientras que el color o la radioactividad no lo son. Una tarea común de los investigadores, es modificar la lista de variables que definen un sistema bajo estudio (Ashby, *op. cit.*). Podríamos decir entonces que cuando se define un ecosistema se selecciona una colección de unidades y procesos naturales, alrededor de los cuales es útil establecer una frontera con el propósito de analizar sus interrelaciones (Jarvis, 1987). Ciertamente existe algo de subjetividad, al decidir qué elementos entran y cuáles no, en nuestra definición, sobre todo cuando se conoce poco sobre la estructura y funcionamiento del ecosistema. Sin embargo, esto no significa que los sistemas naturales no existan en la realidad, o que sean simplemente ideas conceptuales en la mente del investigador. El ecosistema es tan real como el péndulo que oscila. Ante la imposibilidad de considerar en conjunto todas las variables que los componen, es necesario seleccionar sólo algunas, lo cual no les resta realismo.

#### Componentes

Los ecosistemas son sistemas naturales en donde los componentes o elementos que los conforman son tanto de origen

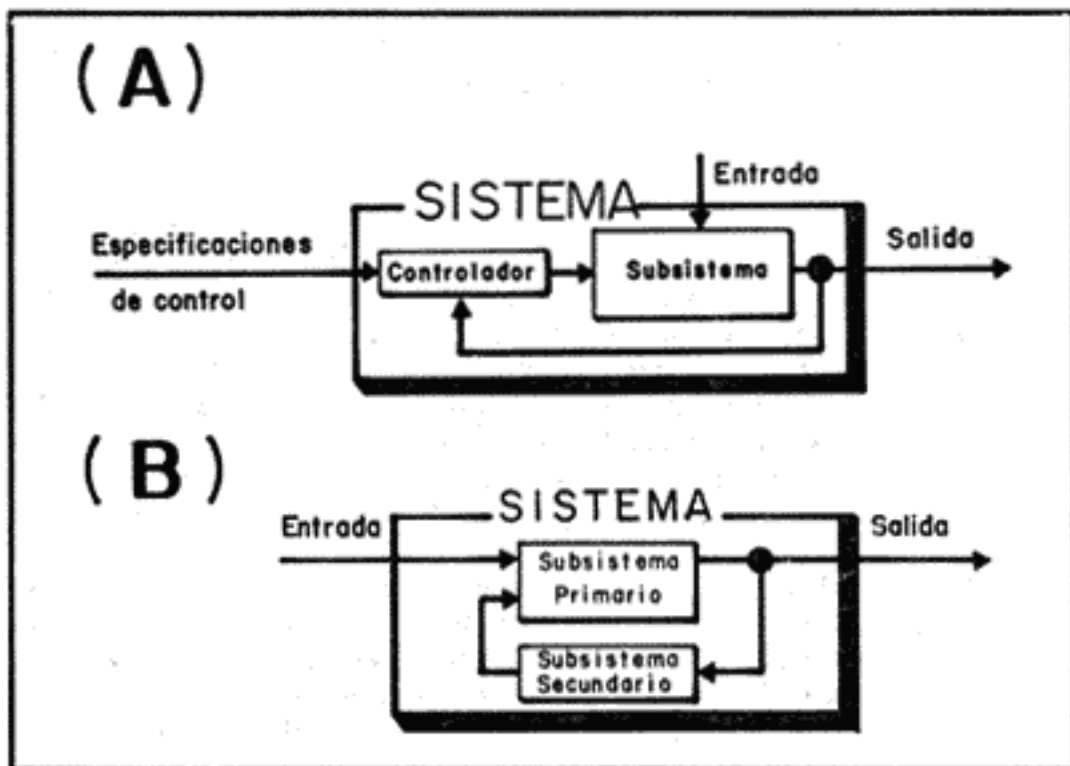


Figura 3. Esquema de los sistemas cibernéticos con entradas y salidas. a) Con un controlador central como en el caso de organismos y sistemas creados por el hombre. b) Con un controlador difuso como en el caso de los ecosistemas.

biótico como abiótico. Los primeros incluyen a todos los seres vivos. Los componentes abióticos son entidades tales como el suelo, la atmósfera, la roca madre, el agua, etc. Estos pueden tener origen orgánico, como el humus o la capa de hojarasca sobre la superficie del suelo, u origen inorgánico como los minerales y arcillas que constituyen el suelo.

#### Carácter abierto

Es importante señalar que los ecosistemas están abiertos a la entrada y salida de materia y energía. Lo que constituye una salida para un ecosistema dado, representa una entrada para otro ecosistema colindante. Así por ejemplo, la pérdida (salida) de suelo y nutrientes por efectos de la erosión hídrica en un ecosistema boscoso bajo explotación, constituye la entrada de sedimentos y nutrientes en el lago localizado río abajo. Asimismo, a diferencia de muchos otros sistemas, los ecosistemas no siempre tienen fronteras bien definidas. Este problema se acentúa cuando existe un gradiente (altitudinal, climático, de salinidad, etc.), de tal forma que el ecosistema gradualmente se va transformando en otro. Jordan y Medina (1978) mencionan que, para definir un ecosistema, no es necesario que éste se encuentre aislado, siempre y cuando se puedan definir áreas dentro de las cuales existan funciones integradas. Margalef (1968) sugiere que no hay necesidad de delimitar una frontera marcada entre los ecosistemas, pues argumenta que es suficiente con observar que la composición florística de un ecosistema ha diferido en dos puntos, para suponer que deben haber ocurrido algunos cambios. Odum (1986) enfatiza que en la conceptualización de un ecosistema completo, se debe incluir el medio ambiente de entrada y de salida, junto con el sistema que está siendo delimitado, estudiado o manejado. Así se reduce el problema de establecer una frontera alrededor de la entidad que uno quiere considerar. "No importa mucho cómo se delimite el ecosistema, mientras se asegure que se incluyan las entradas y las salidas". Asimismo, menciona que es sumamente importante considerar las entradas y salidas en ecosistemas jóvenes, poco extendidos, con alta intensidad metabólica, y/o un des-

balance entre autótrofos y heterótrofos. Por su parte Pomeroy *et al.* (1988) consideran que el problema de la definición de la frontera no compromete el enfoque cuantitativo del estudio de ecosistemas, pues generalmente estos abarcan grandes extensiones.

Dado que el ciclo hidrológico es análogo al sistema circulatorio de un ecosistema, una manera de reducir sustancialmente el efecto de borde es utilizar cuencas hidrográficas como unidades de estudio, manejo y conservación. De esta forma se pueden cuantificar fácilmente las entradas y salidas de energía y materia al ecosistema, así como aislar de su entorno el efecto de perturbaciones y/o transformaciones del mismo (Likens *et al.*, 1977; Sarukhán y Maass, 1990).

#### Mecanismos de retroalimentación

Cada elemento, componente o unidad de un sistema puede existir en diferentes estados, de tal forma que el estado seleccionado se determina basándose en las interacciones con los demás elementos del sistema. Estas interacciones recíprocas entre los elementos del sistema son conocidas como mecanismos de retroalimentación. Wiener (1948) denominó como cibernéticos a aquellos sistemas con mecanismos de retroalimentación. Estos últimos pueden ser estabilizadores (negativos), o desestabilizadores (positivos). Una característica de los mecanismos estabilizadores (o de retroalimentación negativa) es que permiten que no sólo todo el sistema, sino un estado seleccionado del mismo, permanezca constante en el tiempo (Margalef, 1968). Los mecanismos desestabilizadores (o de retroalimentación positiva) en cambio, tienen la peculiaridad de sacar a un sistema de su estado seleccionado, promoviendo su cambio de estado hasta que se den las condiciones para que se estabilice de nuevo mediante otro mecanismo negativo. La falta de mecanismos estabilizadores o de control puede conducir a una ulterior destrucción del sistema, mientras que lo que hace a un sistema dinámico son sus mecanismos de retroalimentación positivos, sin los cuales no habría crecimiento ni desarrollo.

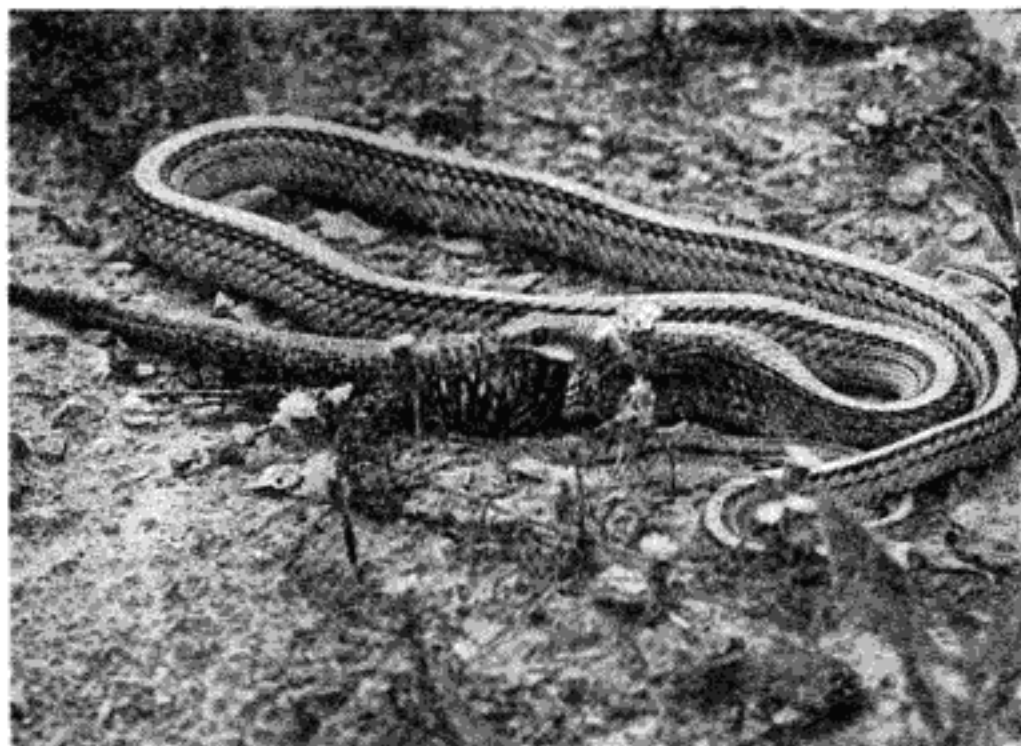


Foto: Carlos Galindo.

Muchos sistemas cibernéticos tienen un controlador central que establece metas a lograr por el sistema. El hipotálamo en el ser humano o el termostato en un refrigerador, por ejemplo, constituyen unidades de control que determinan en mucho el comportamiento del sistema (figura 3a). Los ecosistemas, en cambio, no poseen un controlador central (Engelber y Boryarsky, 1979), sin embargo, esto no los hace menos cibernéticos (Knight y Swaney, 1981; McNaughton y Coughenour, 1981). Patten y Odum (1981) mencionan que las propiedades cibernéticas de los ecosistemas les confieren mecanismos que son análogos, no homólogos, a los de otros sistemas. Mencionan que dentro de los ecosistemas existen dos subsistemas o redes superpuestas: un subsistema primario o red trófica (alimenticia) en la que fluyen materia y energía, y un subsistema secundario, o red informacional, que regula dichos flujos. Es a través de este último que se establecen mecanismos de retroalimentación en los ecosistemas (figura 3b). Sin esta red de información la naturaleza sería caótica, desordenada y desequilibrada.

### Interacciones

Como ya mencionamos, en los ecosistemas existe un subsistema primario en donde la interacción que se establece entre sus componentes es, generalmente (y no solamente), de tipo trófica (alimenticia). La energía fluye y los materiales circulan en torno del ecosistema por procesos que también son parte integral del mismo. Tal es el caso de la fotosíntesis, la herbivoría, la absorción de minerales por las plantas, la descomposición de residuos orgánicos, la intemperización de los minerales del suelo, la erosión, la traslocación de minerales en la planta, etc.

Existe un subsistema secundario constituido por una red de mensajeros físicos y químicos, análogo, pero mucho menos visible, a los sistemas hormonales y nerviosos de los organismos (Odum, 1986). Patten y Odum (1981) los describen como los "factores, procesos e interacciones, que se conocen como historia natural y que sirven para controlar el movimiento o transformación de la materia y la energía". Dentro de éstos tenemos a las señales que proveen el medio físico, químico y biológico, tales como sonidos, sabores, olores, presiones, campos magnéticos, etc. Se ha visto, por ejemplo, cómo el fuego puede disparar mecanismos de germinación en semillas enterradas; cómo la duración del día y la noche determinan el inicio de grandes migraciones de aves; cómo las secreciones de un animal delimitan zonas territoriales; cómo unos cuantos milímetros de lluvia disparan la producción de hojas en toda una selva tropical decidua; etc.

Jordan (1981) menciona que, el mostrar que existen estas redes de información en los ecosistemas es tan difícil como mostrar que está ocurriendo la evolución misma, pues ambos fenómenos se dan a gran escala y en largos períodos de tiempo. Sugiere que las evidencias de mecanismos de retroalimentación en los ecosistemas, surgen no de experimentos controlados, sino de la observación de complejas relaciones funcionales entre individuos y entre especies, las cuales es muy improbable que ocurran sólo por azar. Da como ejemplo la relación *Heliconius-Passiflora-Anguria/Gurania*, descrita por Gilbert (1973), en donde intervienen tres géneros de enredaderas y uno de mariposa. Y cita a Ruelle y Marx (1979), quienes mencionan que la sobrevivencia de un gran número de plantas terrestres, independientemente del ecosistema del que

provengan, depende del beneficio mutuo entre hongos y raíces mediante asociaciones micorrízicas.

### Carácter jerárquico

La gran diversidad de procesos ecológicos ocurren dentro de un amplio espectro de escalas de tiempo y espacio, y están asociados a diferentes niveles de organización del ecosistema. Para explicar eventos y fuerzas en un ecosistema, el investigador debe percibir estructura, orden y relaciones. La teoría jerárquica es una base sólida para lograrlo, pues debido a la complejidad inherente a los ecosistemas, ha sido necesario formar compartimentos y distinguir niveles jerárquicos dentro del mismo, abordando de una manera integrada cada nivel.

El concepto de sistemas jerárquicos no es nuevo, pero su significado para el análisis de sistemas en general, y para el de ecosistemas en particular, ha recibido recientemente especial atención en la literatura (Odum, 1986; O'Neil *et al.*, 1986; Schulze and Zwölfer, 1987; Shugart y Urban, 1988). Es un enfoque que muchos investigadores utilizan o aplican en su pensamiento, modelación y análisis.



Foto: Manuel Maass.

### Cambios en el tiempo

Estrictamente hablando, los ecosistemas no evolucionan. El control genético de las poblaciones y la selección natural no operan a nivel de sistema, sino de sus componentes individuales (Pomeroy *et al.*, 1988). Sin embargo, como se mencionó en la introducción, la vida y la evolución son sólo posibles dentro del contexto y restricciones que impone el ecosistema (Schulze y Zwölfer, 1987).

La biota del ecosistema refleja el ambiente físico en el que se desarrolla, por lo que si el medio cambia, ésta lo hará también (Patten, 1975). De igual forma, el medio físico está fuertemente influido por los organismos que sustenta; cambios drásticos en la cobertura vegetal, por ejemplo, traen consigo transformaciones importantes del medio físico. Este incesante proceso de acción y reacción, que con el tiempo resulta en cambios tanto del medio como de la comunidad biótica, se conoce como "sucesión ecológica".

## Propiedades emergentes

Conforme se combinan componentes para formar sistemas más grandes y complejos, nuevas propiedades aparecen; esto es, el todo es más que la suma de sus partes. El oxígeno y el hidrógeno, por ejemplo, tienen propiedades muy diferentes a las del agua, que como sabemos resulta de la combinación de ambos elementos. Lo mismo sucede cuando un hongo y un alga se unen para formar un líquen. Frecuentemente estas propiedades son llamadas "propiedades emergentes" (Odum, 1986).

Pomeroy *et al.* (1988) afirman que en el terreno estrictamente filosófico, la existencia de propiedades emergentes es cuestionable, pues en teoría, si se conoce lo suficiente acerca de un sistema dado, deberíamos de ser capaces de predecir todas sus propiedades y comportamientos de una manera reduccionista, es decir, explicar el todo sumando los comportamientos individuales de sus componentes. Sin embargo, puntualizan que esto es imposible en la práctica, aún en sistemas físicos simples.

Conforme aumenta el número de componentes, parámetros e interacciones en un sistema, aumenta su complejidad y con ello la imposibilidad de conocerlo en detalle. Además, existe también la idea de que en la naturaleza los procesos son en cierto grado aleatorios, lo que impide su descripción con un enfoque puramente reduccionista. Existen fenómenos que sólo se han logrado describir y analizar con modelos estocásticos o probabilísticos. Procesos del ecosistema tales como la productividad primaria, el ciclo hidrológico, la erosión, etc., son mejor y más fácilmente estudiados con un enfoque global (holístico) que mediante el análisis y la suma de cada uno de sus componentes.

Pomeroy *et al.* (*op. cit.*) sugieren que la estabilidad funcional y estructural de los ecosistemas es una propiedad emergente, pues es mayor que la de las poblaciones individuales. Procesos como la fotosíntesis, la asimilación y la respiración de la comunidad son predecibles, y se mantienen a tasas marcadamente estables, a pesar de los cambios en las poblaciones por efecto de procesos sucesionales.

## EL ESTUDIO DE ECOSISTEMAS

### Análisis de sistemas como metodología

La aplicación del análisis de sistemas al estudio de ecosistemas, se fundamenta en la organización jerárquica de los mismos, la cual está definida en función de los patrones de flujo energético, hídrico y de circulación de nutrientes que se da entre los componentes de un ecosistema. Cada uno de estos subsistemas tiene una entrada (de agua, energía y nutrientes), un proceso interno y una salida definidos, que le hace adquirir cierta individualidad.

Al dividir la función del ecosistema completo en una serie de funciones de carácter individual e independiente, la tarea de describirlo mediante un modelo matemático se hace menos compleja. Los modelos constituyen una herramienta importante en el desarrollo de las investigaciones sobre ecosistemas, pues una vez elaborados, se pueden analizar tanto las tasas de cambio de materia y energía, dentro de los componentes del ecosistema, como las tasas de transferencia de un elemento a otro. Por medio de la simulación por computadora, los modelos permiten realizar investigaciones que resultan imposibles, o

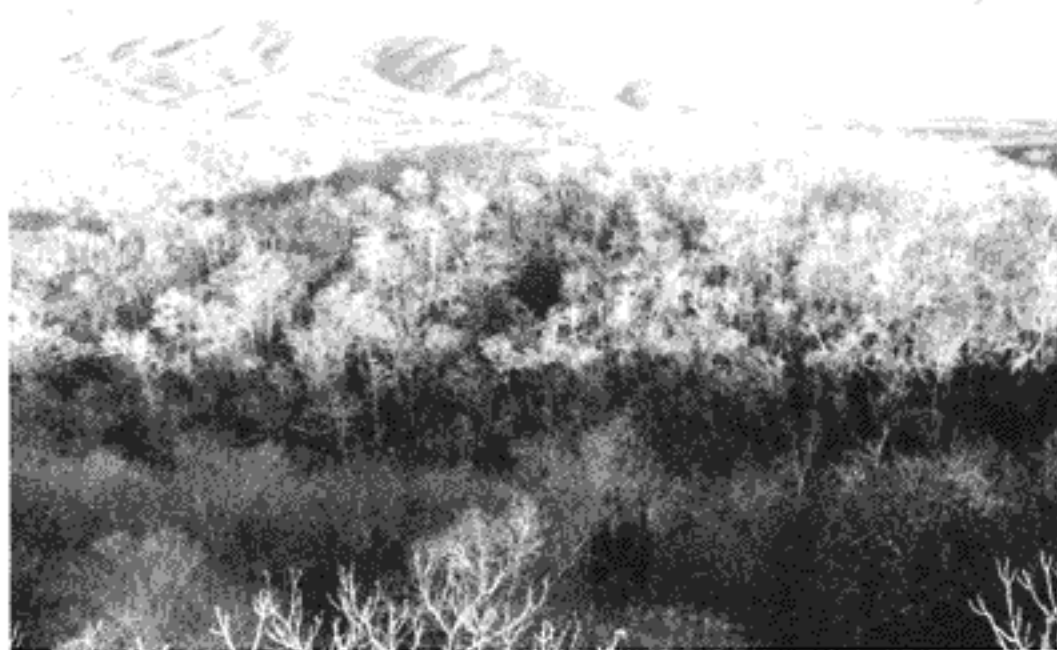


Foto: Jorge Castellanos.

por lo menos poco recomendables, en condiciones naturales, ya sea porque transformarían drásticamente a los ecosistemas o porque tomaría mucho tiempo y/o dinero llevarlos a cabo (Dale, 1970; Jeffers, 1974; Walters, 1971).

### Estudios a largo plazo

Los ecólogos están conscientes de que su visión de los procesos a nivel de ecosistemas está fuertemente limitada por la gran duración de los procesos, en relación con la longevidad humana. El entendimiento adecuado y la interpretación correcta de las funciones metabólicas totales del ecosistema, así como de su alteración por la perturbación natural o humana, precisa de mediciones continuas por periodos muy prolongados. El establecimiento de investigaciones sólidas, integradas a largo plazo, son la solución a este problema; sin embargo, son contados los estudios de este tipo a nivel mundial (Hinds, 1984). En una revisión de los estudios ecológicos a largo plazo, Strayer *et al.* (1986), atribuyen el problema a las restricciones impuestas por las agencias que financian o patrocinan los proyectos de investigación, las cuales, en general, son renuentes a apoyar investigaciones de más de dos años. Asimismo, existen problemas institucionales y de carácter humano que limitan la disponibilidad de dinero, tiempo, personal y facilidades.

### El estudio de los ecosistemas en México

Es importante recordar que la heterogeneidad ambiental de nuestro país, producto de su situación geográfica y su accidentada orografía, lo hacen poseedor de una gran diversidad biológica y de sistemas naturales. Éstos constituyen un potencial de recursos naturales renovables variados y abundantes, susceptibles de ser aprovechados. Sin embargo, también constituye un gran reto, pues se conoce poco de estos sistemas. En México existe información sobre la composición florística de un gran número de ecosistemas (Miranda y Hernández X., 1963; Pennington y Sarukhán, 1968; Rzedowsky, 1978; Lott, 1985, etc.); pero los aspectos de carácter funcional son poco entendidos o no han sido explorados mediante estudios ecológicos diseñados a largo plazo. Existe, sin embargo, una conciencia creciente de la importancia que revisten. Un ejemplo de ello es el proyecto de ecosistemas del Centro de Ecología de la UNAM, que se realiza en la Estación de Biología Chame-



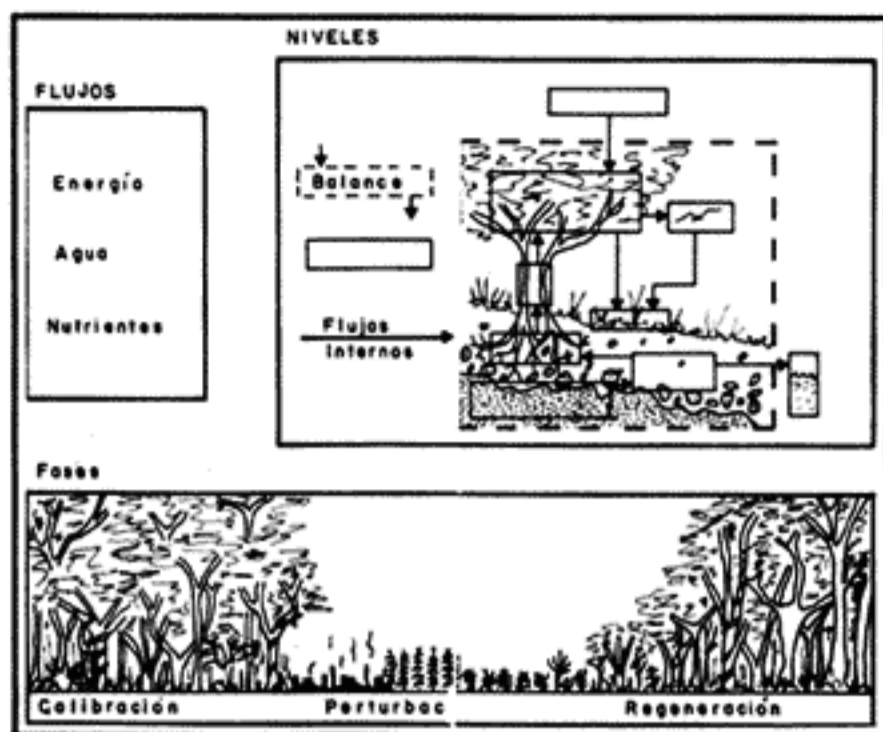


Figura 4. Esquema conceptual del proyecto "Ecosistemas" del Centro de Ecología, UNAM.

la, Jalisco. El objetivo de este proyecto es entender, no sólo la estructura y funcionamiento de la selva baja caducifolia en condiciones naturales, sino también evaluar el efecto que tienen diferentes grados de perturbación en su productividad y capacidad de recuperación. Esto, mediante el análisis de balances, bancos y flujos internos de agua, energía y nutrientes (figura 4). Con ello, el estudio intenta proveer de información sobre la manera de recuperar niveles más adecuados de productividad en suelos muy deteriorados, así como desarrollar nuevas alternativas de uso sostenido de los recursos de la zona (De Ita, 1983; Vizcaíno, 1983; Martínez-Yrizar, 1984; Esteban, 1985; Barradas y Fanjul, 1985; De-Ita y Barradas, 1986; Cervantes, 1988; Cervantes *et al.*, 1988; Maass *et al.*, 1988; Maass y García-Oliva, 1990; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990; Sarukhán y Maass, 1990; Patiño, 1990).

#### Necesidades futuras

Los datos cuantitativos acerca de los distintos procesos a nivel de ecosistemas son muy limitados. Esto no es necesariamente una falla de los estudios ecosistémicos, sino más bien el resultado natural de la historia, tan breve, de este tipo de estudios, aunado a su inherente complejidad biológica. Mucho queda aún por investigar. Hay que continuar con estudios descriptivos, necesarios para definir el sistema. Es necesario, además, probar hipótesis específicas, para lo cual es preciso incorporar un enfoque experimental que permita aislar, de alguna manera, un segmento manipulable del sistema (Likens, 1985). Este enfoque empieza ya a ser contemplado por un gran número de ecólogos (ver por ejemplo Pomeroy y Alberts, 1988).

Hay que hacer hincapié en la importancia de generar información detallada acerca de las partes del ecosistema, antes de entenderlo o manipularlo. En este sentido falta mucho por dilucidar acerca del metabolismo microbiano, el cual es una parte muy significativa del metabolismo total del ecosistema. Las implicaciones energéticas del papel de los microorganismos son impresionantes: tanto en los suelos como en los sedimentos acuáticos, existe una gran producción secundaria de microorganismos que consumen entre un 25% y un 50% de la energía disponible de la fotosíntesis neta de la comunidad (Pomeroy *et al.*, 1988). Son necesarios más datos sobre producción

y biomasa subterránea (raíces), biomasa de micorrizas y sobre actividad de herbívoros para corregir nuestras estimaciones de productividad primaria (Remmert, 1984). La investigación futura debe también buscar una comprensión más amplia de las redes alimenticias y de la longitud de las cadenas tróficas, documentando su variabilidad en el tiempo y en el espacio. La exploración teórica de estos aspectos, debe conducir a la elaboración de modelos con capacidad predictiva, que permitan explorar los patrones de flujo de energía y reciclaje de nutrientes y su variación espacio-temporal.

Finalmente, es necesario realizar estudios básicos en ecología, que se orienten a la búsqueda de adaptaciones tecnológicas para los agroecosistemas (Jansen, 1973)

#### CONSIDERACIONES FINALES

Los ecosistemas son sistemas naturales, producto de miles de años de evolución biológica. Los agroecosistemas o sistemas agrosilvícolas, en cambio, son ecosistemas que han sufrido una transformación con el fin de dirigir su potencialidad en beneficio del hombre (House *et al.*, 1983). Los ecólogos no estamos en contra de esta transformación, sin embargo, reiteramos que el único tipo de transformación aceptable, es aquella que mantiene un rendimiento sostenido. Esto sólo es posible mediante un conocimiento muy claro y profundo de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas.

Los ecosistemas tienen propiedades y características sumamente importantes a considerar en cualquier programa de estudio, manejo o conservación: dado su carácter sistémico, éstos deben ser estudiados como sistemas, utilizando técnicas y enfoques apropiados para ello; dado su carácter abierto, no es posible estudiar, manejar o pretender conservarlos, sin tomar en cuenta los ecosistemas colindantes; el que las interacciones entre sus componentes sean parte integral del mismo, obliga a que los esfuerzos de conservación abarquen a todo el ecosistema y no sólo a unas cuantas especies en peligro; dado su carácter cibernético, no es posible extraer o introducir una especie al ecosistema sin que esto repercuta (en mayor o menor grado) en la dinámica del mismo; dada su estructura jerárquica, el estudio, manejo y conservación de ecosistemas debe hacerse a diferentes niveles de integración y escalas de tiempo; y, el que el ecosistema sea resultado de milenarios procesos evolutivos, en los que existe una influencia recíproca entre el medio físico y la biota, hace que sea arriesgado y costoso (económica y energéticamente hablando) transplantar ecosistemas de un sitio a otro.

México es un país afortunado en lo que se refiere a su diversidad biótica; sin embargo, pocos son aún los grupos de investigación orientados a estudiarlos con un enfoque ecosistémico. Creemos que es urgente la necesidad de incrementar este tipo de estudios en los esquemas de desarrollo científico y tecnológico en nuestro país. ▣

#### RECONOCIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Víctor Jaramillo, al Dr. Jorge Soberón y a la M. en C. Consuelo Bonfil sus valiosos comentarios y sugerencias para mejorar el manuscrito. El presente documento es una aportación del proyecto de ecosistemas del Centro de Ecología, UNAM, el cual ha recibido apoyo por parte del mismo Centro, del Instituto de Biología, UNAM, del CONACYT y de la OEA, a través de su Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ashby, W.R. 1977. *Introducción a la cibernética*. Ed. Nueva Visión. Argentina. 388 pp.
- Barradas, V. y L. Fanjul. 1985. Equilibrio hídrico en una selva tropical estacional. *Biótica* 10(2):199-210.
- Begon, M., J.L. Harper, and Townsend, C.R. 1986. *Ecology: individuals, populations, and communities*. Blackwell Scientific Publications, London. 876 pp.
- Carbajal, R. y M.H. Estrada, 1976. Contaminación y desarrollo: aplicación del enfoque analítico y sistémico al caso de un complejo petrolífero. *Comunicación técnica del IMASS*. Serie Naranja: Investigaciones 7(137) 34pp.
- Cervantes, L., J. M. Maass y R. Domínguez. 1988. Relación lluvia-escorrentamiento en un sistema pequeño de cuencas de selva baja caducifolia. *Ingeniería Hidráulica en México*. Segunda época, Vol III(1):30-42.
- Cervantes L. 1988. Intercepción de lluvia por el dosel en una comunidad tropical. *Ingeniería Hidráulica en México*. Segunda época, Vol III(2):38-43.
- Coleman, D.C. and P.F.Hendrix. 1988. Agroecosystems processes. In: Pomeroy, L.R. and J.J. Alberts, (Eds). *Concepts of ecosystem ecology*. Ecological Studies Vol. 67. Springer Verlag, New York. pp 149-170.
- Crosson, P.R. and N.J. Rosenberg. 1989. Strategies for agriculture. *Scientific American* 261(3):78-85.
- Dale, M.B. 1970. Systems Analysis and Ecology. *Ecology* 52:2-16.
- De Ita-Martínez, C. y V. Barradas. 1986. El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la Costa de Jalisco, México. *Biótica* 11(4):237-245.
- De Ita-M. C. 1983. *Patrones de producción agrícola en un ecosistema tropical estacional en la Costa de Jalisco, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 183 pp.
- Engelberg, J. and L.L. Boyarsky. 1979. The noncybernetic nature of ecosystems. *American Naturalist* 114:317-324.
- Esteban J. R. 1985. *Contenido mineral de la hojarasca en la Selva Baja Caducifolia en la costa de Jalisco, México*. Tesis de licenciatura, ENEP-Zaragoza, UNAM. México. 50 pp.
- Ewel, J.T. 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:245-24
- Galindo, L.C. 1987. La teoría de la competencia y la estructura de las revoluciones científicas. *Acta Zoologica Mexicana*. Nueva Serie 19:1-22
- Gilbert, L.E. 1973. Ecological consequences of a co-evolved mutualism between butterflies and plants. In: Gilbert, L.E. and P.H. Raven. (Eds.) *Co-evolution of animals and plants*. Symposium V. 1st. Int. Cong. Syst. Evol. Biol. University of Texas Press, Austin. pp 210-240.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:7-26.
- Hinds, W.T. 1984. Towards monitoring of long-term trends in terrestrial ecosystems. *Environmental Conservation* 11(1):11-18.
- House, G.J., B.R. Stinner, R.E. Hicks, D. A. Crossley and E.P. Odum, 1983. Simulation models of nitrogen flux in conventional and no-tillage agroecosystems. In: Lowrance, R., L.R. Todd, L.E. Asmussen, and R.A. Leonard. (Eds.) *Nutrient cycling in agricultural ecosystems*. University of Georgia, Coll. Agric. Spec. Publ. 23., pp 569-578.
- Janzen, D.H. 1973. Tropical agroecosystems. *Science* 182:1212-1218.
- Jarvis, P.G. 1987. Water and Carbon Fluxes in Ecosystems. In: Schulze, E.D. and H. Swölfer. (Eds.) *Potentials and limitations of ecosystem analysis*. Ecological Studies 61. Springer-Verlag, New York. pp. 50-67.
- Jeffers, J.N.R. 1974. Future prospects of systems analysis in Ecology. In: *Proc. 1st. Int. Cong. Ecology*. Pudoc Press, Netherlands. pp:255-261.
- Jordan, C.F. 1981. Do ecosystems exist?. *American Naturalist* 118:284-287.
- Jordan, C.F. 1985. *Nutrient cycling in tropical forest ecosystems*. John Wiley & Sons, New York. 190 pp.
- Jordan, C.F. and E. Medina. 1978. Ecosystem research in the tropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64(4):737-745.
- Keyfitz, N. 1989. The growing human population. *Scientific American* 261(3):70-77.
- Knight, R.L. and D.P. Swaney. 1981. In defense of ecosystems. *American Naturalist* 117:991-992.
- Krebs, C.H. 1978. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row, Publishers, New York. 678 pp.

- Kuhn, T.S. 1970. *The structure of scientific revolutions*. 2nd. Edition. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Likens, G.E. 1985. An experimental approach for the study of ecosystems. *Journal of Ecology* 73:381-396.
- Likens, G.E., F.H. Bormann, R.S. Pierce, and N.M. Johnson. 1977. *Bio-Geo-Chemistry of a forested ecosystem*. Springer-Verlag, New York. 146 pp.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418.
- Lott, E.J. 1985. *Listados florísticos de México*. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. 47 pp.
- Maass, J. M., C. Jordan and J. Sarukhán. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal of Applied Ecology* Vol 25(2):595-607.
- Maass, J. M. y F. García-Oliva. 1990. La conservación de suelos en zonas tropicales: el caso de México. *Ciencia y Desarrollo* xvi (90): 21-26.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory*. Univ. of Chicago Press, Chicago. 111 pp.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona. 951 pp.
- Martínez-Yrizar, A. 1984. *Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 100 pp.
- Martínez-Yrizar, A. and J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico. (En prensa) *Journal of Tropical Ecology*.
- Miranda, F. and Hernández X., E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- McNaughton, S.J. and M.B. Coughenour. 1981. The cybernetic nature of ecosystems. *American Naturalist* 117:985-990.

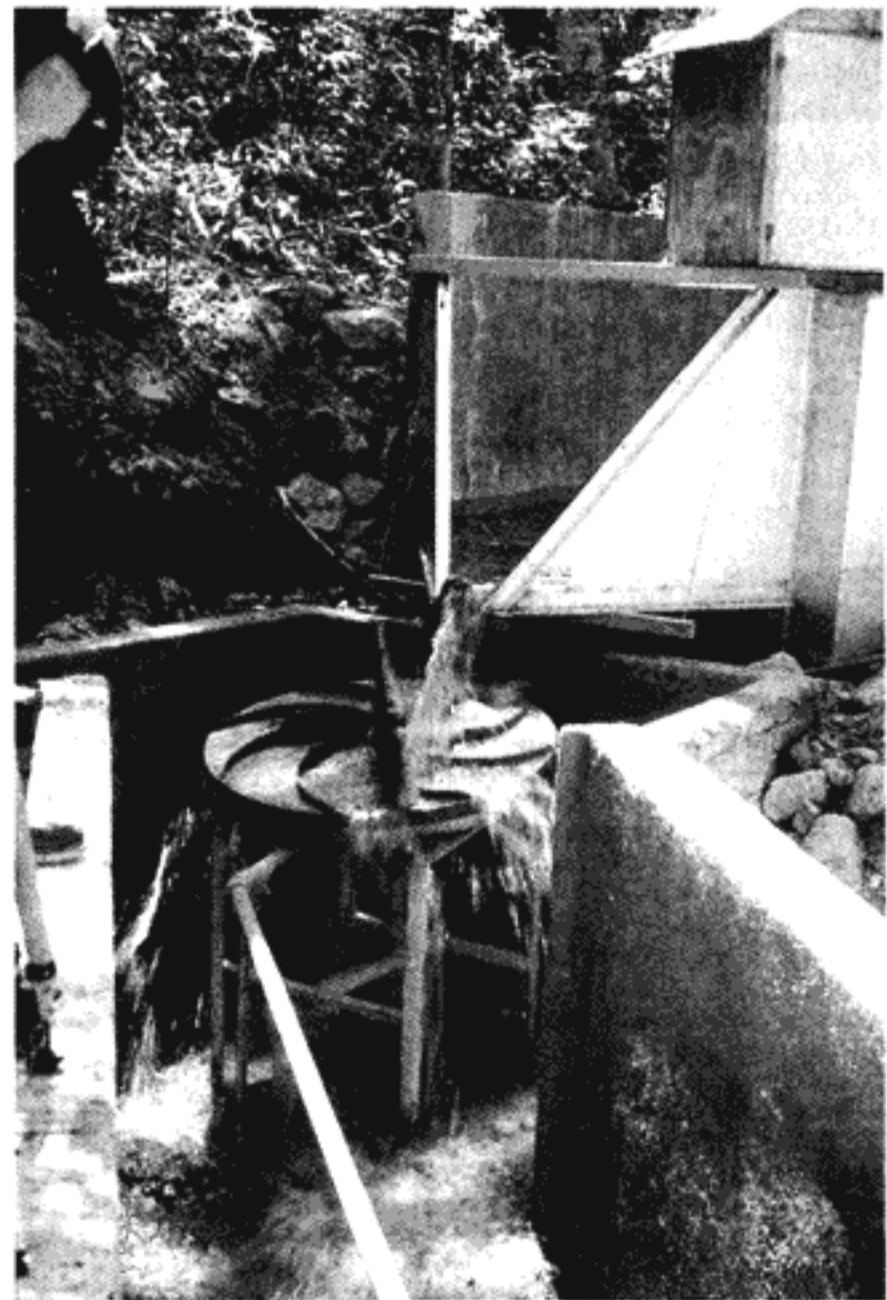


Foto: Manuel Maass.



- Mueller-Dombois, D. 1988. Community organization and ecosystem theory. *Canadian Journal of Botany* 66:2620-2625.
- O'Keefe, P. and L. Kristoferson. 1984. The uncertain energy path-energy and third world development. *Ambio* 13:168-170.
- O'Neill, R.V., D.L. DeAngelis, J.B. Waide, and Allen, T.F.H. 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton. 253 pp.
- Odum, E.P. 1983. *Basic Ecology*. Saunders College Publishing, Philadelphia. 603 pp.
- Odum, E.P. 1986. Perspective of ecosystem theory and application. In: Polunin, N. (Ed.) *Ecosystem theory and application*. Environmental Monographs and Symposia. John Wiley & Sons, New York. pp 1-11.
- Osmond, C.B., O. Björkman, and D.J. Anderson. 1980. *Physiological processes in plant ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Patiño, C. 1990. *Variación espacial y temporal de la capa de hojarasca (Mantillo) en una selva baja caducifolia en Chamela, Jal., México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 78 pp.
- Patten, B.C. 1975. Ecosystem as a co-evolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: Innis, G.S. (Ed.) *New directions in the analysis of ecological systems*. Part 1. Society for Computer Simulation. La Jolla, California. pp:1-8.
- Patten, B.C. and E.P. Odum. 1981. The cybernetic nature of ecosystems. *American Naturalist* 118:886-895.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1968. *Arboles tropicales de México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México, D.F. 413 pp.
- Pomeroy, L.R. and J.J. Alberts. 1988. *Concepts of ecosystem ecology*. Ecological Studies Vol. 67. Springer-Verlag, New York. 384 pp.
- Pomeroy, L.R., Hargrove, E.C. and J.J. Alberts. 1988. The ecosystem perspective. In: Pomeroy, L.R. and Alberts, J.J. (Eds.) *Concepts of ecosystem ecology*. Ecological Studies Vol. 67. Springer-Verlag, New York. pp 1-18.
- Remmert, H.P. 1984. And now? Ecosystem research! In: Cooley, J.H. and Golley, F.B. (Eds.) *Trends in ecological research for the 1980*. Plenum Press, New York. pp. 179-191.
- Ruehle, J.L. and D.H. Marx, 1979. Fiber, food, fuel and fungal symbionts. *Science* 206:419-422.
- Rzedowsky, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México. 432 pp.
- Sarukhán, J. y J. M. Maass. 1990. Bases ecológicas para un manejo sostenido de los ecosistemas. (En prensa). Capítulo del libro *Medio Ambiente y Desarrollo en México* (E. Leff ed.). Editorial Siglo XXI.
- Schulze, E.D. and H. Swölfer. 1987. *Potentials and limitations of ecosystem analysis*. Ecological Studies 61. Springer-Verlag, New York. 435 pp.
- Shugart, H.H. and D.L. Urban. 1988. Scale, synthesis, and ecosystems dynamics. In: Pomeroy, L.R. and Alberts, J.J. (Eds.) *Concepts of ecosystem ecology*. Ecological Studies Vol. 67. Springer-Verlag, New York. pp 279-316.
- Simberloff, D. 1982. A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. In: Saarinen, E. (Ed.) *Conceptual issues in ecology*. Reidel Publishing Co., Holland. pp 63-69.
- Strayer, D., J.S. Glitzenstein, C.G. Jones, J. Kolasa, G.E. Likens, M.J. McDonnell, G.G. Parker and Pickett, S.T.A. 1986. *Long-term ecological studies: an illustrated account of the design, operation, and importance to ecology*. Occasional Publication of the Institute of Ecosystems Studies. No. 2. 38 pp.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307.
- Vizcaino, M. 1983. *Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. Mexico, D.F. 137 pp.
- Walters, C.J. 1971. Ecología de sistemas, el método de los sistemas y los modelos matemáticos en ecología. In: Odum, E.P. (Ed.) *Ecología*. Ed. Interamericana, México. pp 306-324.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecology* 35:1-22.
- Wiegert, R.G. and D.F. Owen, 1971. Trophic structure, available resources and population density in terrestrial vs aquatic ecosystems. *Journal of Theoretical Biology* 30:69-81.
- Wiener, N. 1948. *Cybernetics*. John Wiley & Sons, New York.
- Woodwell, G.M. 1983. The blue planet: of wholes and parts and man. In: Mooney, H.A. and M. Gordon, (Eds.) *Disturbance and ecosystems*. Ecological Studies 44. Springer-Verlag, New York. pp 2-9.