



C A P Í T U L O 2

EL AMBIENTE

Rafael Chávez-López

Ángel Morán-Silva

Asela del Carmen Rodríguez-Varela

2.1 ¿QUÉ ES EL AMBIENTE?

En términos ecológicos se reconoce que el ambiente es el entorno de un organismo, que integra las cualidades de las fases físicas, químicas y biológicas, estas últimas representada por las interacciones con otros organismos, que en este escenario sobreviven e interactúan en la Naturaleza. Brower et al. (1997) lo definen como: “El conjunto total de condiciones, bióticas y abióticas que rodean e influyen desde el exterior del hábitat”.

Actualmente el uso de esta palabra no es exclusivo de la ecología, porque también se ha extendido al contexto humano, refiriéndolo a los factores que afectan nuestra calidad de vida, paradójicamente en este conflicto, la propia Humanidad es la causante de las adversidades ambientales que nos afectan.

En el contexto de este escrito referiremos al Ambiente desde el ámbito ecológico natural siguiendo los objetivos y metas de este libro, sin menospreciar la influencia antrópica en los problemas vigentes como el calentamiento global, la contaminación, la crisis de la biodiversidad, los manejos excesivos de la explotación de recursos naturales, temas que por su trascendencia obligan a tratarlos con mayor profundidad.

La ecología como una ciencia biológica no desdeña el papel de la evolución para explicar sus procesos, todo lo contrario, desde que Theodosius Dobzhansky dijo: “*Nada en biología tiene sentido, excepto a la luz de la evolución*”, es claro que la explicación de los eventos ecológicos no se puede hacer sin considerar los procesos evolutivos, esto es tan cierto para la ecología como para cualquier otra ciencia derivada de la Biología.

En el paso del tiempo terrestre, a partir del registro fósil se han logrado explicar diferentes clases de procesos por los que las diferentes especies lograron persistir en hábitats particulares y también por qué no fueron tan exitosas en otros. En las expresiones coloquiales de la evolución cuando notamos estas asociaciones entre los organismos y sus hábitats (comúnmente decimos “y con el ambiente”) aludimos a otro proceso nuclear de la biología: la adaptación.

Así referimos estos casos positivos como «el organismo X está adaptado a» y procedemos a describir el sitio (de hoy en adelante hábitat) que ocupa el organismo, describimos y medimos las variables que caracterizan ese hábitat, marcamos sus interacciones y concluimos con alguna simpleza que el organismo X presenta características y cualidades adquiridas por adaptaciones que le permiten vivir ya sea en espacios de suelo o de agua que varían naturalmente, pero generalmente (aquí la investigación genética ya está haciendo avances fabulosos) no abundamos sobre cómo se adquirieron esas características adaptativas para que “X” haya perdurado en el espacio y el tiempo hasta nuestros días.

Entonces la palabra “adaptación” implica que organismos se adaptan a sus entornos actuales, esta explicación sugiere ‘diseño’ o incluso ‘predicción’. Pero es preciso señalar que los organismos no han sido diseñados o adaptados para el presente: su ocurrencia actual se ha moldeado por las cualidades ambientales de sus entornos naturales del pasado y los procesos selectivos. Sus características reflejan los éxitos y fracasos de sus antepasados, por eso nos demuestran ser aptos (también capaces o eficaces) para ocupar los hábitats que colonizan, porque inferimos que estos hábitats actuales tienden a ser similares a los que su especie ha ocupado en el pasado.

Es evidente que en cualquier hábitat algunos individuos de diferentes especies sobreviven y se reproducen dejando más descendencia que otros. Asumimos que suceden cambios temporales en las características hereditarias de una población de una generación a otra generación, aún en fases de tiempo cortas (meses, años), observamos la acción de la evolución natural mediante la selección, pero en este contexto la Naturaleza no es un agente activo, más bien establece escenarios (hábitats) configurados por las combinaciones físicas, químicas y biológicas y su extensión en el espacio y en el tiempo, en los que la trama evolutiva se hace presente e influye sobre los organismos; esta es la base en la que asentamos la ocurrencia de los procesos ecológicos tal como los vemos en nuestra actualidad, es decir, la “ecología” de una especie (más bien de una población) son resultados de procesos naturales que han venido sucediendo en escalas de tiempo mucho más amplias.

Entonces la Ecología como la ciencia biológica encargada del estudio científico de las interacciones que determinan la distribución y abundancia de los organismos, tiene como uno de sus fundamentos investigativos el indagar las interacciones entre organismos y los factores del entorno ambiental, como ya se mencionó las de tipo biológico corresponde a las interacciones entre los organismos, por ejemplo las interacciones depredador-presa o de competencia que ocurren entre diferentes especies; al integrar estos alcances, logramos sin mucho problema comprender la distribución, es decir, dónde se encuentran los organismos y la abundancia, entendida como la cantidad de organismos viven en un lugar determinado.

El conocimiento que tenemos sobre la distribución y abundancia de muchas especies nos permite reconocerlas en diferentes patrones de distribución geográfica (espacio) y con diferentes números de individuos (abundancia).

Por ejemplo, el jaguar (*Panthera onca*) se distribuye a lo largo de las vertientes del occidente y oriente de México hasta Sudamérica (De la Torre et al. 2018), pero es raro o ausente hacia el centro y norte de nuestro país (Fig 2.1).



Fig. 2.1 Distribución del jaguar *Panthera onca* en México. Tomado de Ceballos et al. (2016).

En la figura se aprecia que la distribución del jaguar se mantiene en corredores bien definidos en nuestro país, que se asocian a tipos de vegetación como selvas altas, selvas medianas, selvas bajas y humedales, que a su vez también tienen patrones propios de distribución a los que seguramente se asocia este felino.

¿Qué explica este patrón de distribución de los jaguares? Se sabe que esta especie es más abundante hacia el sur del país, ¿por qué esta especie es menos abundante hacia los bordes norteños de su área de distribución geográfica? ¿Qué limita la extensión de su área de distribución? ¿En algún momento cambiará la distribución del jaguar en el país? Si agregamos procesos antrópicos ¿el cambio climático afectará su distribución a medida que el clima se calienta? Estos son ejemplos de las preguntas que los ecólogos intentan responder sobre la distribución y la abundancia de las poblaciones de organismos en relación a la influencia de los factores del ambiente que configuran los hábitats que ocupa.

2.2 Factores del Ambiente

Para lograr la comprensión de la distribución y abundancia de una especie es necesario reconocer cuáles son los factores del ambiente que participan en su historia natural y cuya influencia se refleja en su capacidad de sobrevivencia y reproducción que tratamos de explicar mediante las tasas de natalidad, mortalidad y migración, para esto es importante identificar cuáles son los recursos que utilizan los organismos y si estos son necesarios o no para su existencia.

2.2.1 Recursos

Tilman (1982) propuso que todas las cosas consumidas por un organismo son recursos, pero no significa sólo su consumo, por ejemplo, los organismos que ocupan espacios para madrigueras o escondites no consumen esos agujeros, más bien cuando esos espacios son utilizados ya no están disponible para otros organismos, a diferencia de consumir o asimilar un átomo de nitrógeno, un sorbo de néctar o un bocado algún alimento que al captarlo ya no está disponible para otros consumidores disminuyendo su disponibilidad y reduciendo su oferta. Con estas analogías, se muestra que los recursos son elementos del ambiente requeridos por un organismo y por su uso, su disponibilidad y cantidades disminuyen debido a la actividad de los propios organismos.

RECURSOS ESENCIALES

Se dice que un recurso es esencial cuando no puede ser sustituido por otro en los requerimientos de un organismo, por ejemplo, un recurso que influye en la sobrevivencia y crecimiento de los organismos, la cantidad disponible de este recurso esencial define un máximo tasa de crecimiento posible, independientemente de la cantidad de otro recurso, que aunque sea consumido provoca una tasa de crecimiento menor. Esto se ejemplifica con el nitrógeno y el potasio como recursos fundamentales en el crecimiento de las plantas verdes, otro caso son los hospederos obligados para que continúe la vida de un parásito o de un patógeno.

OTRAS CATEGORÍAS DE RECURSOS

Se dice que dos recursos son sustituibles cuando cualquiera de ellos puede reemplazar completamente al otro. Esto será cierto para las semillas de trigo o cebada en la dieta de un pollo de corral, o para una cebra o una gacela en la dieta de un león, son tendencias comunes de los consumidores heterótrofos los cambios dietéticos de acuerdo a la disponibilidad de los alimentos.

Los recursos sustituibles son complementarios cuando una especie utiliza al menos dos recursos que son más benéficos cuando se toman juntos que cuando se consumen por separado. Un buen ejemplo en la dieta humana es el consumo combinado frijoles y arroz, los frijoles son ricos en lisina, un aminoácido esencial poco representado en el arroz, mientras que el arroz es rico en aminoácidos que contienen azufre que no están presentes en los frijoles.

Finalmente, también se identifican recursos que pueden ser inhibidores, estos son recursos esenciales pero que se vuelven dañinos cuando esta en exceso. El CO_2 , agua y nutrientes minerales como el hierro son todos necesarios para la fotosíntesis, pero cada uno es letal cuando actúa en exceso. Del mismo modo, la energía lumínica estimula el aumento de las tasas de crecimiento en las plantas en un intervalo amplio de intensidades, pero puede inhibir el crecimiento a temperaturas muy altas intensidades.

FACTORES REGULADORES = CONDICIONES AMBIENTALES

Una condición es un factor abiótico del ambiente que influye de manera determinante en el funcionamiento fisiológico de los organismos, es decir, participa regulando procesos internos de los organismos. Con base en esta definición, de manera intuitiva reconocemos como ejemplos a la temperatura, la humedad relativa, el pH, la salinidad, la concentración de nutrientes y de contaminantes; las condiciones del ambiente pueden modificarse por la presencia de otros organismos, por ejemplo, bajo un dosel vegetal cambian factores abióticos como temperatura, humedad y pH del suelo. Una diferencia sustancial respecto a los recursos es que las condiciones o factores reguladores no son consumibles por los organismos.

Con los niveles de algunas condiciones es posible establecer una concentración óptima a la que un organismo se desempeña mejor, pero también suceden niveles o concentraciones que causan disminuciones fisiológicas y algunas extremas que ocasionan la muerte (Fig. 2.2).

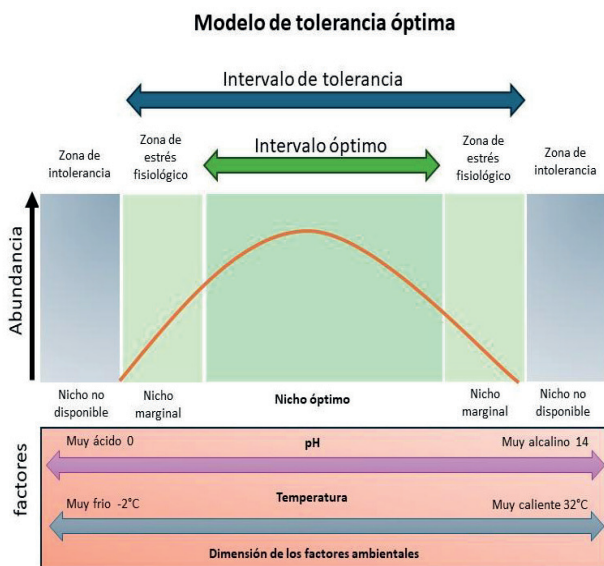


Fig. 2.2. Modelo de tolerancia óptima, muestra la abundancia de una especie hipotética que alcanza su mayor abundancia a valores intermedios de dos condiciones ambientales: la temperatura y el pH; en ambos casos los aumentos de estos factores llevan a la especie hacia la disminución fisiológico y de seguir aumentando y disminuyendo a la desaparición de los organismos.

Intentando una definición de qué significa funcionar “mejor”, implica que los organismos en cuestión persisten bajo condiciones óptimas a las cuales producen más descendientes (son más aptos), considerando que pueden presentar variaciones entre diferentes generaciones.

También se puede establecer el efecto de las condiciones en algún proceso como la actividad de una enzima, la tasa de respiración de un tejido, la tasa de crecimiento de los individuos o su tasa de reproducción. Es recomendable no considerar modelos generales de respuesta porque los organismos generalmente pueden sobrevivir en una gama más amplia de condiciones que les permiten crecer o reproducirse y la variación de las condiciones ambientales tiene efectos diferentes sobre los organismos.

Un modelo generalizado de respuesta se muestra en la Figura 2.2, que es apropiada para condiciones como la temperatura y el pH, en este modelo se observa un continuo desde un nivel adverso o letal (p. ej. congelación o condiciones muy ácidas), pasando a través de niveles favorables que se manifiestan en la mayor sobrevivencia y gran abundancia de la especie para luego llegar al otro extremo de niveles adversos o letales (daño por calor o alcalinidad).

Sin embargo, hay condiciones ambientales que no se describen con el modelo de curva óptima, por ejemplo, la mayoría de las toxinas, emisiones radiactivas y productos químicos contaminantes, porque una intensidad o concentración de bajo nivel de la condición no tienen un efecto detectable, pero cuando aumentan generan daños a diferentes niveles y con aumentos adicionales son letales.

También hay otras forma de respuesta a condiciones que son tóxicas a concentraciones altas, pero paradójicamente son esenciales para el crecimiento de los organismos a niveles bajos, como sucede con el cloruro de sodio, que es un recurso esencial para los animales, pero es letal a concentraciones altas, otro caso son los elementos que son micronutrientes esenciales en el crecimiento de plantas y animales como el cobre, zinc, manganeso, que también son tóxicos y letales a concentraciones más altas, actualmente las causas de estas concentraciones anómalas en la Naturaleza se explican por procesos de contaminación.

FACTORES LIMITANTES

Los factores limitantes son las condiciones ambientales que restringen la sobrevivencia y, por tanto, la abundancia o la distribución de un organismo o de una población. Estos factores pueden ser bióticos, como la disponibilidad de alimentos y la depredación, o abióticos, como la temperatura, el suministro de agua y la luz solar.

En general, estos factores influyen directamente la abundancia de una población en un hábitat, su acción se refleja en la determinación de la capacidad de carga, que es el tamaño máximo que puede alcanzar una población en un hábitat.

En detalle, los factores limitantes se reflejan en el crecimiento limitado de las poblaciones, partiendo del hecho que las poblaciones de plantas y animales vistos como sistemas biológicos requieren de una variedad de factores como recursos esenciales, si alguno de estos factores cae por debajo de su nivel necesario, se convierte en el “factor limitante” que restringe el rendimiento de todo el sistema biológico, sin importar cuán abundantes sean los otros factores esenciales.

Algunos ejemplos de factores limitantes son bióticos, como las presas que son alimento, las parejas y la competencia con otros organismos. Otros son abióticos, como el espacio, la temperatura, la altitud y la cantidad de luz solar disponible en un hábitat.

Los factores limitantes generalmente se expresan como la ausencia o exceso de un recurso o condición en particular. Por ejemplo, si no hay suficientes animales de presa en un bosque para alimentar a una gran población de depredadores, entonces el alimento se convierte en un factor limitante, del mismo modo, si no hay suficiente espacio en un estanque para una gran cantidad de peces, entonces el espacio se convierte en un factor limitante. Puede haber muchos factores limitantes diferentes en un solo hábitat, y los mismos factores limitantes pueden afectar las poblaciones de especies de plantas y animales.

Los factores limitantes fueron teorizados por la Ley del Mínimo propuesta por Justus von Liebig por 1873, quien estableció que “el crecimiento (de una población) no es controlado por los recursos totales disponibles en el hábitat, sino por el recurso más escaso o ausente” (Fig. 2.3).

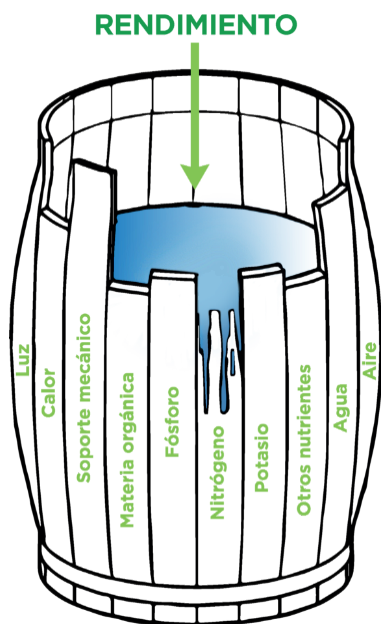


Fig. 2.3 La Metáfora del barril.

Trasladando la definición a un ejemplo visual, no hay mejor forma de comprenderla que con un barril hecho de tablas de madera.

En el barril cada tabla representa a un elemento químico, la tabla más corta representa al nitrógeno (N), que, al ser el nutriente más escaso, limita el crecimiento de una población, representado por el nivel del agua que en este caso ya no aumenta.

La Ley del Mínimo también establece que el exceso de cualquier otro nutriente no puede compensar la deficiencia del nutriente limitante.

En esta analogía visual, aunque hubiese cantidades disponibles de otros nutrientes ya no incrementará el tamaño de la población, porque ninguno compensa la deficiencia de nitrógeno (N).

Para el análisis de los factores limitantes es necesario considerar que estos, como otros factores, son dinámicos, sus niveles y presencia pueden cambiar con el tiempo, esto puede repercutir en fluctuaciones de la abundancia poblacional.

Es importante considerar que también ocurren factores limitantes que son dependientes de la densidad de la propia población, esto es, sus efectos son más notables cuando la abundancia de la población aumenta, con repercusiones negativas un ejemplo es la competencia por los recursos y la propagación de enfermedades que son más intensas cuando hay mayor número de individuos en la población, ejemplos con resultados positivos de denso-dependencia suceden cuando con tamaños poblacionales en aumento también producen beneficios por interacciones positivas como sucede poblaciones de mutualistas polinizadores.

Tampoco se debe descartar que los factores limitantes pueden interactuar sinérgicamente entre sí; por ejemplo, la disminución en la disponibilidad del agua se puede reducir la producción de alimentos, afectando más la sobrevivencia de la población, en contraste, también el agua puede transportar sustancias tóxicas y otros contaminantes e integrarse a recursos que son necesarios para los organismos y su efecto aumenta el efecto limitante sobre la población.

Comprender la influencia de los factores limitantes es esencial para el manejo de la vida silvestre y los esfuerzos de conservación para la sostenibilidad de las poblaciones y las comunidades ecológicamente saludables.

De los factores físicos y químicos del ambiente retomaremos los que ejemplifican mejor su efecto sobre los organismos, como las respuestas a la temperatura, la disponibilidad de agua, de nutrientes, el pH, que por sí mismos son los de mayor influencia sobre los organismos y permiten hacer generalizaciones relevantes.

2.2.2 Factores ambientales trascendentes. Temperatura

La temperatura es uno de los factores ambientales más importantes en la distribución y abundancia de los organismos por su efecto en los procesos fisiológicos de los organismos, las poblaciones y las comunidades, y por la incapacidad de la mayoría de los organismos para regular su temperatura interna.

Muchos organismos mantienen una temperatura corporal que difiere poco de su entorno, mientras otros como los helmintos endoparásitos, los micelios fúngicos en el suelo y los invertebrados sésiles en el mar adquieren la temperatura del medio en el que viven. Contrastan los organismos terrestres expuestos al sol y al aire, porque pueden adquirir calor directamente al absorber la radiación solar o se pueden enfriar por el calor latente de la evaporación del agua.

Estos intercambios no son un mero evento físico, pues los organismos presentan rasgos morfológicos para procurar que las temperaturas corporales sean más altas o menores que las temperaturas ambientales. Por ejemplo, las hojas brillantes o plateadas de muchas plantas del desierto reflejan la radiación solar que podrían calentar en exceso los tejidos foliares. Los organismos que pueden moverse tienen mayor control sobre su temperatura corporal porque pueden buscar sitios más cálidos o más fríos, como cuando una lagartija se calienta tomando el sol sobre una roca irradiada por el sol o escapa del calentamiento encontrando áreas con sombra.

Entre los insectos hay ejemplos de cómo aumentan la temperatura corporal mediante un trabajo muscular controlado, como cuando los abejorros aumentan su temperatura corporal mediante temblores de sus músculos de vuelo. Insectos sociales como las abejas y las termitas pueden combinarse colectivamente para controlar la temperatura de sus colonias con precisión termostática notable. Incluso

algunas plantas como *Phyllodendrum* usan su calor metabólico para mantener una temperatura relativamente constante en sus flores; los mejores ejemplos los aportan las aves y los mamíferos que utilizan el calor metabólico casi todo el tiempo para mantener la temperatura corporal constante. Una distinción importante, por lo tanto, es entre los *endotermos* que regulan su temperatura mediante la producción de calor dentro de sus propios cuerpos y los *ectotermos* que dependen de fuentes externas de calor como los anfibios y reptiles.

En otra categoría, los *homeotermos* mantienen su temperatura en un intervalo estrecho, mientras que la temperatura corporal de los *heterotermos* varía ampliamente con las condiciones ambientales.

Estas clasificaciones no son rígidas y tienen excepciones, por ejemplo durante el invierno la temperatura corporal de los mamíferos que hibernan desciende a medida que su metabolismo se ralentiza, entonces son heterotermos en el período de transición durante el otoño y el invierno, luego del invierno a la primavera en la medida que su temperatura corporal se aproxima a la temperatura ambiente; en contraste, los peces de aguas profundas se comportan como homeotermos, porque la temperatura del agua, y la de su cuerpo, prácticamente son constantes.

Los individuos responden a la temperatura siguiendo un modelo de curva óptima mostrado en la sección anterior, con un intervalo óptimo funcional hacia el centro de la curva, en estas temperaturas los procesos fisiológicos alcanzan su mayor desempeño, esta función se deteriora gradualmente conforme la temperatura alcanza sus extremos mínimo y máximo, indicando cambios en la efectividad metabólica; un modelo conocido que explica este proceso es la llamada regla "Q10", que ejemplifica los cambios en la efectividad metabólica. Se explica así: para cada aumento de temperatura de 10 °C, la tasa de actividad enzimática se duplica, el aumento se produce porque el aumento de la temperatura estimula la velocidad del movimiento molecular y acelera las reacciones químicas.

Mundim et al. (2020) proponen la existencia de procesos biológicos que confirman esta regla y que son dependientes de la temperatura como la descomposición del carbono orgánico del suelo, el metabolismo del zooplancton en el océano Ártico, los procesos fisiológicos de los sistemas respiratorio y cardiovascular, la tasa de consumo de oxígeno en las mitocondrias del pez euritermo *Fundulus heteroclitus* y la respiración foliar.

Entonces es necesario hablar sobre la termorregulación, particularmente en los animales se han detectado diferentes procesos fisiológicos para sobrevivir en temperaturas frías; por ejemplo, cambiando su conducta acurrucándose sobre sí mismos para reducir la superficie corporal expuesta y guardar calor; los pingüinos se hacinan para compartir y conservar su calor corporal. Otros más conocidos como los osos, hibernan, pasando el invierno en un sueño profundo en una madriguera aislada donde su pulso, la velocidad de respiración y la temperatura corporal se reducen.

Morfológicamente se han encontrado patrones relacionados a cambios en el tamaño corporal de los animales y longitud de las extremidades en diferentes áreas geográficas a diferentes regímenes de temperatura. En 1847, Carl Bergmann señaló que, entre los mamíferos o aves estrechamente relacionados, las especies más grandes se distribuyen en latitudes más altas y más frías, esto se conoce como la regla de Bergmann, que propone que los individuos con mayor masa tienen una menor relación superficie/volumen que les ayuda a conservar el calor, por ejemplo, en los osos polares que es la especie más grande de los osos conocidos (Fig. 2.4), otra explicación indica que esta regla como la tendencia en el aumento de la masa corporal promedio de poblaciones animales que se incrementa con la latitud de los hábitats que ocupan. Esta tendencia también se ha mostrado en alces, salamandras, tortugas, helmintos y aves, en las que también se manifestó en el tamaño del pico y la longitud del tarso (Frohlich et al. 2023).

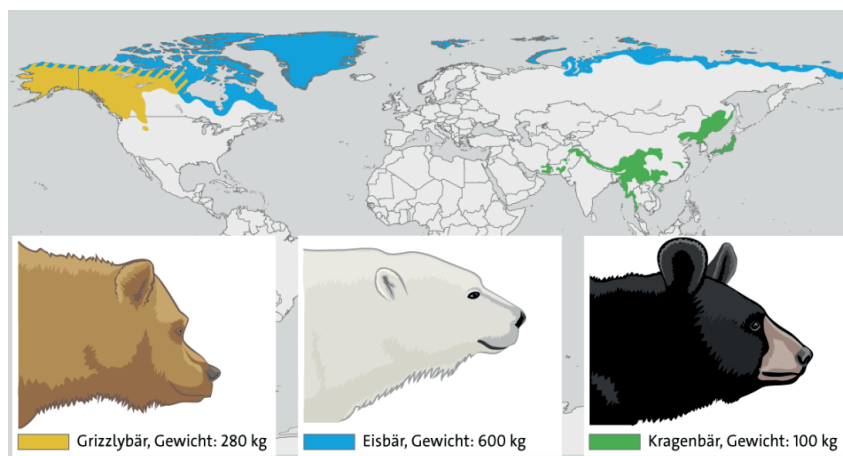


Fig. 2.4. Distribución de tres especies de osos en el hemisferio norte, izquierda el oso grizzly *Ursus arctos horribilis*, en medio oso polar *Ursus maritimus*, derecha oso negro asiático *Ursus thibetanus*, en el contraste el oso polar es la especie más pesada. (Tomado de Markus Ruchter Illustration).

Otro patrón relacionado con la adaptación a la temperatura fría fue propuesto por J. C. Allen en 1878. La regla de Allen establece que, entre vertebrados endotérmicos estrechamente emparentados, los que viven en ambientes más fríos tienden a tener apéndices más cortos que aquellos que viven en ambientes más cálidos. Un ejemplo clásico es el tamaño de las orejas de liebres y zorros.

Las especies en ambientes árticos más fríos tienen orejas más cortas que los de ambientes desérticos templados o cálidos (Fig. 2.5). La explicación se relaciona a la superficie corporal de los organismos, porque se asume que conforme esta superficie sea mayor, también será más alta la pérdida de calor, de forma opuesta, la exposición de mayor superficie corporal en climas más cálidos les permite a los organismos mayor capacidad de termorregulación.

Liebres



Lepus arcticus



Lepus americanus



Lepus californicus



Lepus alleni

Zorros



Alopex lagopus



Vulpes ferrilata



Vulpes macrotis



Otocyon megalotis

Fig 2.5. Regla de Allen. Las especies de liebres y zorros que habitan en el desierto como la liebre antílope, *Lepus alleni*, la liebre de California *L. californicus* y los zorros como *O. megalotis* y *V. macrotis*, tienen apéndices como las orejas y las extremidades más grandes que las especies que colonizan en climas árticos.

Otra evidencia de la defensa de los organismos a las temperaturas bajas se ha encontrado en mamíferos que habitan en el Ártico, incluidos los osos polares y focas, tienen múltiples capas de grasa y mayor densidad de pelaje para mantenerse calientes. Las aves árticas a menudo tienen capas gruesas de plumas, y al urogallo *Lagopus lagopus* le crecen plumas en las plantas de las patas. En una tormenta de nieve, estas aves a veces se sumergen en la ventisca porque para ellas la nieve actúa como buen aislante al frío. El buey almizclero ártico, *Ovibos moschatus*, tiene dos capas de pelaje protector; una capa externa de pelos largos que los protegen del viento, la lluvia y la nieve y una capa interna, que los mantienen calientes incluso a -40°C .

En muchos endotermos, los escalofríos ocurren en condiciones de frío intenso, el cuerpo sufre contracciones musculares rápidas sin ninguna locomoción y la energía liberada por los músculos que se contraen se utiliza para producir calor interno. Muchas aves que habitan zonas con climas fríos invernales tiemblan repetidamente, las abejas árticas temblando pueden elevar la temperatura de su cuerpo hasta 15°C .

Muchos pequeños mamíferos de climas fríos, como murciélagos o roedores en hibernación, poseen grasa que produce calor. Cuando la temperatura corporal disminuye, las células grasas marrones aumentan su tasa metabólica y por lo tanto la producción de calor.

Otras adaptaciones fisiológicas conocidas en insectos y algunos anfibios es que en temperaturas frías liberan grandes cantidades de glucosa al torrente sanguíneo, lo que disminuye el punto de congelación, en otras especies de invertebrados este superenfriamiento implica la síntesis de glucoproteínas que les permiten soportar temperaturas tan bajas como -18°C .

La temperatura también actúa a escalas geográficas más extensas, por ejemplo, los organismos que forman los arrecifes de coral secretan una concha de carbonato de calcio, al igual que otros organismos marinos este proceso metabólico es más rápido en temperaturas propias de los trópicos, así se explica que los arrecifes coralinos están presentes y son abundantes sólo en aguas cálidas que corresponden a la superficie ubicada entre las isoterma de 20°C para el mes más frío del año que se forman por encima y por debajo del Ecuador (Fig. 2.6).

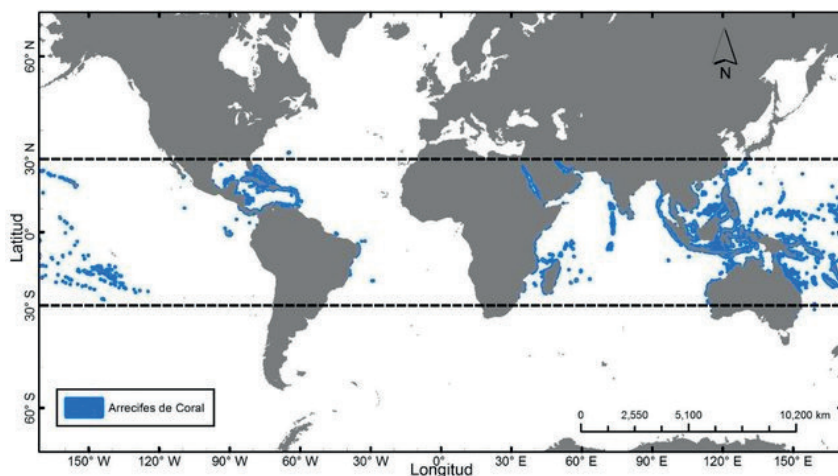


Fig. 2.6. Distribución mundial de los arrecifes coralinos, relacionada a las isothermas de 20°C.

2.2.3 Agua

El agua es un recurso ambiental vital para las formas de vida terrestres, a nivel de poblaciones y comunidades tiene un efecto importante en la abundancia de organismos. Para empezar, constituye del 85 al 90% del citoplasma celular, desde el nivel bioquímico, en el medio celular realiza funciones cruciales, actúa como disolvente para todo tipo de reacciones químicas intracelulares hasta procesos estratégicos para cualquier organismo como la eliminación de los desechos.

En las plantas, el contenido de agua depende de la ósmosis y la presión de turgencia, en este punto destaca la importancia de las membranas celulares para permitir el paso y movimiento del agua y las diversas sustancias que contiene y para equilibrar las concentraciones de solutos ya sea por procesos pasivos o activos.

Las plantas muestran una gran variedad de estrategias para persistir en condiciones cambiantes de disponibilidad de agua, esto indica que este recurso no está en la misma cantidad y disponibilidad para todos los organismos, esta diferencia es más evidente en los organismos terrestres.

Primero, muchas plantas se someten a ajustes osmóticos, la compensación metabólica en situaciones de disponibilidad baja de agua se mitiga con el incremento en la síntesis del aminoácido prolina o de azúcares como la glucosa y la fructosa aumentando la concentración de solutos y atrayendo agua a las células. Además, los azúcares se unen a los fosfolípidos, lo que ayuda a estabilizar las membranas celulares, evitando que se dañen en tiempos de sequía.

Algunas plantas de hábitats áridos cierran sus estomas durante el día y los abren por la noche cuando hace más frío, lo que permite que el dióxido de carbono ingrese a las hojas sin demasiada pérdida de agua. La defoliación o abscisión foliar es otra estrategia, las plantas bajo estrés hídrico también pueden dejar caer sus hojas, la pérdida de tejido foliar reduce la cantidad de masa radicular necesaria para suministrar agua en condiciones áridas. Por ejemplo, en los desiertos de América del Norte, el ocotillo, *Fouquieria splendens*, produce hojas después de las lluvias, pero las libera cuando se seca. Este proceso puede ocurrir hasta seis veces al año (Fig. 2.7).



Fig. 2.7. Follaje de *Fouquieria splendens* en condiciones de disponibilidad de agua y estrés hídrico cuando se defolia como una respuesta a la carencia de agua (Fotos: https://es.wikipedia.org/wiki/Fouquieria_splendens; <https://enciclovida.mx/especies/164178-fouquieria-splendens>).

En el extremo, las plantas acuáticas demuestran patrones de distribución limitados por el agua disponible, como lo indica su forma de vida, estas crecen mejor en corrientes de agua dulce, por lo tanto, se encuentran predominantemente en cuerpos de agua lénticos como arroyos, estanques y pantanos (Fig. 2.8).



Fig. 2.8. Ejemplos de plantas acuáticas: Lirio acuático *Eichhornia crassipes*, lechuga de agua *Pistia stratiotes*, helecho de agua *Salvinia natans* y pápiro *Cyperus papyrus* (Fuentes: <https://mygardenlife.com/plant-library/water-hyacinth-pontederia-crassipes>; <https://www.floresyplantas.net/pistia-stratiotes>, https://wastemagazine.es/salvinianatans.htm#google_vignette).

Por el contrario, las plantas costeras que crecen en las dunas de arena consumen muy poca agua. Sus raíces penetran profundamente en la arena para extraer la humedad. En climas fríos, el agua puede estar presente pero encerrada en el permafrost, suelos siempre congelados, por lo tanto, sin agua disponible para las plantas, esto explica en parte porque los árboles de hoja caduca dejan caer sus hojas durante el otoño porque en el suelo invernal congelado, las raíces no pueden absorber suficiente agua para mantener hidratadas a las hojas, así los árboles alpinos pueden verse afectados por sequías provocadas en este caso por heladas.

Las células animales carecen de paredes celulares y no experimentan presión de turgencia, pero los animales pierden agua como consecuencia de la respiración metabólica o por la eliminación de desechos. Las proteínas y las moléculas de ARN existen durante períodos de tiempo finitos y se degradan en componentes más pequeños para ser excretados. Como subproductos se generan desechos nitrogenados que son tóxicos en altas concentraciones y deben eliminarse, estos generalmente se

presentan en tres formas: amonio (NH_4), que corresponde a procesos de excreción amonotéticos propios de organismos acuáticos que liberan esta forma nitrogenada directamente al agua repetidamente, en algunos caracoles y crustáceos terrestres pueden excretar el amonio en forma gaseosa, lo que reduce la necesidad de agua.

Otros organismos como los mamíferos y la mayoría de los anfibios, convierten el amonio en urea ($\text{CH}_4\text{N}_2\text{O}$) (ureotéticos), que es menos tóxica y se puede almacenar en las vejigas urinarias y se excreta como orina, esto reduce la necesidad de agua para una excreción constante. Sin embargo, la producción de urea requiere gasto de energía.

La tercera forma es el ácido úrico ($\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$), producido por aves y reptiles, llamados uricotéticos, convierten el amoníaco a este ácido que es menos soluble y menos tóxico, que se excreta como una pasta para minimizar la pérdida de agua. (Fig 2.9).

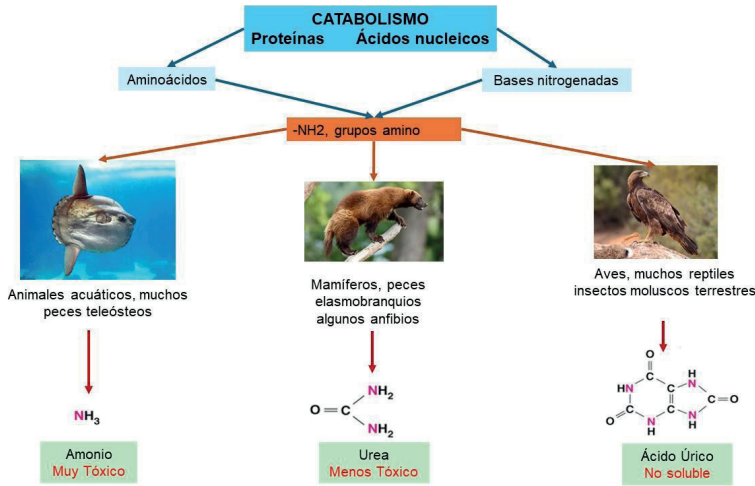


Fig. 2.9. Diferentes mecanismos de excreción de desechos metabólicos nitrogenados en animales.

Las aves, los insectos y la mayoría de los reptiles producen ácido úrico o compuestos nitrogenados llamados purinas. Estos compuestos también son menos tóxicos que el amoníaco, pero energéticamente su producción es más costosa. No son muy solubles en agua y se excretan con sales y otros productos de desecho en una pasta semilíquida, que permite conservar más el agua. Algunas aves, como los buitres y las cigüeñas, excretan orina en sus patas, refrescándose por evaporación. Este comportamiento se denomina **urohidrosis** (Fig. 2.10).

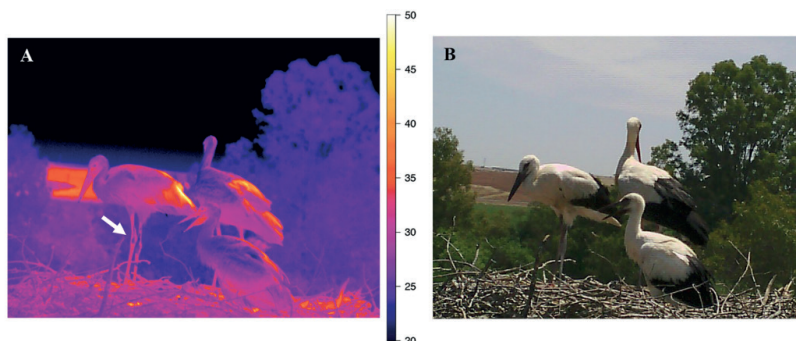


Fig. 2. 10. (A) Imagen térmica infrarroja que muestra el efecto de enfriamiento de la urohidrosis en la cigüeña *Ciconia ciconia* en el pollo de la izquierda. El área cubierta por excrementos (indicada por una flecha blanca) muestra un color más oscuro (temperatura superficial más baja) que la piel desnuda circundante. (B) Imagen visible que ilustra las marcas blanquecinas producidas por la urohidrosis en las patas del polluelo de la izquierda.

Crédito de la foto: Julián Cabello-Vergel (Tomado de Cabello-Vergel et al. 2023).

Mantener el equilibrio hídrico es un desafío clave para la evolución y persistencia de los organismos terrestres en los hábitats que ocupan. La deshidratación puede tener consecuencias graves e inmediatas, que incluyen la disminución del crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia.

Las diversas adaptaciones para enfrentar este desafío han provocado el desarrollo de métodos para medir los flujos de agua dentro y fuera de los organismos, generando presupuestos de agua animal. Los ecólogos utilizan estos enfoques para cuantificar los efectos de las adaptaciones y el clima en el equilibrio hídrico que no solo implica respuestas ante el estrés hídrico, también permite la pregunta ¿cómo altera la variación en el equilibrio hídrico de los animales las interacciones tróficas entre especies y cómo influye en las redes alimenticias? En la Figura 2.11, se plantea un modelo que incluye las variables ambientales que se deben considerar para responder esta interrogante con base en las entradas de agua al organismo y las salidas por excreción, regulación térmica o evapotranspiración (McCluney 2017).

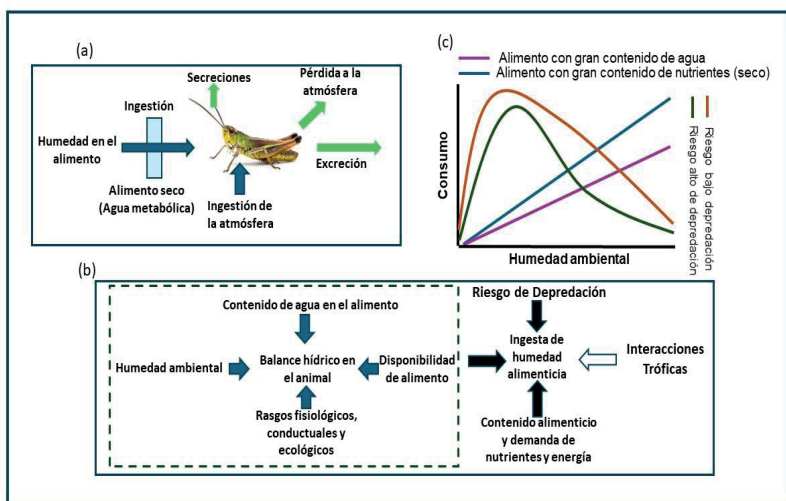


Fig 2.11. **(a)** Modelo de presupuesto hídrico típico para un animal (ejemplo, un grillo), que muestra flujos dentro y fuera del animal. **(b)** Vías hipotéticas que median los efectos del equilibrio hídrico animal en las redes alimentarias. **(c)** Tasas previstas generalizadas de consumo de alimentos (secos) cargados de agua y ricos en nutrientes con humedad ambiental variable y riesgo de depredación.

En este modelo, si los flujos al exterior exceden las entradas, puede producirse deshidratación, con consecuencias negativas potencialmente letales para el animal. Múltiples factores interactúan para influir en el equilibrio hídrico y luego en el equilibrio hídrico, combinados con el riesgo de depredación y la demanda de energía y nutrientes y el contenido de alimentos interactúan para influir en el consumo de alimentos húmedos, alterando las interacciones tróficas cuando los alimentos húmedos están vivos.

Con una humedad del suelo extremadamente baja, el consumo de alimentos es bajo debido a la actividad limitada de los animales. Con una mayor disponibilidad de humedad, el consumo de alimentos húmedos aumenta rápidamente para ayudar a cumplir los requisitos de equilibrio hídrico, pero luego disminuye en la medida que la humedad ambiental se vuelve suficiente para satisfacer la demanda de agua y los animales cambian a un consumo de alimentos con mayor contenido de nutrientes. El consumo de ambos tipos de alimentos disminuye al aumentar el riesgo de depredación.

Entonces la disponibilidad de agua afecta directamente la disponibilidad de biomasa autótrofa para consumidores herbívoros y para ambos su abundancia y distribución. Con esto se demuestra la dependencia de la mayoría de los animales a las plantas cuando estas son su alimento principal, por lo que su distribución de los herbívoros está directamente relacionada con las de sus fuentes de alimento. Este fenómeno se ha demostrado con varias especies de herbívoros de diferentes tallas corporales registradas en 85 parques africanos, Han et al. (2002) encontraron relaciones positivas entre la humedad disponible de agua, la disponibilidad de nutrientes, con el aumento de la frecuencia y la masa corporal promedio de mamíferos herbívoros (Fig 2.12).

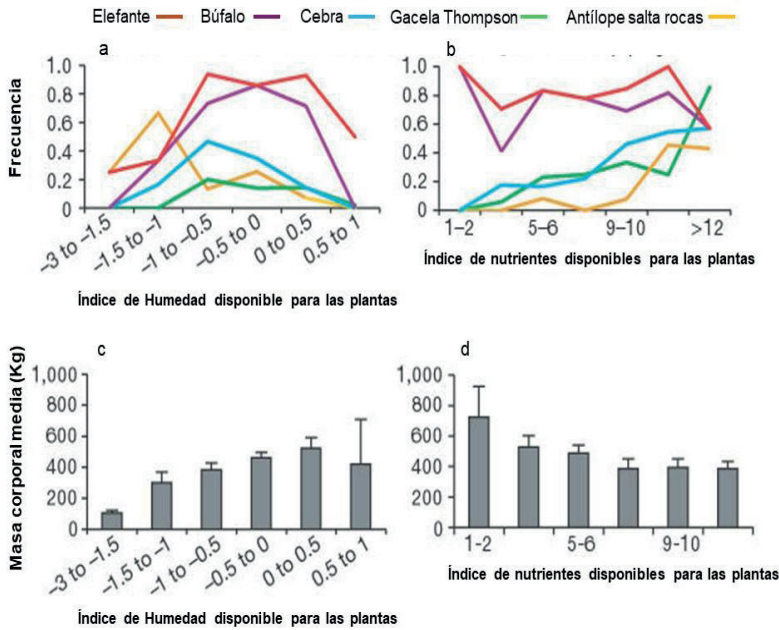


Fig. 2.12 a, b. Frecuencia de aparición de cinco especies de herbívoros de diferentes tamaños (antilope saltarocas *Oreotragus oreotragus*; la gacela de Thomson, *Gazella thomsoni*; cebra de Burchell, *Hippotigris quagga*; búfalo del Cabo, *Syncerus caffer*; elefante, *Loxodonta africana*) en 85 parques africanos con diferentes intervalos de índices de humedad disponible para las plantas (a) y nutrientes disponibles para las plantas (b). c, d, Masa corporal (media $\pm$ desviación estándar) de todas las especies presentes en diferentes intervalos de índices de humedad disponible para las plantas (c) y nutrientes disponibles para las plantas (d); índice de humedad disponible para las plantas de acuerdo a Han et al. (2002), e índice de nutrientes disponibles para las plantas de acuerdo a Alcamo et al. (1994).

Esta relación no solo se manifiesta a nivel poblacional, los ecosistemas vegetales presentan una distribución global relacionada con los niveles de precipitación pluvial y el agua disponible, Verbesselt et al. (2016) demostraron que en las zonas tropicales, los ecosistemas vegetales que reciben mayor precipitación media anual, además de presentar mayor riqueza de especies y biomasa autótrofa son más capaces de resistir perturbaciones ambientales naturales y antrópicas, lo que sugiere que las formaciones de vegetación de las regiones más húmedas del planeta son más resilientes (Smith y Boers, 2023).

Es preciso no olvidar que un factor ambiental por sí solo no actúa directamente sobre los organismos, las poblaciones, comunidades y ecosistemas, para el caso de las grandes regiones vegetales terrestres sobre el planeta tanto el agua como la temperatura son importantes para determinar la composición vegetal terrestre (Fig. 2.13 y Tabla 2.1).

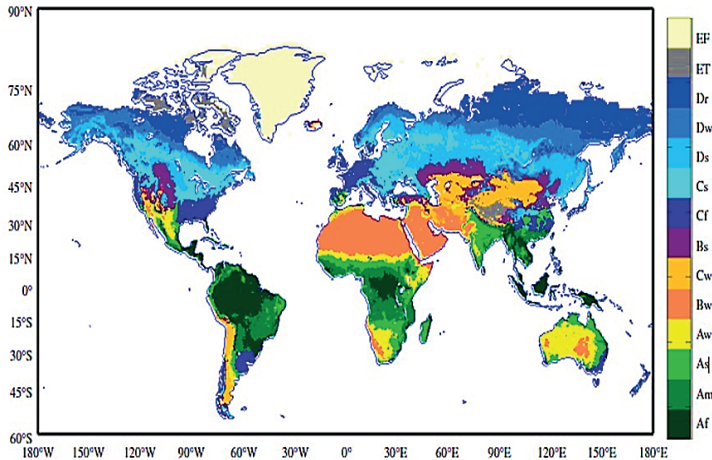


Fig 2.13. Distribución geográfica de los tipos de vegetación climática clasificados en función de los datos de vegetación y clima, con los valores de temperatura y precipitación pluvial. El nombre de cada tipo se puede encontrar en la Tabla 2.1. (Tomado de Zhang et al. 2016).

Tabla 2.1. Denominación de todos los tipos de vegetación clasificados en función de los datos climáticos y sus características anuales de temperatura anual y precipitación pluvial anual. Los tipos climáticos que denominan a la vegetación se toman de Kottek et al., (2006). Los tipos de vegetación de acuerdo a De Fries et al., (2000).

Código	Tipo de vegetación	Temperatura anual °C	Precipitación anual mm
Af	Bosque tropical	24.95	2176.21
Am	Bosque tropical de monzón	23.90	1338.14
As	Pastizal tropical	22.40	835.04
Aw	Pastizal tropical	22.33	362.55
Bw	Sahel y semiárido	24.36	92.73
Cw	Desierto tropical	9.00	204.48
Bs	Desierto templado	6.33	414.18
Cf	Pastizal templado	13.19	1066.19
Cs	Bosque perenne clima	4.60	721.29
Ds	templado marino	0.32	551.05
Dw	Bosque deciduo clima	-5.62	447.58
Df	templado continental	-11.78	315.86
ET	Bosque mixto sub-frío	-9.64	284.93
EF	Bosque de coníferas siempreverde frío Bosque de coníferas deciduo frío Tundra polar Zona polar congelada	-17.03	405.68

El agua es uno de los factores más importantes que determinan el crecimiento y desarrollo de los organismos, además, la pérdida de agua del suelo conduce a una disminución significativa en el rendimiento de cultivos agrícolas. Además, el agua es esencial para el proceso de fotosíntesis y sus productos que pueden verse afectados por factores ambientales (calidad del suelo, contenido de agua en el suelo, nutrientes) que pueden cambiar las vías fisiológicas del metabolismo de las plantas (Gavrilescu, 2021).

Como veremos en la siguiente sección, las propiedades del suelo (principalmente la salinidad, la contaminación y la deficiencia de agua) pueden afectar varias funciones de la planta, incluida la absorción y la utilización de nutrientes, la absorción de agua y la relación agua-planta, y los procesos fisiológicos. Los problemas del suelo suelen ocurrir en climas con poca o ninguna lluvia, o cuando la evapotranspiración es más intensa que la ingesta de agua en el suelo. La transformación de la cubierta vegetal y las prácticas agrícolas y pecuarias equivocadas, provocan la mala gestión de los recursos hídricos actualmente, empobreciendo la calidad del suelo, lo que ocasiona que las fronteras agrícolas se expandan a zonas que disminuyen su valor natural por la pérdida de biodiversidad y la alteración de otros procesos ecológicos.

Por lo tanto, es vital que estos problemas se controlen y que se encuentren formas nuevas o mejoradas de garantizar la gestión adecuada de los recursos hídricos, una mala gestión puede causar una mayor alteración del ambiente natural y del ambiente humano.

La racionalización de las actividades antropogénicas y la elaboración de estrategias sostenibles sobre bases científicas, para la protección de los recursos hídricos y del suelo, así como de la biodiversidad, pueden normalizar las interacciones de estos elementos de los ecosistemas.

2.2.4 Nutrientes

La materia viva está constituida por elementos químicos, pero la función de las formas vivas más sencillas hasta las más complejas funciona mediante millares de interacciones continuas entre elementos químicos que favorecen los procesos vitales, pero también en el medio interno como en el externo hay otros procesos que no lo hacen.

Para lograr su existencia y persistencia en el espacio y en el tiempo los organismos requieren una amplia variedad de elementos químicos que se han clasificado como macronutrientes y micronutrientes (también llamados oligoelementos), además de componentes fundamentales como el hidrógeno, el carbono y el oxígeno (Tabla 2.2). Los elementos requeridos en cantidades mayores son el nitrógeno, el fósforo, el potasio, azufre, calcio, magnesio, hierro, sodio y cloro. Estos elementos minerales se clasifican además en tres grandes grupos, que incluyen: (i) agrupación basada en su utilización y absorción por las plantas (macronutrientes y micronutrientes), (ii) basada en su función fisiológica y (iii) basada en su movilidad en el floema. Estos grupos se clasifican a su vez en subgrupos en función de varios criterios de esencialidad (Bhardwaj et al. 2022).

Macronutrientes son los elementos que las plantas requieren en altas concentraciones, se reconocen seis macronutrientes: nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio y azufre, de estos, el más importante es el nitrógeno (N), constituye alrededor del 1-5% del peso seco total de cualquier planta, es un componente esencial de aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos, enzimas, hormonas, vitaminas, metabolitos secundarios, entre otros.

Juega un papel clave en la fotosíntesis, porque es el principal componente de la clorofila. El N rige la adopción y utilización de otros elementos esenciales, promueve el desarrollo de la fruta y mejora el crecimiento vegetativo. Aunque la atmósfera terrestre consiste en un 78% de gas nitrógeno inerte (N_2), es deficiente en los suelos, y las plantas no pueden absorberlo directamente.

Después del N, el fósforo (P) es el segundo nutriente más requerido para el crecimiento de las plantas, es un componente importante de los ácidos nucleicos (ADN y ARN), fosfolípidos y proteínas de fósforo, tal vez la más importante es que es el componente principal del trifosfato de adenosina (ATP), la fuente clave de energía metabólica.

Además, hay una gran cantidad de oligoelementos necesarios en cantidades muy pequeñas o trazas. Los animales obtienen la mayoría de sus nutrientes a partir del consumo de plantas y otros animales, por su lado, las plantas adquieren nutrientes del agua, de la atmósfera y generalmente del suelo.

Tabla 2.2. Macronutrientes y oligoelementos químicos necesarios para los organismos y una lista parcial de sus funciones.

Nutriente	Función
Macronutrientes	
Nitrógeno (N)	Formación de aminoácidos y proteínas
Fósforo (P)	Ácidos nucleicos, fosfolípidos, en huesos
Potasio (K)	Formación de azúcares en plantas, síntesis de proteínas en animales, soluto en células animales
Calcio (Ca)	En paredes celulares vegetales, regulación de la permeabilidad celular, en huesos, contracción muscular, coagulación sanguínea
Magnesio (Mg)	Sistemas de activación enzimática, incluyendo la clorofila
Hierro (Fe)	Hemoglobina y enzimas
Sodio (Na)	Fluidos extracelulares de animales, balance osmótico, transmisión nerviosa
Elementos traza	
Cloro (Cl)	Clorofila, balance osmótico
Manganeso (Mn)	Clorofila, síntesis de ácidos grasos
Zinc (Zn)	Producción de auxinas en plantas, sistemas enzimáticos, desarrollo de espermas, reparación de tejidos
Cobre (Cu)	Cloroplastos, activación enzimática, molécula enlazante de oxígeno en algunos vertebrados
Boro (B)	En plantas vasculares y algas
Molibdeno (Mb)	Sistemas de activación enzimática
Aluminio (Al)	Nutriente para helechos
Silicio (Si)	Nutriente para diatomeas
Selenio (Se)	Nutriente para algas planctónicas, sistemas enzimáticos
Flúor (F)	Formación de dientes y huesos
Cromo (Cr)	Metabolismo de la glucosa
Yodo (I)	Procesos hormonales de la glándula Tiroides
Azufre (S)	En aminoácidos

El origen de muchos elementos químicos que participan en los procesos vitales es la corteza terrestre, esta contiene al 0.03% del N, cuyo almacén principal es la atmósfera y 0.11% del P, en ambos casos, por sus concentraciones naturales estos elementos se encuentran en un abasto limitado para los organismos vivos.

Aunque otras fuentes de nutrientes importantes son el océano y la atmósfera, que abastecen del carbono y el oxígeno para las plantas y los animales mediante el intercambio de CO₂ atmosférico, en contraste, la corteza del planeta contiene solo el 0.18% de C pero aporta los porcentajes más altos de P, S y Si.

Por lo anterior, el conocimiento de los suelos es importante para determinar el abasto de nutrientes en un hábitat, porque la composición del suelo se convierte en un factor que limita directamente la colonización de las plantas e indirectamente la de los organismos que interactúan con estas.

El suelo es un complejo de material superficial terrestre en el que las plantas crecen, en esta fase ocurren procesos físicos, químicos y biológicos, no sólo para las plantas como organismos autótrofos, también para infinidad de heterótrofos que dependen de estos. Tiene tres componentes principales: (1) fragmentos erosionados de roca madre en varias etapas de desintegración por procesos de erosión e intemperismo desde el material basal, (2) agua y (3) diferentes componentes químicos contenidos en los minerales y una amplia variedad de compuestos orgánicos resultantes de la descomposición de plantas y animales muertos, que son el asiento de cuantiosas comunidades de microorganismos, especialmente bacterias y hongos, que actúan cuando cualquier organismo pierde alguna estructura o muere, activando el proceso de descomposición en el suelo.

Un resultado de esta actividad es la producción de humus, que contiene materia orgánica muy degradada y diferentes combinaciones de minerales que son absorbidos por las raíces de las plantas. Se dice que los suelos que contienen menos del 1% de materia orgánica son pobres en humus, en contraste, los que contienen más del 8% de materia orgánica son suelos ricos en humus. El crecimiento óptimo de las plantas ocurre en torno al 8% de materia orgánica, aunque algunas plantas están adaptadas a suelos pobres en humus.

Los eventos anteriores participan en los procesos de formación del suelo, de la acumulación de estos componentes, al paso del tiempo el suelo desarrolla una estructura vertical denominada perfil (Fig. 2.14).

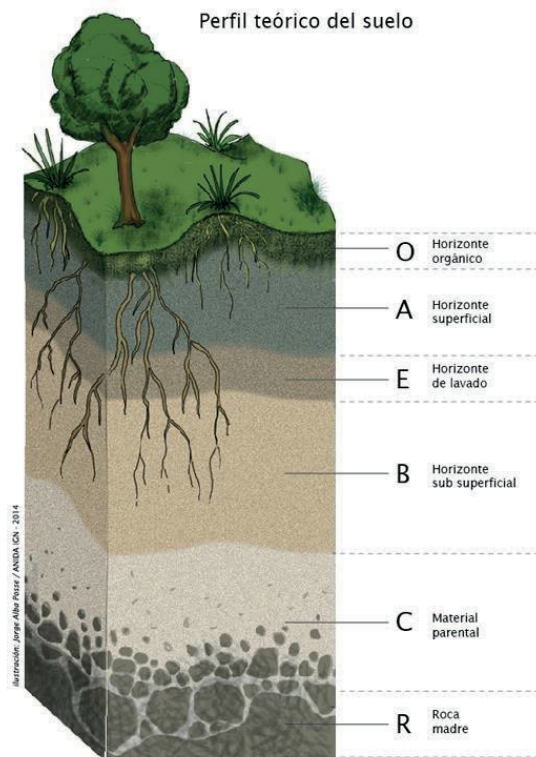


Fig. 2.14. Perfil general de un suelo, mostrando los diferentes horizontes que lo componen.

En el suelo se reconocen cinco capas principales u Horizontes, la capa superior es el horizonte O, o capa orgánica, subdividida en Oi, la capa de hojarasca, y Oa, la capa de humus, la capa de hojarasca puede incrementarse estacionalmente, porque recibe materia orgánica principalmente de la defoliación, en los ecosistemas templados este aporte va de 250 a 450 g/m² por año, aunque oscila entre casi 0 en las comunidades desérticas a 72,000 g/m² en los bosques tropicales. Aquí también es importante la actividad de los grupos de descomponedores, su actividad para degradar la hojarasca varía (considerando el 50% de biomasa descompuesta) desde 0.36 años en los bosques tropicales, 1.1 años en los bosques templados y 11.23 años en los bosques de coníferas del hemisferio norte.

La siguiente capa en el suelo es el horizonte A, ecológicamente es importante porque es la zona de enraizamiento de la mayoría de las plantas, entonces en esta zona ocurren los procesos de absorción de nutrientes a partir de la materia orgánica degradada.

El horizonte E es la zona de máxima lixiviación, en este se observa la acción de las lluvias, que pueden acarrear los nutrientes desde esta capa del suelo hasta depositarlos en horizontes más profundos. En el horizonte B la materia orgánica puede estar ausente y ya puede presentar cantidades pequeñas del material mineral original. Esta capa puede recibir materiales lixiviados del horizonte A, al igual que la sedimentación de capas finas de arcilla. Por debajo de este está el horizonte C, que consiste en material parental erosionado a partir del lecho rocoso.

Otro factor ambiental importante del suelo es su textura, que se define por los tamaños de las partículas minerales que lo componen, las clases de textura se clasifican como gravas si son mayores a 2 mm; arena si son menores a 2 milímetros; limos menores a 0.05 mm y arcilla si son menores a 0.002 mm.

Los suelos donde predominan partículas de texturas finas como las arcillas se denominan suelos pesados, en estos el agua penetra lentamente y se retiene bien, por esta cualidad estos suelos tienen potencial para ser muy fértiles. En contraste, los suelos ligeros como los arenosos, están bien aireados y permiten el movimiento libre del agua, pero son relativamente infértiles porque el agua y los nutrientes se filtran a través de ellos, otra diferencia en la fertilidad potencial entre los suelos ligeros y pesados radica en los procesos que les permiten retener los minerales.

El desarrollo del suelo está fuertemente influido por cinco características: clima, material parental, edad, topografía y los organismos vivos.

El clima incluye las precipitaciones, la evaporación y la temperatura. El material principal, o basal, ya sea de rocas ígneas que son de origen volcánico o bien de rocas sedimentarias que proceden del desgaste erosivo de la roca basal y luego pasan por procesos de sedimentación y cementación, el tercer tipo de material basal son las rocas metamórficas, inicialmente de origen ígneo o sedimentario se modifican por la acción de altas presiones y temperaturas en las profundidades del subsuelo.

La edad de formación del suelo también es importante, los suelos jóvenes tienen edades de menos de 10,000 años, se encuentran en áreas recientemente descubiertas de los glaciares, como el norte de América del Norte y Europa, o también en áreas recientemente cubiertas por sedimentos, como ríos y sus valles inundables. Los suelos más antiguos son generalmente tropicales y pueden ser de 100,000 años o más. Se considera que a mayor edad, el suelo ha estado interaccionando con otros elementos del ambiente, como el clima, el agua, modificando la topografía del sitio.

La vegetación puede causar cambios en las propiedades del suelo y a su vez, es dependiente de estos, por ejemplo, en suelos contiguos ocupados por bosques de coníferas, bosques caducifolios y pastizales las diferencias en sus características se deben enteramente a diferentes efectos provocados por la vegetación.

En el bosque de coníferas se producen agujas aciculares que se descomponen lentamente y son fuertemente ácidas, que les dan su carácter a suelos fuertemente ácidos con una capa pesada de hojarasca en degradación. En contraste, el bosque caducifolio produce una hojarasca más delgada y menos ácida que forma gradientes en el suelo mineral que se encuentra debajo, en los pastizales, el suelo es aún menos ácido, anualmente gran parte de la biomasa aérea muere y cae al suelo, sufriendo procesos de degradación microbiano que utilizan los nutrientes en o cerca de la superficie del suelo. El suelo de los pastizales es oscuro debido a la adición de este material orgánico y debido al material orgánico que se agrega al suelo por la muerte de muchas raíces finas.

EL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS ESTÁ LIMITADO POR DIFERENTES NUTRIENTES

La interacción de los factores ambientales e intrínsecos de las plantas determina la eficiencia con la que las plantas utilizan los nutrientes para producir biomasa autótrofa natural y la producción agrícola. La eficiencia del uso del fósforo, el nitrógeno y el potasio, como los principales macronutrientes que limitan el crecimiento de las plantas, tiene un impacto directo en la productividad primaria global del planeta.

La comparación de la disponibilidad de elementos en el suelo y los que son acumulados anualmente por la vegetación demuestra que elementos como el nitrógeno actúan como un factor ambiental limitante para la vegetación en general, pero la composición del suelo y sus niveles de acidez o alcalinidad también tienen una influencia determinante para la solubilidad de los nutrientes y la posibilidad de absorción por las raíces de las plantas, como se muestra en la Figura 2.15.

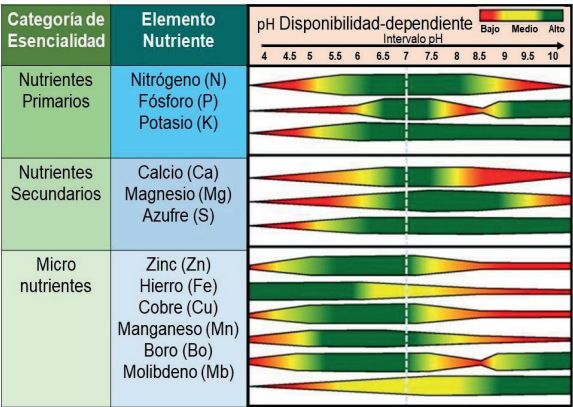


Fig. 2.15. Nutrientes esenciales para las plantas y su disponibilidad relacionada a la reacción del pH del suelo.

Dong et al. (2022) señalan que los procesos naturales y antropogénicos que disminuyen la disponibilidad de nitrógeno (N) ocurren con frecuencia en el suelo y las pérdidas de N limitan las funciones del suelo relacionadas con los ciclos del carbono, del propio nitrógeno y el fósforo del suelo, en lo que también intervienen las comunidades microbianas, que también pierden actividad en suelos deficientes de N.

Por ejemplo, sin un proceso de regeneración, el nitrógeno del suelo se agotaría en 40 años. El nitrógeno es limitante para las plantas porque se requiere en grandes cantidades para la síntesis de aminoácidos y otros componentes celulares. Paradójicamente, aunque la atmósfera de la Tierra está compuesta por 78% de nitrógeno en forma gaseosa (N_2), las plantas no pueden usar nitrógeno en esta forma.

Cuando se absorbe, es por medio de las raíces de las plantas en su forma inorgánica, y este es el único elemento, entre todos los elementos esenciales, que se absorbe tanto en forma catiónica (NH_4^+ , amonio) como aniónica (NO_3^- , nitrato) del suelo.

El nitrógeno atmosférico tiene un triple enlace fuerte que mantiene unidos los átomos de nitrógeno, para ser útil para las plantas, el nitrógeno del suelo debe estar combinado con otro elemento, con el hidrógeno produce formas combinadas como amoníaco, NH_3 ; iones de amonio, NH_4^+ o nitrato NO_3^- que también se conocen como nitrógeno fijado.

En la naturaleza, la fijación del nitrógeno es realizada por cianobacterias fotosintéticas, que se encuentran en los sistemas acuáticos y la superficie del suelo, y por actinobacterias no fotosintéticas de los géneros *Clostridium*, *Klebsiella* y *Azotobacter*. Estas procariotas poseen la enzima nitrogenasa, que cataliza la reducción de N_2 a NH_4^+ . Debido a que el oxígeno también se une a la nitrogenasa, la fijación de nitrógeno ocurre predominantemente en hábitats con poco oxígeno, como el suelo. Las cianobacterias requieren un entorno con mucha luz para garantizar que haya suficiente carbono disponible para la fijación de nitrógeno, suministrado principalmente a las bacterias como malato o succinato, en la Figura. 2.16 se presenta un resumen gráfico del ciclo del nitrógeno.

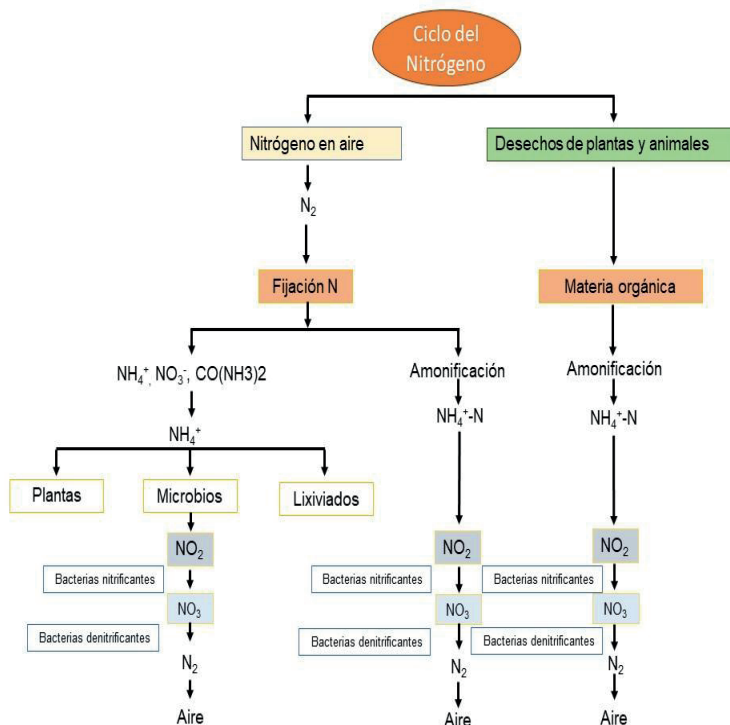


Fig. 2.16. Ciclo del nitrógeno, considerando la participación de grupos de bacterias en los procesos de nitrificación, denitrificación y amonificación (Modificado de Awadelkareem et al. 2023).

Las cianobacterias logran la fijación de nitrógeno en células especiales de paredes gruesas conocidas como heteroquistes u heterocistos, que reducen la difusión interna de oxígeno. Los procariotas del suelo excretan un exceso de nitrógeno fijo y su muerte libera más nitrógeno al suelo.

Otro mecanismo bien conocido e importante sucede en algunas plantas que contienen bacterias que filtran nitrógeno, como *Rhizobium* y *Frankia* entre otras, este proceso se revisará como un tipo de relación mutual entre plantas y bacterias fijadoras de nitrógeno.

La interacción de los factores ambientales e intrínsecos de las plantas determina la eficiencia con la que las plantas utilizan los nutrientes para producir biomasa y la producción agrícola. La eficiencia del uso del fósforo, el nitrógeno y el potasio, como los principales macronutrientes que limitan el crecimiento de las plantas, tiene un impacto directo en la productividad primaria global en los suelos y los cuerpos de agua del planeta.

Esto también sucede con la producción primaria oceánica, el fitoplancton sostiene la base de las mallas tróficas oceánicas y es responsable de aproximadamente la mitad de la fijación global de dióxido de carbono (CO_2). Por lo tanto, este grupo de organismos fotosintéticos destacan por su participación para controlar la concentración de CO_2 atmosférico y el clima de la Tierra. El fitoplancton depende de la luz solar y su actividad de fijación de CO_2 se limita a la superficie superior del océano iluminada por el sol, en la llamada zona eufótica.

El CO_2 no es un factor ambiental que limita el crecimiento del fitoplancton por su alta concentración en el agua de mar, pero vastas zonas de las aguas superficiales oceánicas están agotadas en nitrógeno inorgánico, fósforo, hierro y/o sílice, en ese orden de importancia son los nutrientes que limitan la producción primaria fitoplanctónica en el océano (Bristow et al. 2017) (Fig 2.17).

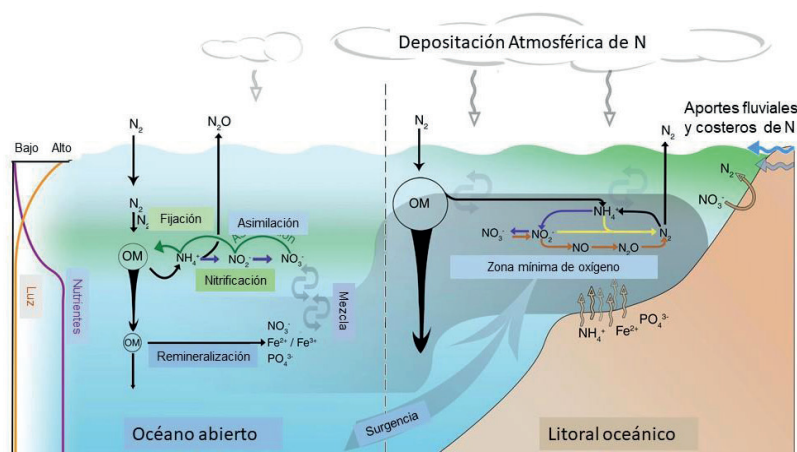


Fig. 2.17. Esquema del ciclo del nitrógeno en el océano abierto y costero. Se muestran los procesos del ciclo del nitrógeno que ocurren en el océano abierto (izquierda) y la zona oceánica somera, con una zona mínima de oxígeno (ZMO) (derecha). Los perfiles de profundidad (extremo izquierdo) muestran distribuciones típicas de luz y nutrientes como nitratos y fosfatos) que pueden provocar la formación de un máximo de clorofila profunda (sombreado verde). Los procesos representados en el océano abierto también ocurren en el océano costero; en presencia de una ZMO, la desnitrificación y el anammox por la acción bacteriana conducen a la pérdida de nitrógeno. Independientemente de una ZMO, la desnitrificación sedimentaria da como resultado una pérdida significativa de nitrógeno. Los procesos de anammox (amarillo), asimilación (verde), desnitrificación (naranja) y nitrificación (azul) se muestran mediante flechas. Nitrato, NO_3^- ; hierro, $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$; fosfato, PO_4^{3-} ; amonio, NH_4^+ ; nitrito, NO_2^- ; óxido nitroso, N_2O ; óxido nítrico, NO ; materia orgánica, OM (Modificado de Bristow et al. 2017).

El crecimiento del fitoplancton se apoya principalmente en el reciclaje de nutrientes o en la reintroducción de nutrientes desde las aguas oceánicas más profundas mediante procesos de mezcla. Sin embargo, un pequeño porcentaje de la producción primaria se alimenta de nutrientes “externos” o “nuevos”.

Para la mayoría de los nutrientes, como el fósforo, el hierro y el silicio, el suministro externo se limita al depósito desde la atmósfera y/o a los aportes costeros y fluviales. El nitrógeno, sin embargo, tiene una fuente biológica adicional, la fijación de gas N_2 , así como zonas de reciclaje biológico a través de los procesos bacterianos de desnitrificación y anammox. A pesar de las contribuciones comparativamente pequeñas a la renovación general de nutrientes en el océano, son estos procesos biológicos los que determinan la capacidad del océano para secuestrar CO_2 de la atmósfera en escalas de tiempo de circulación oceánica (~ 1000 años).

Una manera de reconocer en general las zonas de disponibilidad de nitrógeno y otros nutrientes en los océanos de la Tierra se mide por producción de clorofila fitoplanctónica (Clorofila *a*) como se presenta en la Figura 2.18.

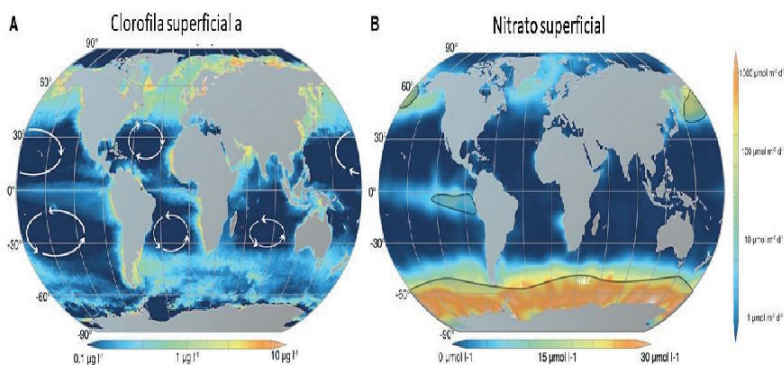


Fig. 2.18. Patrones de crecimiento fitoplanctónico relacionados con la limitación de nutrientes. A) Distribución de la clorofila *a* superficial (μg por L). Las flechas blancas representan la ubicación y la dirección de circulación de los giros en mar abierto. B) Concentraciones superficiales de nitrato (μmol por L) y ubicaciones aproximadas de las regiones de alto contenido de nutrientes y bajo contenido de clorofila. (Tomado de García et al. 2023).

2.3 Hábitat

El término “hábitat” es de uso común entre biólogos y profesionales de las ciencias ambientales. Es costumbre que en los medios de comunicación y las pláticas cotidianas se use el término de manera indiscriminada, incluso como sinónimo de nicho, nicho ecológico o hasta de ambiente; pero en el contexto de la Ecología se

identifican dos significados principales, el primero como “el tipo de lugar en el que un animal (o cualquier organismo) vive cotidianamente”, para ser más específicos como “la colección de condiciones y recursos necesarios para su ocupación” (Garshelis, 2000); con base en esta definición, el hábitat de un organismo es particular y específico, por ejemplo, no será el mismo aquel donde habita un venado que aquel donde vive un gorrión.

La segunda definición apunta a que es el conjunto específico de características ambientales que deben considerarse para explicar de la misma manera los sitios ocupados por todo tipo de organismos, plantas, animales, pero, para el caso de estos últimos, también la vegetación es parte de su hábitat, entonces las comunidades vegetales, las asociaciones vegetales o el tipo de cobertura pueden ser dimensiones del hábitat de un animal particular (Garshelis, 2000).

Pero Hall *et al.* (1997) indican que la primera definición es la correcta y la segunda más bien corresponde a un uso mal empleado del término. En el meta-análisis hecho por estos autores sobre interacciones entre el hábitat y la vida silvestre, encontraron que en el 82% de los escritos revisados se discutió el término vagamente o de manera incorrecta, su uso prevalente se relaciona más con la expresión “tipo de hábitat” que pareció ser más aceptado y entendido en la literatura del tema.

El término “hábitat” es un concepto ecológico núcleo muy utilizado en procesos de manejo de la vida silvestre, porque contribuye a la descripción de los sitios en los que se ubican las especies de plantas y animales. Parece que este es el sentido más entendido hasta la actualidad, por lo que posee este significado implícito y que se acepta cuando se utiliza tanto escrito como verbalmente.

Morrison *et al.* (1992) observaron que el uso del término está muy cercano a la ambigüedad; estos autores distinguieron dos significados, uno que se relaciona a unidades de terreno homogéneas respecto a las condiciones ambientales y otro que establece que el hábitat es una propiedad de las especies (Corsi *et al.*, 2000), estos últimos autores acomodaron los significados de hábitat de acuerdo con dos criterios: a) Si el término se relacionó con la biota (especies o comunidades) o la Tierra, y b) Si el término se relacionó con la Tierra, asociando la ubicación geográfica de la localidad o al espacio donde se localiza el hábitat y que a su vez es definido por factores abióticos como la precipitación, la temperatura y la cobertura del terreno.

Para contribuir a este uso aparentemente arbitrario y ambiguo, definiciones de diferentes autores han planteado que el hábitat es “el lugar donde vive una especie” (Odum, 1971; Merriam-Webster, 1981; Krebs, 1985; Collin, 1988; Begon *et al.*, 1990), este concepto se relaciona completamente con el espacio cartesiano, establecido por una posición geográfica definida por sus coordenadas en latitud y longitud y como una porción del espacio ambiental.

Estos dos conjuntos de definiciones se pueden considerar como los extremos de un intervalo distinguido por pequeñas diferencias en los términos usados, que marcan una tendencia continua entre el concepto cartesiano (geográfico) y el ambiental.

Por ejemplo, Morrison et al. (1992) y Mayhew y Penny (1992) identificaron a estas definiciones intermedias del intervalo, coinciden en señalar que el hábitat es *"el área que tiene condiciones ambientales específicas que permiten la sobrevivencia de una especie"*.

En otro grupo de definiciones de este nivel, se relaciona el hábitat tanto con las especies como con las comunidades ecológicas; por ejemplo, Zonnevald (1995) considerando el concepto cartesiano, lo define como *"el lugar concreto donde vive un organismo o una comunidad"*. Agrega que el término "hábitat" puede ser usado sólo cuando se relaciona a una especie o comunidad, incluso usándolo como un atributo del sitio, por ejemplo, un hábitat ripario es un ambiente específico sin relación alguna con la biota, así se ha usado comúnmente en aplicaciones del uso de suelo y la evaluación del hábitat.

El uso indiferenciado del término aún provoca confusión en la comunicación entre científicos. Esto se ha observado en escritos como el de Lehmkühl y Raphael (1993), quienes usan simultáneamente "hábitat de bosque maduro" y "hábitat de lechuza"; incluso en libros de texto ampliamente usados aparecen estos usos ambiguos. Begon et al. (1994:853) definieron hábitat como "el lugar donde un microorganismo, planta o animal viven", entonces el hábitat es la propiedad de una especie, pero cuando tratan la diferencia entre nicho ecológico y hábitat, describen a este último en términos de una unidad de territorio, por ejemplo: *"un hábitat boscoso, aporta nichos para pájaros carpinteros, robles, arañas y miríadas de otras especies"* (Begon et al., 1994:78).

Como veremos en este CAPÍTULO, hay una diferencia sustancial entre el hábitat que ocupa una población con su nicho ecológico.

Con la intención de aportar claridad al uso de este concepto, hábitat se deriva del latín *habitare* = 'habitar', 'ocupar un sitio', en este punto se puede especificar si este espacio lo adjudicamos a un organismo, una población o una comunidad, aquí sin problema incorporamos el aspecto cartesiano que nos ayuda a ubicar la posición geográfica de ese sitio, agregando las características ambientales que lo definen.

Entonces el hábitat se considera como el lugar donde vive un organismo o un grupo de organismos y está descrito por sus características geográficas, físicas, químicas y biológicas.

Aunque de manera común pero equivocada hábitat y ambiente se han usado como sinónimos, aquí se plantea a un hábitat como una porción local del ambiente, los hábitats de los organismos consisten de combinaciones espaciales y temporales de factores ambientales que también se complementan sinérgicamente, configurando un ambiente heterogéneo en el cual todos los organismos sobreviven.

Esta primera condición, la heterogeneidad ambiental, condiciona a los organismos a seleccionar los sitios que les aportan mayores beneficios para sobrevivir, es decir, el “valor ecológico” del hábitat determina su selección por parte de las plantas y los animales.

La distribución de los hábitats con condiciones “favorables” repercute en la distribución y ubicación de las poblaciones; considerando que las características ambientales son dinámicas, la combinación de los factores ambientales en el espacio y tiempo, determinan la duración y extensión de un hábitat favorable para los organismos, como se observa en la Tabla 2.3.

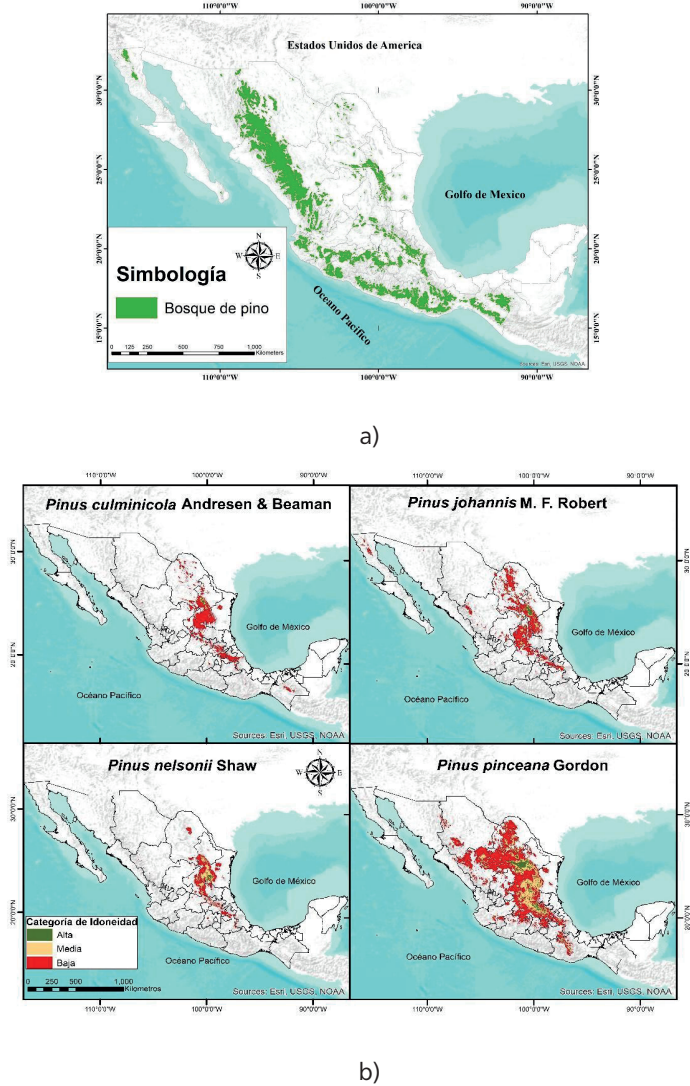
Tabla 2.3. Combinaciones de hábitats de acuerdo a su extensión espacial y a su duración en tiempo.

TIEMPO	ESPACIO
Constantes: presentan condiciones favorables o desfavorables indefinidamente.	Continuos: el área favorable, es cubierta por el organismo con mecanismos de dispersión.
Predecible-Estacional: suceden condiciones alternantes de períodos favorables y desfavorables.	Parches: áreas favorables y desfavorables están mezcladas, los organismos se dispersan con facilidad de un área favorable a otra.
No Predecible: los períodos son de duración variable con distintas condiciones	Aislado: Área favorable restringida y tan lejos de otras que existe dificultad para la dispersión, lo cual ocurre raramente y por oportunidad.
Efímero: ocurre un período de condiciones favorables de duración corta, seguido de períodos desfavorables de diferente duración.	

Sin dificultad se pueden establecer hábitats de con base a su extensión espacial y a su duración temporal, por ejemplo: el hábitat global de los organismos entendido como el macrohábitat, puede dividirse en unidades más pequeñas o microhábitats, cada uno de las cuales es la porción del hábitat donde se encuentran directamente las poblaciones de una especie determinada.

Por ejemplo, mientras que el microhábitat se refiere al espacio ocupado por poblaciones de robles, pájaros carpinteros o milpiés, el macrohábitat se refiere al bosque deciduo que los contiene. Además, podemos considerar que varias especies se encuentran ecológicamente relacionadas en tanto que ocupan un microhábitat

determinado; digamos que podemos estudiar el microhábitat del suelo o el microhábitat establecido por la rizosfera, o por la distribución de especies endémicas como en el ejemplo para los pinos piñoneros en México (Pérez et al. 2019) (Fig 2.19).



El hábitat debe ser tratado como una entidad biológica, física y química estructurado por muchas dimensiones, las cuales colectivamente pueden proporcionar un perfil comprensible y preciso del sitio donde habitan los organismos. La escala es importante, pues la podemos referir a una población sencilla o a una comunidad. Siguiendo la definición de dimensiones del hábitat propuesta por Brower et al. (1997), podemos considerar cuatro dimensiones básicas de un hábitat: temporal, espacial, fisicoquímica y biótica.

a) Dimensión temporal: incluye componentes relacionados con las características diarias y estacionales, además de aquellos asociados con fenómenos donde el tiempo es una variable en la que suceden, como el crecimiento de una población y la sucesión ecológica.

b) Dimensión espacial: incluye componentes geográficos como la ubicación de la localidad y topografía, así como patrones espaciales como la estratificación y la zonación dentro de los hábitats.

c) Dimensión físico-química: agrupa tres componentes principales, la atmósfera (aire), la litósfera (sustrato) y la hidrósfera (agua), particularmente las porciones de la atmósfera, litósfera e hidrósfera que contienen expresiones de vida y que en conjunto forman la biósfera.

d) Dimensión biótica: no debe perderse de vista que los organismos pueden reunir las tres dimensiones anteriores y ser utilizados como un hábitat por otros organismos. Un ejemplo claro son los epibiontes (Fig. 2.20) que, a su vez, pueden ser divididos en epífitos, como en el caso de las orquídeas y las bromelias; en cuanto a los animales, está el caso de ectoparásitos, como los ácaros. En esta definición se obvia el efecto ecológico (positivo o negativo) de estas asociaciones. Para ello, se sugiere revisar libros como Begon et al. (1994) y Krebs (1998) o el CAPITULO 4 "Interacciones poblacionales" de este libro.

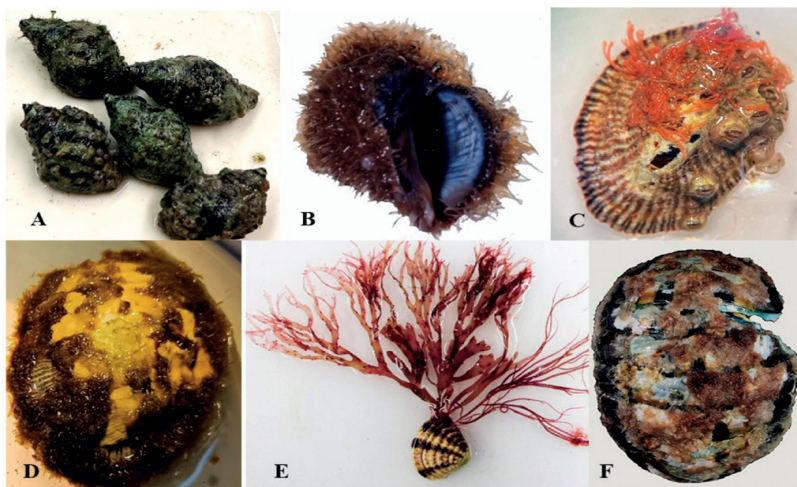


Fig. 2.20. Algunos ejemplos de epibiontes algales sobre moluscos del Pacífico central mexicano (Tomado de Quiroz-González y Aguilar-Estrada, 2024).

2.4 Nicho ecológico

El concepto de nicho ecológico tiene una larga historia en la Ecología. El primer uso de “nicho ecológico” apareció en un informe sobre catarinas escrito por R. H. Johnson hace casi un siglo, aunque el término fue utilizado poco después por el zoólogo Joseph Grinnell, a quien generalmente se le da el crédito por el desarrollo original del concepto.

El significado estaba muy cerca del uso figurativo: el nicho ecológico de una especie es su “papel”, “lugar” o, más literalmente, la “posición” de la especie (que no de la población) en una comunidad ecológica (Schoener, 2009), como veremos este es un modelo que hoy en día se sigue aceptando para explicar parcialmente que es un nicho ecológico.

Ya se describió que un hábitat determinado consta de una serie de gradientes ambientales de factores bióticos y abióticos en interacción continua, porque son dinámicos y cambian constantemente a diferentes niveles y escalas espaciales y temporales.

El nicho ecológico es un concepto que permite ubicar la posición de una especie en una comunidad, porque describe la gama de condiciones necesarias para la persistencia de la especie y su papel ecológico en el ecosistema, porque considera las interacciones entre una especie con el entorno biótico y abiótico, por esto es un concepto ecológico fundamental.

Esta descripción preliminar indica que el concepto de nicho tiene dos explicaciones que no están tan relacionadas: una se refiere a los efectos que el ambiente ejerce sobre una especie, la segunda a los efectos que una especie tiene sobre el ambiente, ambas explicaciones se mezclan implícita o explícitamente.

Desde que la ecología trata a las interacciones entre organismos y si la persistencia de una especie está determinada por la presencia de otras especies (como el alimento y su disponibilidad, la presencia de competidores, depredadores, etc), entonces todas las especies se ven afectadas por el ambiente, pero al mismo tiempo, son capaces de afectar el ambiente para otras especies, por esto se consideran como factores ambientales (Polechova y Storch, 2019).

2.4.1 Conceptos de nicho. Nicho como descripción de los requerimientos de un hábitat para una especie

Las primeras formulaciones del concepto de nicho ecológico se acercaban al significado general del término: el nicho ecológico se definía por el lugar que una especie puede ocupar en la naturaleza, que es determinado por sus intervalos de tolerancia fisiológica a los factores abióticos, preferencias alimenticias, las características del microhábitat ocupado (por ejemplo, una capa de follaje), hasta los hábitos en el caso de las especies animales como la especialización diurna, su estacionalidad o los procedimientos para evitar la depredación.

Este concepto consignado a Joseph Grinnell (1917), estaba especialmente orientado a identificar los factores que determinan dónde podemos encontrar una especie determinada y cómo se ocupan los nichos generados por el ambiente. El conocimiento del nicho de las especies determinado por sus requerimientos de hábitat es esencial para comprender e incluso predecir su distribución geográfica (Nicho Grinnelliano); entonces este concepto de nicho es más relevante en biogeografía y macroecología que para la ecología comunitaria o de los ecosistemas.

2.4.2 El nicho como la función ecológica de la especie

En este concepto de nicho, cada especie tiene una función particular en la dinámica de un ecosistema, y esta función puede ser desempeñado por especies distintas en diferentes regiones geográficas, esto explica a los equivalentes ecológicos que convergen en funciones ecológicas similares, pero en zonas geográficas distantes, como sucede con el jerbo y la rata canguro, entre muchas especies de mamíferos euterios y marsupiales (Fig 2.21), o los pinzones de las islas Galápagos que se diversificaron a funciones altamente especializados, que incluye especies que hacen funciones similares a las de los pájaros carpinteros en zonas continentales, estas observaciones fueron determinante para Charles Elton (1927), quien enfatizó los roles funcionales de las especies (Nicho Eltoniano).

Según Elton, así se identifican el nicho de los detritívoros excavadores, el nicho de los animales que se especializan en la limpieza de garrapatas u otros parásitos o el nicho de polinización. El nicho de Elton puede aplicarse a varias especies, por ejemplo, “el nicho ocupado por aves rapaces que comen pequeños mamíferos”. Por lo tanto, este nicho funcional se refiere a la posición de una especie en las cadenas alimenticias y las redes tróficas, por lo que el concepto es especialmente relevante para la ecología de los ecosistemas.

Mamíferos Placentarios	Función ecológica equivalente	Mamíferos marsupiales
 Ardilla voladora <i>Glaucomys</i>	Planeadores arbóreos	 Falangero volador <i>Petaurus</i>
 Marmota <i>Marmota</i>	Roedores herbívoros grandes fosoriales	 Wombat <i>Phascolomys</i>
 Ratón <i>Mus</i>	Roedores pequeños	 Ratón con saco <i>Dasyurus</i>
 Topo <i>Talpa</i>	Excavadores	 Topo marsupial <i>Notoryctes</i>
 Liebre <i>Lepus</i>	Saltadores	 Wallaby negro <i>Lagorchestes</i>
 Lobo <i>Canis</i>	Carnívoros Cánidos	 Lobo tilacino (extinto) <i>Thylacinus</i>
 Ocelote <i>Felis</i>	Carnívoros Felinos	 Gato nativo <i>Dasyurus</i>
 Hormiguero gigante <i>Myrmecophaga</i>	Excavadores consumidores de hormigas	 Hormiguero marsupial <i>Myrmecobius</i>

Fig 2.21. Funciones ecológicas equivalentes entre mamíferos placentarios y mamíferos marsupiales.

2.4.3 Nicho como la posición de especie en una comunidad: formalización del concepto de nicho ecológico

Para la segunda mitad del siglo XX, las investigaciones ecológicas hicieron énfasis en la diversidad de comunidades ecológicas y la ocurrencia de procesos de competencia interespecífica en estas, con estos hechos ecológicos se arribó a la formalización del concepto de nicho y a las propiedades de estos que permiten la coexistencia o la exclusión de las especies en un hábitat.

George E. Hutchinson (1957) definió formalmente este concepto de nicho, como un cierto espacio de actividad biológica, es decir un hábitat ecológico particular en el que un organismo sobrevive y se reproduce. Este espacio está influido por los límites fisiológicos de la especie en cuestión y por los efectos de los factores ambientales sobre esta. Cada uno de estos factores o variables ambientales se puede ordenar en un eje y puede considerarse como una dimensión en el espacio.

Con esta conceptualización, Hutchinson define *al nicho ecológico como un espacio o hipervolumen n-dimensional*, en el que cada dimensión representa a un factor ambiental, dispuesto en un eje en cuya longitud se representa el intervalo medible del factor ambiental en el cual el organismo puede sobrevivir (Fig. 2.22) y que potencialmente puede ocupar en su totalidad en ausencia de alguna condición o factor limitante del ambiente, este nicho potencialmente ocupable se denomina *nicho fundamental*.

The Ecological Niche

G. Evelyn Hutchinson

Hutchinsonian Niche = “n-dimensional hypervolume”

“an n-dimensional hypervolume... defined on axes [representing] all of the ecological factors relative to [the species]... [and] every point in which corresponds to a state of the environment which [permits]... the species... to exist indefinitely” (1958)

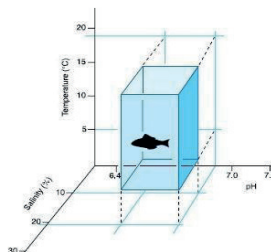


Fig. 2.22. Modelo del nicho ecológico n-hipervolumétrico propuesto por G. E. Hutchinson (1957). Foto de G. E. Hutchinson en: https://www.Eplantscience.com/index/general_zoology/environment_and_the_niche.php.

Desde que el ambiente para los organismos es multifactorial y en este muchos factores abióticos y bióticos interactúan limitando las capacidades ecológicas de los organismos, por lo que cada población ocupará solo una porción de su nicho fundamental; esta porción ocupada es determinada por la influencia de los factores ambientales tanto bióticos como abióticos, entonces este porción ocupada será el *nicho realizado* de la especie; de acuerdo Hutchinson, el factor biótico principal que determina la extensión del nicho realizado es la competencia, pero como se aprecia en la Figura 2.23, otros factores del ambiente pueden reducir la extensión del nicho fundamental.

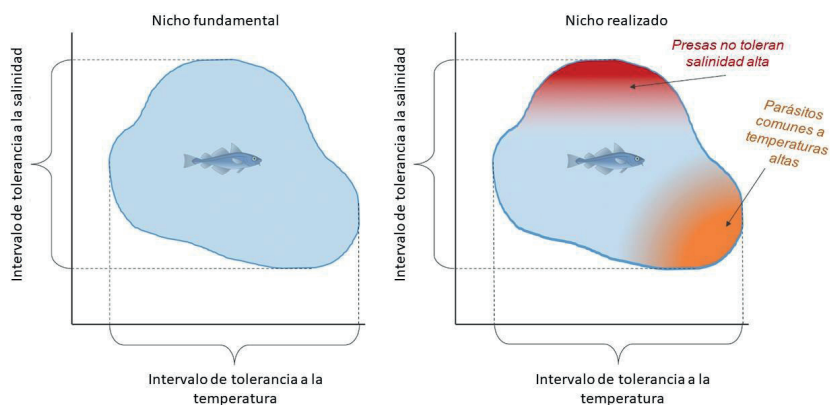


Fig. 2.23. La relación entre el nicho fundamental (basado en los límites de tolerancia abiótica) y el nicho realizado (basado en las interacciones de las especies) para una especie de pez ficticio. Modificado a partir de L. Gerhart-Barley. (https://bio.libretexts.org/Courses/University_of_California_Davis/BIS_2B%3A_Introduction_to_Biology_-_Ecology_and_Evolution/05%3A_Functional_Diversity-_Stress_and_Enemies/5.01%3A_The_Ecological_Niche).

En términos objetivos, la definición cuantitativa y exacta del nicho ecológico de una especie, ya sea realizado o fundamental, no es posible debido a la infinidad de ejes o dimensiones que lo constituyen, estas dimensiones corresponden a otros tantos factores del ambiente que hasta ahora no se han podido medir. Hasta ahora en los ejemplos comunes solo se han empleado tres dimensiones para describir las interacciones específicas de un nicho, pero en la realidad cualquier organismo está sujeto a la influencia y variación de numerosos factores del ambiente que definen los requerimientos para poder sobrevivir y reproducirse (Morowitz, 1980).

Cada dimensión en el espacio del nicho representa una variable ambiental potencial o realmente importante para la persistencia de una especie. Estas variables ya sean abióticas o bióticas, están representadas por variables físicas como la temperatura, la intensidad de la luz o la humedad, incluso por atributos menos

pensados como la textura y el relieve del suelo, el tipo y complejidad estructural de la vegetación o la cuantificación del efecto de relaciones bióticas como la competencia, la depredación o el mutualismo. Esto podría verse como una formalización del nicho grinnelliano original, es decir, las descripciones exactas de los requisitos de hábitat para una especie.

Una ventaja del concepto hutchinsoniano de los nichos ecológicos, es que se ven como entidades dinámicas, ya sea porque la presencia de una especie restringe la presencia de otra especie por competencia o se estimula su abundancia por una relación mutualista, modificando la posición de los nichos de las especies dentro del espacio multidimensional, que incluso se puede caracterizar en relación a cada estadio ontogenético de una especie. Por lo tanto, este concepto combina los requisitos ecológicos de la especie con su papel funcional en la comunidad local, incluso durante las diferentes fases de su ciclo de vida.

2.4.4 Explicando el nicho fundamental respecto al nicho realizado

Hutchinson distingue al nicho fundamental de una especie, como un aglomerado multidimensional de condiciones favorables determinadas por todas las variables ambientales (abióticas y bióticas) donde la especie puede reproducirse y sobrevivir, contrasta con el nicho realizado, que es un subconjunto de las condiciones del nicho fundamental, donde la especie puede persistir, pero con la presencia e influencia reguladora de otras especies con las que compiten por los mismos recursos. No sobra enfatizar que para Hutchinson la competencia por recursos es el factor ambiental que regula la extensión del nicho de las especies.

Por lo tanto, un nicho realizado siempre tendrá dimensiones más estrechas a lo largo de los gradientes ambientales; por ejemplo, una especie que puede sobrevivir en una amplia gama de condiciones de humedad, ocupará intervalos mucho más estrechos de estas condiciones en un hábitat con presencia de especies competidoras, que afectarán su tasa de crecimiento poblacional a valores negativos (Polechova y Storch, 2019).

De acuerdo con la formalización de Hutchinson, los nichos de diferentes especies se pueden separar a lo largo de alguna de estas dimensiones (factor ambiental) o por una combinación de estos, es decir, por su interacción combinada (Fig. 2.24).

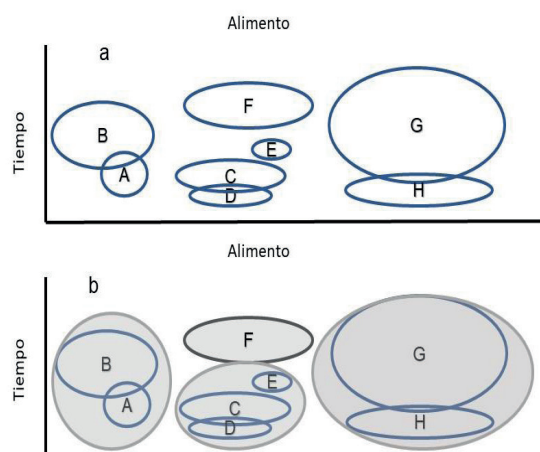


Fig. 2.24. Proyección de ocho especies (A–H) sobre dos de los ejes principales de nicho (alimento y tiempo). (a) Los óvalos que rodean cada especie representan la región del espacio de alimento y tiempo que ocupa cada especie. Los óvalos que se superponen representan regiones donde las especies compiten por recursos. (b) Los ecólogos pueden agrupar especies que ocupan un nicho similar en grupos funcionales (especies dentro de los óvalos sombreados). (Tomado y modificado de Moore, 2001).

Aunque este modelo del nicho hutchinsoniano tiene implicaciones teóricas sencillas, en la práctica es difícil describir el nicho ecológico de cualquier especie real, porque el número de dimensiones del nicho es potencialmente infinito, y los ejes significativos de un nicho (y las medidas apropiadas) pueden ser bastante difíciles de encontrar.

A menudo se han usado pocas variables para modelar los nichos realizados de las especies, y estos o sus correlatos se pueden inferir asumiendo que entendemos la biología de la especie con solvencia. Por ejemplo, cinco especies de currucas (Aves, Parulidae), analizadas por Robert MacArthur (1958) mostraron una separación significativa, a lo largo de tres ejes ambientales del nicho: comportamiento para alimentarse, altura de la vegetación a la que se alimentaron y el tiempo de anidación; Elliot et al. (2025) confirmaron esas evidencias con aves de esta misma familia en Nueva York y agregaron otras variables como la morfología y la composición de la alimentación.

2.4.5 Competencia y nicho

Teóricamente, si dos especies tienen el mismo nicho, una especie excluirá a la otra. El corolario es que los nichos de las especies coexistentes deben ser diferentes. Los nichos de las especies coexistentes pueden ser similares, pero no idénticos. Dicha “partición de nicho” se ha demostrado en muchos organismos acuáticos, por ejemplo, el pez luna (familia *Centrarchidae*) se alimenta preferentemente en un hábitat de estanque (ya sea bordeado por vegetación litoral o en agua abierta) donde obtiene la mayor cantidad de energía por unidad de esfuerzo (Vanni et al. 2009).

La preferencia de hábitat y la ocupación del nicho depende, sin embargo, de la presencia de otros competidores; una especie puede tener un nicho amplio en ausencia de competidores, pero un nicho estrecho en presencia de un competidor. Además, el nicho de una especie a menudo varía de forma predecible con la edad o el tamaño de los organismos. Dichos “cambios ontogenéticos de nicho” a menudo son impulsados por cambios en la dieta, particularmente por la composición de los alimentos consumidos; como se mencionó, en una especie los individuos pequeños pueden tener un nicho alimenticio diferente comparado al de los individuos más grandes y la alimentación de cada grupo a menudo está asociada con la preferencia de hábitat.

Por ejemplo, los peces pequeños marinos pueden alimentarse de zooplancton en aguas abiertas, mientras que los peces más grandes pueden alimentarse de invertebrados bentónicos cerca de la costa. Como se mencionó anteriormente, la intensidad y el resultado de la competencia interespecífica puede depender de la estructura de las poblaciones ya sea por edades o por tallas.

Por lo tanto, las dimensiones del nicho de una especie pueden depender de la presencia o ausencia de una especie competidora y la composición de tamaños de las especies competidoras. Además, la selección de hábitat también está fuertemente influenciada por la depredación. En ausencia de depredadores, los individuos pequeños pueden buscar alimento donde la disponibilidad de alimento es mayor y por lo tanto la tasa de ingesta de alimento es óptima. En presencia de un depredador, estos individuos pueden alimentarse donde el riesgo de depredación es menor, pero en zonas donde el alimento está menos disponible o es de calidad baja.

Otras implicaciones interesantes en relación al nicho hutchinsoniano se relacionan a la posibilidad que los nichos de dos especies se solapen completamente, es decir, tienen nichos ecológicos idénticos y suceda lo que Gause (1934) denominó como exclusión competitiva, en este proceso la población de la especie competidora más fuerte desplazará a la extinción a la población de la especie más débil; sin embargo, aunque existen casos experimentales y naturales en los que este resultado sucede, también hay más donde los efectos negativos de la competencia se aminoran dando

paso a la coexistencia de las especies (Holt, 2013), en diferentes procesos como la repartición de recursos demostrada en grupos de especies con similitudes tróficas funcionales (McArthur, 1958); el desplazamiento de caracteres entre especies cercanas filogenéticamente (Brown y Wilson, 1956) y otros como la liberación competitiva de los nichos (Van Valen, 1965; Diamond, 1971), en todos estos casos, que se revisarán en el CAPITULO de Interacciones Poblacionales (Competencia), se explican en lo general como procesos mediante los cuales los efectos de la competencia por recursos se han minimizado en el tiempo evolutivo.

REFERENCIAS

Alcamo, J., van den Born, G.J., Bouwman, A.F. *et al.* (1994). Modeling the global society-biosphere-climate system: Part 2: Computed scenarios. *Water Air Soil Pollu* **76**, 37–78. <https://doi.org/10.1007/BF00478336>

Awadelkareem, W., Haroun, M., Wang, J., & Qian, X. (2023). Nitrogen Interactions Cause Soil Degradation in Greenhouses: Their Relationship to Soil Preservation in China. *Horticulturae*, 9(3), 340. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9030340>

Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend (1990). *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publishers.

Begon, M.; J. L. Harper y C. R. Townsend (1994). *Population Ecology: A unified study of animals and plants*. Blackwell.

Bhardwaj, A., Arya, G., Kumar, R., Hamed, L., Pirasteh-Anosheh, H., Jasrotia, P., Kashyap, P., Singh, G. (2022). Switching to nanonutrients for sustaining agroecosystems and environment: the challenges and benefits in moving up from ionic to particle feeding. *Journal of Nanobiotechnology*. 20. 19. 10.1186/s12951-021-01177-9.

Bristow, L. A., W. Mohr, S. Ahmerkamp, M. M.M. Kuypers (2017). Nutrients that limit growth in the ocean. *Current Biology*, 27(11): R474-R478. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.030>.

Garcia, H.E., C. Bouchard, S.L. Cross, C.R. Paver, Z. Wang, J.R. Reagan, T.P. Boyer, R.A. Locarnini, A.V. Mishonov, O. Baranova, D. Seidov, and D. Dukhovskoy. *World Ocean Atlas 2023, Volume 4: Dissolved Inorganic Nutrients (phosphate, nitrate, silicate)*. A. Mishonov, Tech. Ed. NOAA Atlas NESDIS 92, doi.org/10.25923/39qw-7j08

Brown, Jr. W. L., Wilson E. O. (1956). Character Displacement. *Systematic Zoology*, 5(2): 49-64.

Brower, J. E., J. H. Zar y C. N. von Ende (1997). Field and laboratory methods for General Ecology. McGraw-Hill.

Cabello-Vergel, J., A. Villegas, J. S. Gutiérrez (2023). Keeping cool with poop: Urohidrosis lowers leg surface temperature by up to 6°C in breeding White Storks. *Ecosphere* 14(10): e4661. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4661>

Ceballos G., Dirzo R., Ehrlich J. P., Ponce E., Sierra R. (2016) Riquezas Naturales de México. Servicios Ambientales y Conservación. Fundación Cultural Telmex, México, 316 p.

Collin, P. H. (1988). Dictionary of Ecology and Environment. Collin Publishing.

Corsi, F.; De Leeuw y A. Skidmore (2000). Modeling species distribution GIS. En: Boitani L. y T. K. Fuller. Research Techniques in animal ecology: controversies and consequences. Columbia University Press, USA. Cap. 11, pp. 388-434.

De Fries RS, Hansen MC, Townshend J, Janetos AC, Loveland TR. (2000). A new global 1-km dataset of percentage tree cover derived from remote sensing. *Glob. Chang. Biol.* 6: 247–254.

De la Torre J. A. González-Maya J. F. Zarza H., Ceballos G., Medellín R. A. (2018). The jaguar's spots are darker than they appear: assessing the global conservation status of the jaguar *Panthera onca*. *Oryx* 52(2):300-315.

Diamond J. M. (1971). Ecological consequences of island colonization by south-west Pacific birds. I. Types of niche shifts. *Proceedings of National Academy of Sciences, USA*, 67:529–536. (doi:10.1073/pnas.67.2.529).

Dong, L., X. Yao, Y. Deng, H. Zhang, W. Zeng, X. Li, J. Tang, W. Wang (2022). Nitrogen deficiency in soil mediates multifunctionality responses to global climatic drivers. *Science of The Total Environment*, 838: Part 4, 156533. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156533>.

Elton, C. (1927). Animal ecology. London: Sidgwick & Jackson.

Fröhlich, A., Kotowska, D., Martyka, R. et al. Allometry reveals trade-offs between Bergmann's and Allen's rules, and different avian adaptive strategies for thermoregulation. *Nature Communications*, 14, 1101. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36676-w>

Garshelis, D. L. (2000). Delusions in Habitat Evaluation. Meaning Use, Selection, Importance. En: Boitani L. y Fuller T. K. (2000). Research Techniques in Animal Ecology. Columbia University Press, New York. Cap. 4, pp. 111-153.

Gause, G. F., *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins Company, Baltimore, USA.

Gavrilescu, M. (2021). Water, soil, and plants interactions in a threatened environment. *Water*, 13(19): 2746. <https://doi.org/10.3390/w13192746>

Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk* 34, 427–433.

Hall, L. S.; P. R. Krausman y M. L. Morrison (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173-182.

Herr, A. M. y L. P. Queen (1993). Crane habitat evaluation using GIS and remote sensing. *Photographic Engineering and Remote Sensing* 59:1531-1538.

Holt R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st. century. Ecological and evolutionary perspectives. *PNAS* 106 (suppl. 2) 19659-19665. www.pnas.org/CGI/doi/10.1073/pnas.0905137106

Holt R. D. (2013). Species coexistence. *Encyclopedia of Biodiversity*, pp. 667-678.

Hutchinson G. E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium* 22:415–427.

Kerr, R. M. (1986). Habitat mapping. En: A. Y. Cooperrider, J. B. Raymond y R. H. Stuart (eds.): *Inventory and monitoring of Wildlife habitat*. Bureau of Lands, Department of Interior, U. S., Denver, Colorado, pp. 49-72.

Krebs, C. J. (1985). *Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row.

Krebs, C. J. (1998). *Ecological Methodology*. Pearson Benjamin Cummings.

Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15:259–263.

Lemhkhul, J. F. y M. G. Raphael (1993). Habitat pattern around northern spotted owl locations on the Olympic Peninsula, Washington. *Journal of Wildlife*, 266:1241-1246.

MacArthur, R. H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39:599–619.

McCluney, K. E. (2017). Implications of animal water balance for terrestrial food webs. *Current Opinion in Insect Science*, 23:13-21. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.06.007>.

Mayhew, S. y A. Penny (1992). The concise Oxford dictionary of geography. Oxford University Press, Oxford, U. K.

Merriam-Webster (1981). Webster's third new international dictionary. Merriam-Webster, Chicago.

Miller E. T., Wood A. W., Baiz M., Welch A. J., Fleischer R. C., Dale A. S., Toews D. P. L. (2025). Reassessing niche partitioning in MacArthur's warblers: foraging behaviour, morphology and diet differentiation in a phylogenetic context. *Biological Letters*, 21:20250001. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2025.0001>

Moore, J. C. (2001). Diversity, Taxonomic Versus Functional. S Asher Levin (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*. Elsevier, pp. 205-215. <https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00078-X>.

Morowitz, H. J. (1980). The dimensionality of niche space. *Journal of Theoretical Biology*, Vol86, 2, 259-263. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(80\)90006-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(80)90006-5).

Morrison, M. L.; B. G. Marcott y R. W. Mannan (1992). *Wildlife-habitat relationships: Concepts and applications*. Madison, Wisconsin University Press.

Mundim K. C., Baraldi S., Machado H. G., Vieira F. M.C. (2020) Temperature coefficient (Q10) and its applications in biological systems: Beyond the Arrhenius theory. *Ecological Modelling*, 431, 109127. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109127>.

Odum, E. P. (1971). *Fundamentals of Ecology*. W. B. Saunders.

Olf, H., Ritchie, M., Prins, H. (2002). Global environmental controls of diversity in large herbivores. *Nature*. 415. 901-904. <https://doi.org/10.1038/415901a>.

Pérez M. R., Romero S. M. E., González H. A., Rosales M. S., Moreno S. F., Arriola P. F. J. (2019). Modelado de la distribución actual y bajo cambio climático de pinos piñoneros endémicos de México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 10(56). DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v10i56.613>

Polechová, J., Storch, D. (2019) Ecological Niche. B. Fath (ed.) *Encyclopedia of Ecology* (Second Edition). Elsevier, UK, pp. 72-80. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11113-3>.

Quiroz-González, N., L.G. Aguilar-Estrada. (2024). Viviendo en condominio: las macroalgas y la epibiosis en los ambientes marinos. *Cymbella* 10 (1-3): 19-27. DOI: <https://doi.org/10.22201/fc.24488100e.2024.10.1-3.2>

Schoener, T. W. (2009). Ecological Niche. En: Levin S. A. (ed.) The Princeton Guide to Ecology. Princeton University Press, pp. 4–13.

Smith, T., Boers, N. (2023). Global vegetation resilience linked to water availability and variability. *Nature Communications* 14, 498. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36207-7>

Stelfox, H. A. y G. R. Ironside (1982). Land/Wildlife Integration. Proceedings of a technical work-shop to discuss the incorporation of wildlife information into ecological wildlife surveys. Ecological Land Classification Series No. 17. Lands Directorate, Environment Canada.

Tilman, D. (1982). Resource Competition and Community Structure. Princeton, N. J., Princeton University Press.

U. S. Fish and Wildlife Service (USFWS) (1980a). Habitat as a basis for environmental assessment. Ecological Service Manual 101. Washington, D. C.: U. S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Division of Ecological Studies.

U. S. Fish and Wildlife Service (USFWS) (1980b). Habitat Evaluation Procedures (HEP). Ecological Service Manual 102. Washington, D. C.: U. S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Division of Ecological Studies.

Vanni, M. J., J. M. Duncan, M.J. González, M.J. Horgan, Competition Among Aquatic Organisms. (2009): Gene E. Likens (ed.) Encyclopedia of Inland Waters. Academic Press. Pages 395-404, <https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00201-5>.

Van Valen L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, 99: 377–389.

Verbesselt, J., Umlauf, N., Hirota, M. et al. (2016). Remotely sensed resilience of tropical forests. *Nature Climatic Change* 6:1028–1031. <https://doi.org/10.1038/nclimate3108>

Whittaker, R. H.; S. A. Levin y R. B. Root (1973). Niche, habitat, and ecotope. *American Naturalist* 107:321-338.

Zhang, X., S. Wu, X. Yan and Z. Chena (2016). A global classification of vegetation based on NDVI, rainfall and temperature. *International Journal of Climatology*, 37: DOI: 10.1002/joc.4847

Zonnevald, I. S. (1995). Land Ecology: an introduction to landscape ecology a base for land evaluation, land management and conservation. Amsterdam, SPB.