

GEORGE L. CLARKE

De la Harvard University y de la Woods Hole
Oceanographic Institution

ELEMENTOS DE ECOLOGÍA

Traducción de la segunda edición americana por el

Dr. MIGUEL FUSTÉ



EDICIONES OMEGA, S. A.

CASANOVA, 220
BARCELONA

	Págs.
Ciclo ecológico del océano	550
Productores	550
Consumidores	553
Productividad del ecosistema	559
Conceptos de productividad	560
Contingente actual	561
Relación con el desarrollo de la población	562
Determinación del nivel de equilibrio	563
Diferencias regionales	566
Materiales extraídos	569
Intensidad de producción	573
Inversión	577
Eficiencias	578
Productividad de la tierra y del agua	581
Conclusión	584
BIBLIOGRAFÍA	587
GUÍA PARA LA NUEVA BIBLIOGRAFÍA	603
NUEVA BIBLIOGRAFÍA PARA LA PRESENTE EDICIÓN	609
ÍNDICE ALFABÉTICO	625

CAPÍTULO I

IDEA GENERAL DE LA ECOLOGÍA MODERNA

Los seres vivos están rodeados de seres materiales y energías que constituyen su ambiente y mediante los cuales satisfacen sus necesidades vitales, siendo por ello insoslayable su estrecha relación con cuanto les rodea. El protoplasma, constituyente esencial de todo viviente, es asiento de un inmenso dinamismo y requiere un continuo intercambio de materia y energía. Del mismo modo, todo organismo precisa para conservar la vida de un continuado aporte de materia y energía, que sólo puede realizar mediante el intercambio con el mundo circundante. Ningún animal ni vegetal puede vivir aislado por completo gracias a su piel impenetrable o a su consistente caparazón, sino que, por el contrario, necesita: 1.º, incorporar energía del medio; 2.º, incorporar diferentes materiales; 3.º, eliminar los productos residuales. Tal intercambio del organismo con el ambiente puede considerarse como una «fisiología externa» que reviste la misma importancia que el adecuado funcionamiento de los mecanismos fisiológicos internos.

La acción del ambiente no está limitada al simple suministro de materia y energía a los seres vivos para colmar sus necesidades vitales. Como quiera que los animales o vegetales tienen, por así decirlo, abiertas sus fronteras al comercio exterior, pueden penetrar dentro de ellos materias nocivas, o sufrir influencias desfavorables. Así, por ejemplo, las algas que pueblan un curso de agua absorben el agua que necesitan para su metabolismo; pero, si son arrastradas al mar, la elevada salinidad puede determinar una fatal pérdida de agua para sus tejidos. Los animales que se encuentren en el mismo ambiente que dichas algas contribuirán en general a enriquecer al agua con sustancias útiles para la nutrición de los vegetales, pero estos mismos animales pueden también alimentarse de algas y, finalmente, destruir la población.

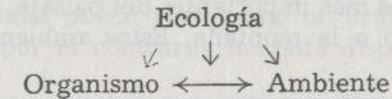
Para que un organismo pueda vivir, el ambiente debe reunir dos condiciones: 1.ª, proporcionar un mínimo de requisitos indispensables

para la vida; 2.ª, no contener ninguna condición desfavorable para aquélla. Si, como en el desierto del Sáhara, existe insuficiencia de agua, o bien escasea el oxígeno, como en la cumbre del Everest, o faltan materias nutritivas, como en lugares rocosos, los animales o las plantas no pueden satisfacer sus indispensables necesidades vitales. En otros lugares, cual ocurre en ciertos manantiales de agua caliente, puede existir una acumulación de sustancias nutritivas más que suficiente y abundante iluminación, pero la temperatura elevada es incompatible con la vida. Determinadas regiones, como ciertos suelos del sudoeste de los Estados Unidos, están completamente desprovistos de vegetación a consecuencia de la elevada concentración salina de los mismos. El valle de la Muerte o meseta de Dieng, en Java, posee abundante vegetación, pero carece en absoluto de vida animal por impedirlo la gran cantidad de anhídrido carbónico que surge a través de las grietas del suelo. Tales influencias excluyen por completo la vida, mientras que otras son desfavorables sin llegar a ser letales. No siempre resulta fácil descubrir en la Naturaleza el papel que cada uno de los factores desempeña, pero sí podemos estar seguros de que en todo momento las relaciones con el ambiente son insoslayables.

EL CONCEPTO DE ECOLOGÍA

El cometido de la Ecología es estudiar las relaciones anteriormente indicadas de los vegetales y de los animales con sus respectivos ambientes. En éstos, además de las influencias ejercidas por los agentes físicos, existen las resultantes de la actividad de los restantes vegetales y animales, y, para estudiar los intercambios e interdependencias anteriormente indicados, es preciso conocer previamente, tanto los propios organismos como sus respectivos ambientes. El ecólogo debe conocer, ante todo, los materiales con que trabaja. Debe tener buena idea de la clasificación y de la estructura de los vegetales y animales, así como de su funcionalismo. Al mismo tiempo deberá estar completamente al corriente de la naturaleza del ambiente en cuestión, tanto en lo que se refiere a los factores biológicos como a los no biológicos. Debe estar familiarizado con las diferentes clases de terrenos o suelos y con las diferentes propiedades del agua en el océano, lagos y ríos. No puede desconocer tampoco las especiales condiciones ambientales determinadas por los diferentes tipos de vegetación, ni las condiciones en que se verifica la circulación del agua y del aire en el suelo, así como los procesos dinámicos que tienen lugar en el mismo. Pero si bien la taxonomía, morfología

y fisiología de los organismos, así como la fisiografía de tierras y mares, son indispensables para la Ecología, no constituyen por ello el principal objetivo de la misma. Su atención se dirige al estudio de las *mutuas relaciones* entre el organismo y su ambiente:



La palabra «ecología» viene del griego *oikos*, que significa hogar o patrimonio; etimológicamente, la voz Ecología es, pues, el estudio de la «residencia» o de qué manera se mantiene el orden en la «casa» de la Naturaleza. Es interesante señalar que, aunque la palabra ecología deriva de la misma raíz que la palabra economía, lo que hoy entendemos por ecología no recibió ningún calificativo hasta transcurrido un siglo. Debido al carácter egocéntrico del hombre, estos estudios se iniciaron en lo que le rodea de manera inmediata, y hasta mucho después no se cayó en la cuenta de que lo que entendemos por economía humana no era más que un caso particular de una materia más amplia. Según Wells, Huxley y Wells (1939) «la ecología no es más que una mera extensión de la economía a la naturaleza animada». La economía y la sociología pueden concebirse como la «ecología humana» en un sentido amplio. El hecho de que las relaciones del hombre con su ambiente, tanto físico como social, constituyan una materia peculiar de la más alta importancia se refleja en el empleo creciente del término *ecología humana* en sociología y en otros campos.

El objetivo que perseguimos al estudiar la Ecología es comprender *las relaciones mutuas entre los organismos y sus ambientes respectivos bajo condiciones naturales*. Muchos biólogos no han tenido en cuenta este último requisito. Elton (1939) afirma que «los descubrimientos del propio Darwin, magnífico naturalista de campo, fueron la causa de que se encerrase todo el mundo zoológico dentro de los laboratorios, donde ha permanecido por espacio de más de cincuenta años, y de los que ahora empieza a salir al aire libre con todo género de precauciones». Los ensayos de laboratorio y los experimentos de campo son, indudablemente, de gran importancia para el estudio de las reacciones de los animales y vegetales, como ayuda para determinar su probable comportamiento en condiciones naturales. La ecología moderna va, pues, más allá de la mera descripción del habitat y de la descripción de sus habitantes, analizando *las relaciones causales y estudiando de manera coordinada los procesos constructivos y destructivos que se producen en la comunidad*.

EL CONCEPTO DE AMBIENTE

Al hacer referencia al ambiente natural se piensa, en primer lugar, en los elementos más importantes del paisaje, tales como el agua, el suelo, el desierto o la montaña. Estos ambientes pueden descri-

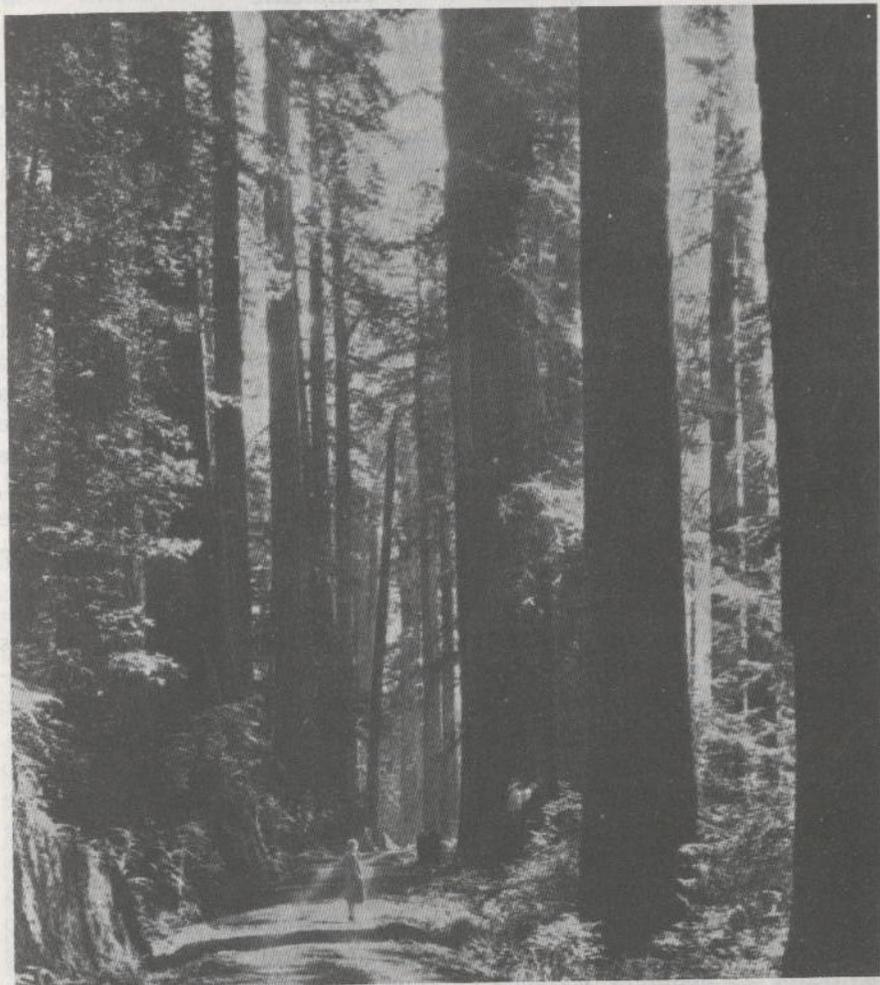


FIG. 1, 1. Bosque de secuoyas gigantes cerca de Crescent City, California, en el que se observan la intensa competición de los árboles entre sí y su profunda influencia sobre las condiciones reinantes debajo del dosel formado por sus copas.
(U. S. Forest Service.)

birse con mayor exactitud atendiendo a los diferentes factores físicos —diferencias de humedad, temperatura, composición de los materiales, etc.—, y biológicos. Pero también forman parte del ambiente otros organismos, de la misma manera que el suelo y las rocas, por lo que ningún animal puede vivir como un ermitaño, aislado de los demás, sino que, por el contrario, necesita disponer de varios otros

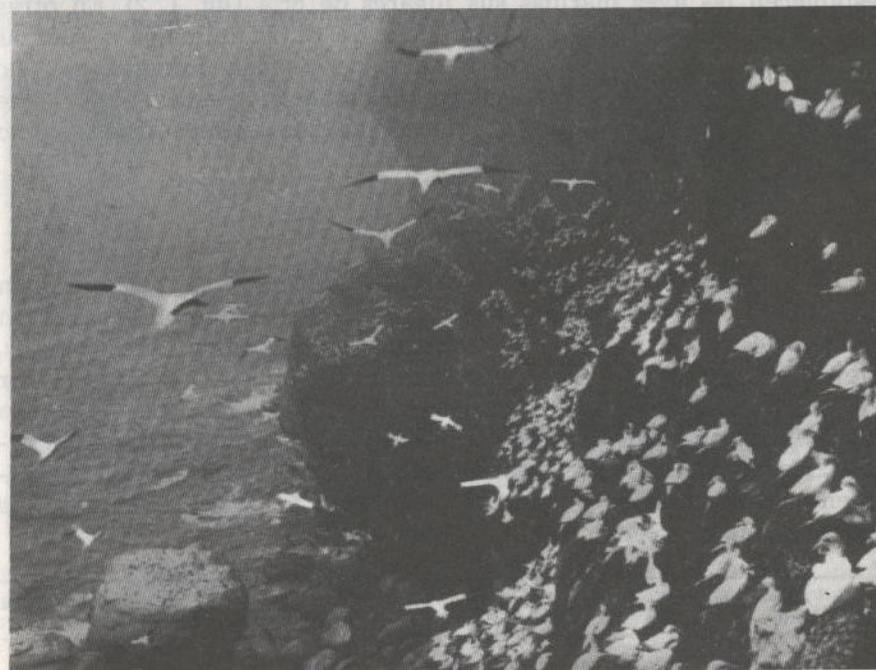


FIG. 1, 2. Lugar de cría de las bubias en la isla de Bonaventura, Quebec. Obsérvese la intensa competición por los lugares apropiados para el establecimiento de los nidos.
(Allan D. Cruickshank, National Audubon Society.)

organismos para utilizarlos como alimento. Los animales dependen directa o indirectamente de los vegetales verdes y muchos vegetales dependen, a su vez, de determinados animales, como, por ejemplo, los que necesitan a los insectos para la polinización. Algunos vegetales verdes pueden vivir independientemente durante cierto tiempo a expensas de la energía solar y de las materias minerales que toman del suelo, pero tan pronto como empiezan a desarrollarse los jóvenes planteles, aparecen en dicho momento las relaciones de competición.

El ambiente de cada organismo está constituido, pues, necesaria e inevitablemente, en parte, por otros organismos. Los animales y los vegetales compiten entre sí y se devoran o ayudan mutuamente, según los casos. Los organismos circundantes de la misma especie constituyen, por lo tanto, parte integrante del propio ambiente, lo que se manifiesta claramente en un espeso bosque de árboles (fig. 1, 1) o en el hacinamiento que se observa en los peñascos donde establecen las aves marinas sus lugares de cría (fig. 1, 2). En otras ocasiones, los efectos de la presencia de otros animales o plantas no son tan manifiestos, pero aunque no pueden fotografiarse, no por ello dejan de revestir decisiva importancia, y el ambiente debe considerarse siempre integrado tanto por los agentes físicos como por los biológicos, sean o no aparentes.

El ambiente crítico

No siempre son favorables para los organismos sus relaciones con el ambiente, y en ocasiones no pueden satisfacer cumplidamente en él sus necesidades y evitar determinados peligros. En muchos casos, elevados contingentes de jóvenes plantas o animales no logran salir airoso de la competición y son muy pocos los que sobreviven. Un buen ejemplo de la importancia de la mortalidad natural lo suministran los siguientes datos procedentes de un estudio sobre el crecimiento de los huevos y crías de caballa en la costa oriental de los Estados Unidos (Sette, 1943).

Fase de caballa joven	Duración	Mortalidad diaria
Desde la puesta hasta alcanzar los 10 mm de longitud.	40 días	14 %
Transición a la fase postlarvaria	Pocos días	30 %
Desde la fase postlarvaria hasta los 50 mm de longitud.	40 días	10 %

Estas cifras atestiguan la elevada mortalidad durante el desarrollo, así como la existencia de un período crítico durante la transición al estadio postlarvario. De cada millón de huevos de caballa puestos en el área a que se refiere la citada investigación, únicamente cuatro sobrevivieron, por término medio, hasta alcanzar el tamaño en el que el joven pez es ya capaz de valerse por sí mismo de una manera efectiva. Otros sucumbirían, indudablemente, antes de alcanzar el momento del desove.

El Servicio de Pesca y Protección a la Naturaleza de los Estados Unidos (The U. S. Fish and Wildlife Service) calculó que al comenzar

el año de 1944 vivían aproximadamente en Norteamérica 125 millones de patos. Cada pareja de estos animales pone, ordinariamente, de 10 a 16 huevos por término medio. Si todos los adultos y todos los huevos puestos en 1944 hubiesen sobrevivido, el número de patos se habría elevado en 1945 a unos 900 millones. No obstante, el recuento verificado al comenzar el año no rebasaba sensiblemente la cifra del año anterior, lo que indica que alrededor de 775 millones de patos murieron durante el año. Por otra parte, el número de patos muertos

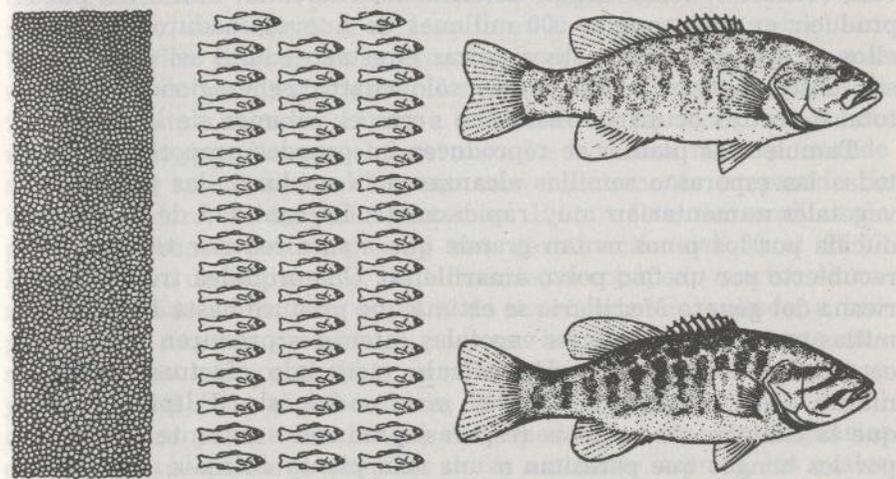


FIG. 1, 3. Representación esquemática de la mortalidad natural de la lubina negra de boca pequeña (*Micropterus dolomieu*). Sólo unos pocos ejemplares alcanzan la madurez no obstante los centenares de huevos producidos. (Hubbs and Eschmeyer, 1938.)

por los cazadores en 1944, deducido del número de licencias y de los relatos de caza, fue de unos 20 millones, o sea, menos del 3 % de la mortalidad total (Griscom, 1947). Es, pues, evidente, que un elevado porcentaje de la población murió por «causas naturales», no por la mano del hombre.

Un fenómeno desarrollado en el transcurso de la evolución y conducente a asegurar la supervivencia de las especies frente a esta elevada mortalidad natural, es la producción de ingentes cantidades de prole. La prodigiosa fertilidad de la Naturaleza es en cierto modo una medida de la acción destructiva motivada por el ambiente. En determinadas especies, en las que cada pareja produce millares o millones de huevos o semillas, sólo dos de ellos sobreviven, por término medio, mientras la población permanece estacionaria. múlti-

ples ejemplos podrían aducirse de la desproporción entre el inmenso número de descendientes producidos y el escaso número de sobrevivientes (fig. 1, 3). Los insectos son muy prolíficos. Se estima que la reina de los termites de una especie africana, después de un solo apareamiento pone huevos a una velocidad de uno cada pocos segundos y continúa la puesta con igual intensidad durante el resto de su vida. Un sencillo cálculo indica que cada reina deposita aproximadamente 30.000 huevos diarios o sean unos 100 millones durante su vida (Wheeler, 1923). Según determinados cálculos, una ostra puede producir en cada puesta 500 millones de huevos maduros. Si todos ellos se desarrollasen hasta alcanzar el estado adulto así como todos sus descendientes, transcurridas sólo cuatro generaciones la masa total de ostras ocuparía unas ocho veces el volumen de la tierra.

También las plantas se reproducen en grandes proporciones, y si todas las esporas o semillas alcanzasen la madurez, las poblaciones vegetales aumentarían muy rápidamente. La cantidad de polen producida por los pinos es tan grande que a su alrededor todo aparece recubierto por un fino polvo amarillento. Una orquídea tropical americana del género *Maxillaria* se estima que produce hasta 1.756.000 semillas por cápsula. Muchos vegetales inferiores producen esporas en cantidades astronómicas. Un cálculo moderado efectuado para el mildiu, *Sclerospora*, que ataca el maíz en las islas Filipinas, indica que la cantidad de conidios (esporas) producidos durante una noche por los hongos que parasitan a una sola planta de maíz, alcanza los 6 billones. Como quiera que la producción de conidios se verifica durante todas las noches por espacio de varios meses, la intensidad de la reproducción de estas especies rebasa todo lo imaginable (Weston, 1923).

Las adaptaciones de algunas plantas y animales a sus ambientes respectivos son tan eficientes que les permiten subsistir e incluso incrementar el número de individuos, no obstante el ritmo lento de su reproducción. Se estima que durante toda su vida el elefante pone al mundo únicamente seis crías, las cuales, a pesar de su número reducido, serían suficientes para cubrir la superficie de África si sobreviviesen todas. Un ritmo de reproducción todavía más lento es el de los árboles gigantes de California (*Sequoia gigantea*), los cuales no producen sus primeras semillas antes de alcanzar los 175 ó 200 años de vida, a pesar de lo cual esta especie es todavía capaz de aumentar la población.

Como quiera que ninguna especie vegetal o animal aumenta indefinidamente el número de individuos que la componen, es forzoso admitir, pues, que, tanto si su reproducción es rápida como si es

lenta, los individuos supernumerarios son eliminados. Generalmente, la mayoría de los jóvenes mueren en edades tempranas, por lo que, en términos actuariales, puede afirmarse que su esperanza de vida es escasa. El hombre constituye, a este respecto, una excepción de importancia, ya que la civilización ha originado un fuerte incremento de la esperanza de vida, con todas las secuelas económicas y sociales inherentes al mismo con las que debemos enfrentarnos.

La gran mayoría de vegetales y animales mueren tempranamente en la Naturaleza, no a consecuencia de algún fallo de sus mecanismos internos, sino debido a su fracaso en la competencia con el ambiente exterior. Cuando los huevos de peces se mantienen en buenas condiciones en las piscifactorías, la mayor parte sobreviven; tan sólo un reducidísimo número muere a consecuencia de trastornos mecánicos o fisiológicos durante el desarrollo. De la misma manera, cuando se siembran semillas en el terreno convenientemente preparado de un invernadero, la mayoría germinan. En un lote de semillas de plantas herbáceas se comprueba una germinación del 80 al 95 %. En un cultivo de laboratorio, las larvas de un copépodo marino alcanzaron el estado adulto con un 80 % de supervivientes, cuando, a juzgar por el número de huevos puestos, habría sido suficiente una supervivencia inferior al 0,5 % para mantener la población (Johnson y Olson, 1948). En el laboratorio, estos copépodos se hallaban al abrigo de los predadores, de las enfermedades y de las exigencias de los factores físicos y químicos de su ambiente normal, los cuales habrían eliminado normalmente más de 995 larvas de cada 1000.

Es indudable que determinados individuos nacen con taras congénitas en su anatomía o en su funcionalismo, pero escasean los datos referentes a la frecuencia de genes letales en las poblaciones salvajes, cuya influencia es probablemente muy débil. Investigaciones llevadas a cabo en moscas de los frutales, salvajes, indican que únicamente alrededor del 20 % del total de huevos puestos dejan de desarrollarse hasta el estado adulto, debido a causas genéticas. La mayoría de estos «letales» sucumben a consecuencia de fallos en sus relaciones con el ambiente, determinados por factores genéticos más bien que por perturbaciones en sus mecanismos internos.

Los pocos animales o vegetales que escapan a la muerte y logran alcanzar la madurez tienen una existencia muy precaria. Sobre sus cabezas se cierne una verdadera espada de Damocles, ya que existe siempre la posibilidad de que la acción del ambiente se intensifique y elimine a la población, lo que efectivamente ocurre en determinadas ocasiones. Un ejemplo notable de la completa destrucción de una población de aves es lo ocurrido en Minnesota, donde una

tardía tempestad de invierno causó la muerte de centenares de ejemplares del pájaro escribano de Laponia (fig. 1, 4). Otro buen ejemplo de mortalidad masiva es la asfixia de numerosos peces bajo el hielo de un lago (fig. 1, 5). En estos casos, ciertos agentes físicos del ambiente actuaron con inusitada intensidad, determinando la muerte de toda la población local.



FIG. 1, 4. Ejemplares del pájaro escribano de Laponia hallados muertos sobre la superficie helada de un lago de Minnesota, después de una gran tormenta de invierno. (T. S. Roberts, *Minnesota Museum of Natural History*.)

En ocasiones, son los agentes biológicos los que rebasan ampliamente los límites tolerables. Así, por ejemplo, los habitantes del nordeste de los Estados Unidos realizaban antiguamente excursiones domingueras a los inmediatos extensos bosques de castaños con objeto de recoger su fruto. En la actualidad, un árbol de esta especie constituye una rareza en aquellas comarcas, debido a los estragos producidos por un hongo que se extendió por los Estados del nordeste e hizo desaparecer los bosques de castaños entre 1910 y 1930.

Si el lento, pero decisivo, aumento de la actividad destructora del ambiente trasciende, más allá de un área localizada, a todo el ámbito de una determinada especie, sus efectos adquieren mayor

importancia, y pueden incluso determinar la completa extinción de dicha especie. Ello ha ocurrido en múltiples ocasiones. La extinción del pato del Labrador y de la paloma silvestre de Norteamérica (*Passenger pigeon*), son relativamente recientes; muchas otras, como el bisonte americano, se habrían extinguido por completo de no haber existido cotos protegidos. Se desconoce el número



FIG. 1, 5. Masas de peces muertos depositados sobre la costa, después de la desaparición del hielo en el lago Okoboji oriental, en el noroeste de Iowa. Las percas, carpas y otros peces perecieron por falta de oxígeno debajo del hielo después de la muerte de una densa formación de algas. (Prescott, 1939, *AASS Pub. No. 10*.)

de especies que en el transcurso del tiempo han sucumbido frente a la acción del ambiente. Conocemos en la actualidad alrededor de unas 21 000 especies de vertebrados extinguidos, y se ha descrito un número todavía más elevado de plantas superiores igualmente desaparecidas. Si se tiene además en cuenta el número de vertebrados y vegetales superiores cuyos restos no han sido descubiertos hasta la fecha, así como el de especies de invertebrados y vegetales inferiores extinguidos, se obtiene una idea sobre lo precario de la existencia en este mundo.

Por si la acción destructora del ambiente no fuese lo suficientemente intensa en la Naturaleza, el hombre ha contribuido a incre-

mentarla en grandes proporciones a medida que la civilización ha ido «avanzando». Como repetidas veces se pondrá de manifiesto en lo que sigue, mediante un adecuado conocimiento de los principios ecológicos, el hombre puede utilizar muchos recursos naturales, sin necesidad de echarlos a perder. En algunos casos, incluso la abundancia y variedad de la fauna y flora naturales han mejorado a consecuencia de la actividad humana. Si se tienen en cuenta, además, los



FIG. 1, 6. Terreno en avanzado estado de alteración cerca de Leadville, Colorado, donde una intensa tala causó la desaparición del bosque. Después de desaparecer los árboles, se inició la denudación e intensa erosión del suelo. (U. S. Forest Service.)

cultivos, llegaremos a la conclusión de que el hombre ha impulsado considerablemente el desarrollo de la vida animal y vegetal. Pero, desgraciadamente, el aprovechamiento inteligente de los recursos biológicos no ha sido siempre la regla. Poblaciones enteras de mamíferos y aves han sido objeto de intensas persecuciones a fin de obtener sus pieles o sus plumas. Extensas praderas han sido devastadas y muchos bosques talados por completo (fig. 1, 6).

Además de la destrucción directa de buena parte de la vegetación natural y de muchos animales salvajes, todavía se han causado daños más importantes al producirse graves contaminaciones en lagos, ríos y puertos, daños irreparables a los suelos y pérdida de las

reservas de agua en el suelo (fig. 1, 7). La triste historia de la destrucción por parte del hombre de las riquezas naturales en todo el Mundo, ha sido objeto de varios relatos y la necesidad de una inteligente conservación de las mismas, así como las medidas adoptadas en los Estados Unidos para llevarla a cabo han sido resumidas por Gustafson, Guise, Hamilton, y Ries (1949), por G. H. Smith (1950)



FIG. 1, 7. Erosión del suelo y subsiguiente abandono de granjas en Oklahoma. Obsérvense los desastrosos efectos económicos y sociales de las prácticas agrícolas realizadas sin tener en cuenta las posibilidades ecológicas de la región. (U. S. Soil Conservation Service.)

y otros. Bastará hacer aquí, de nuevo, hincapié en el hecho de que tanto los animales como los vegetales están sometidos en la Naturaleza a múltiples peligros. El ambiente natural ocasiona la muerte de la mayor parte de los jóvenes organismos y en ocasiones puede variar de tal modo que llegue a causar la muerte de todos los miembros de una determinada población. El hombre es una parte insoslayable del ambiente. Con su inteligencia puede contribuir a la conservación de los lugares expuestos a peligros, e incluso puede mejorar la productividad de los ambientes naturales. Pero también es capaz, ininteligentemente, de acelerar su destrucción.

En los anteriores ejemplos de destrucciones y extinciones en masa es manifiesta la acción devastadora que puede ejercer el ambiente, con la colaboración del hombre o sin ella. Pero por cada una de estas acciones espectaculares existen millares de circunstancias en las que no tiene lugar ninguna acción catastrófica, pero en las cuales los factores del ambiente ejercen, no obstante, una influencia decisiva de manera sutil o embozada.

Esta actuación solapada de los factores ambientales puede apreciarse quizá con mayor facilidad atendiendo a su acción sobre las especies consideradas aisladamente. La dispersión geográfica de cada especie está determinada por la acción selectiva de las fuerzas exteriores. Cada especie ejerce presión contra sus límites y tiende siempre a extender su área de dispersión, mantenida continuamente en jaque por los factores físicos y biológicos del ambiente, que eliminan a los individuos que se extienden demasiado lejos, invadiendo áreas en las que las condiciones no son ya tolerables. En los períodos en que no se producen fluctuaciones anómalas en los límites del área habitada por una determinada especie, el efecto destructivo del ambiente puede no ser espectacular, ya que, de ordinario, sólo unos pocos individuos son eliminados en cualquier momento o lugar.

El ambiente puede, pues, determinar de manera eficiente, pero callada, la dispersión geográfica de una especie. Las fluctuaciones en el ambiente pueden incluso permitir algunos cambios en los límites de la distribución al variar las condiciones sin ninguna mortalidad particularmente elevada. Un ejemplo de esta posibilidad lo ofrecen los datos de las pesquerías, referentes a la captura de la pescada a lo largo de la región central de la costa atlántica de los Estados Unidos. Este pez, que se vende en los mercados de Nueva York con el nombre de «trucha de mar» se capturaba con anterioridad a 1895 únicamente en aguas del cabo Cod. Durante este año y en los sucesivos, se extendió esta especie hacia el norte del citado cabo, y en 1901 la captura alcanzó volumen suficiente para abastecer regularmente a una pesquería. Sin embargo, en 1907, el número de individuos descendió de tal modo, que la pesquería hubo de ser abandonada y desde entonces no ha podido establecerse de nuevo al norte del cabo Cod. Durante aquellos seis años no ocurrió ningún cambio importante en las aguas oceánicas alrededor de dicho cabo. Fue algún cambio sutil, alguna variación inadvertida en las condiciones ecológicas, la que permitió a la pescada extenderse a corta distancia y por breve tiempo, e hizo retroceder de nuevo, más tarde, el límite septentrional de dicha especie.

No obstante, en determinadas ocasiones, el ambiente puede cambiar de tal modo que permita grandes variaciones en el número de los organismos, como en los casos de las plagas de ratones o de insectos de que trataremos más adelante. Generalmente, sin embargo, las fluctuaciones en los límites y en la abundancia de animales y vegetales son menos violentas. Con todo, en la mayoría de estas oscilaciones poco espectaculares, el ambiente sigue ejerciendo la regulación vital del número de individuos de cada especie. Para descubrir las causas de estas fluctuaciones, que revisten en ocasiones gran importancia económica, deben conocerse con precisión las relaciones esenciales entre el organismo y su ambiente.

La acción cotidiana del ambiente restringiendo la expansión geográfica y la abundancia de los organismos, ejerce otros efectos importantes. La producción de mayor número de retoños vegetales y de jóvenes animales a fin de que puedan sobrevivir, determina una continua lucha por la existencia, con la consiguiente supervivencia de los más aptos. Ello constituye un factor esencial en el proceso evolutivo, como fue señalado ya por un ecólogo eminente llamado Darwin mucho antes de que el término ecología fuese de uso corriente. Por medio de su acción sobre los individuos, el ambiente regula, indirectamente, la comunidad natural. Determina el carácter del conjunto de la población, al establecer cuáles son las especies que pueden existir en dicha área y el número de individuos de cada una de ellas. Mediante regulación de la alimentación, del crecimiento y de otras actividades de cada uno de los componentes, el ambiente regula el dinamismo de la población.

EL DESARROLLO DE LA ECOLOGÍA

Ecología vegetal y animal

La palabra «oecology» fue empleada por primera vez en el año 1869 por el zoólogo alemán Haeckel, pero no hizo su aparición en público hasta 1895, cuando el botánico danés Warming publicó una memoria sobre geografía vegetal ecológica. En su ortografía moderna, fue adoptada más tarde por los zoólogos. En aquel momento y por espacio de mucho tiempo, botánicos y zoólogos trabajaron a menudo de manera completamente independiente, por lo que no es de extrañar que la ecología vegetal y la animal se desarrollasen en un principio independientemente, siendo de lamentar que todavía exista la tendencia a separar los dos campos. Según se ha compro-

bado actualmente, una más amplia inteligencia de la ecología de los animales implica necesariamente la consideración de los vegetales que forman parte del ambiente, mientras que el estudio de la ecología vegetal será forzosamente incompleto si no se atiende a la influencia ejercida por los animales. Sin embargo, tanto los ecólogos como los biólogos en general, han tardado en advertir que muchos de los principios de la Ecología son comunes a vegetales y animales.

El ecólogo moderno se esfuerza en el conocimiento de la influencia fundamental de los factores ambientales y en perfilar conceptos generales, tales como acción limitante, competición, crecimiento de la población, y otros por el estilo. Estos principios tienen aplicación tanto a los vegetales como a los animales de la región estudiada, pero para muchos conceptos, tales como cadena de alimentación y dinámica del intercambio de energía, tanto los vegetales como los animales *deben* considerarse conjuntamente. El término ecología incluye, pues, necesariamente, las mutuas relaciones de todo género de organismos con el ambiente.

La ecología de los habitats y de los individuos

Al iniciarse el desarrollo de la Ecología, un buen número de ecólogos dedicaron su atención al estudio de las relaciones con el habitat, esforzándose en una mejor descripción del mismo y de la influencia que ejerce sobre los vegetales y animales que en él se encuentran. Se estudiaron, en primer lugar, los caracteres físicos y después las influencias biológicas. Al estudio del habitat y de sus efectos se le designa frecuentemente como *ecología del habitat*.

Otros ecólogos, en vez de dedicarse a la descripción de los ambientes partieron de la investigación de los vegetales y animales considerados individualmente, dirigiendo su atención hacia las necesidades y las reacciones del organismo, así como sobre la influencia que sobre él ejercen los factores ambientales. De esta manera se inició el estudio de la ecología del individuo, designada con el nombre de *autoecología*.

La ecología de las poblaciones y de las comunidades

Mientras los ecólogos se dedicaban preferentemente al estudio del habitat, otros biólogos con preocupaciones ecológicas atendían al hecho de que al constituirse los grupos aparecen nuevas relaciones mutuas. Ningún animal ni vegetal vive aislado por completo, y cuando se constituyen grupos de individuos de la misma especie aparecen

nuevos efectos. Supongamos que cien árboles crecen aisladamente, muy distanciados entre sí, en una pradera. La sombra de cada uno de ellos girará a su alrededor durante el día de tal manera que el suelo situado al pie de cada árbol recibirá la luz solar, por lo menos, una vez al día. Si, por el contrario, estos mismos árboles creciesen juntos constituyendo una arboleda, la sombra de cada uno de ellos interferiría con la del siguiente, lo que determinaría la existencia continua de sombra debajo de ellos. El efecto de los árboles del bosque sobre la temperatura, la evaporación y aireación del suelo diferiría por completo del determinado por árboles ampliamente espaciados. Las interdependencias que resultan de una agregación de individuos de la misma especie pueden ser muy complejas, como puede observarse en una colonia de insectos. El volumen de una población de animales o vegetales, así como el ritmo de su crecimiento, están regulados tanto por las relaciones mutuas de los miembros que integran la población como por las que se establecen entre ellos y el ambiente. Al estudio de las relaciones entre grupos de organismos se le da el nombre de *ecología de población*.

Cuando entran en juego varias especies vegetales y animales, como ocurre de ordinario en una comunidad natural, aparecen todavía nuevas complicaciones. En el ejemplo antes citado, existiría una vegetación muy diferente debajo de los cien árboles aislados que si éstos creciesen juntos formando un bosque, por lo que las especies de animales asociadas con las plantas diferirían notablemente en los dos casos. En los múltiples habitats diferentes se observan efectivamente comunidades muy dispares de vegetales y animales. Ciertas especies viven juntas estableciéndose entre ellas una mutua relación, en cuyo caso se dice que constituyen una comunidad natural. El estudio de las relaciones de los animales y vegetales que constituyen una comunidad recibe el nombre de *ecología de la comunidad* o *sinecología*.

El desarrollo de los diferentes aspectos de la ecología que acabamos de mencionar es debido en parte al hecho de que la ecología vegetal y la animal se han desarrollado por lo general con independencia. Las comunidades vegetales son quizá más manifiestas que las constituidas por animales, ya que, en las plantas, la vegetación como un todo es a menudo más aparente, mientras que tratándose de animales tiende a considerarse a los individuos en primer lugar. Al hecho de ser menos aparentes las comunidades animales se debe a que empezase a considerárselas más tardíamente. Por tales motivos las comunidades animales y vegetales fueron concebidas primero y estudiadas más tarde de manera independiente.

Al irse desarrollando la Ecología, se cayó en la cuenta de que los animales que pueblan un área determinada no constituyen una unidad completamente aislada de las plantas que se encuentran en ella. Es verdad que en determinadas ocasiones, como ocurre, por ejemplo, en los desiertos, las interrelaciones entre animales y vegetales pueden ser menos decisivas que la dependencia de ambos respecto a los factores físicos del ambiente. No obstante, y debido tanto a la dependencia fundamental de los animales respecto a las plantas verdes como a las influencias generalmente importantes que se ejercen en sentido inverso, los animales y los vegetales de una región deben considerarse en todo momento como factores integrantes de una misma comunidad. La taxonomía animal enumera la fauna de una región determinada y la taxonomía vegetal hace lo propio con la flora. El conjunto de la fauna y de la flora constituye la biota de la región. En este sentido, la ecología moderna considera a la comunidad integrada por vegetales y animales como una *comunidad biótica*. Es obvio afirmar que la comunidad existe en virtud de las adecuadas reacciones de los individuos que la integran. Por consiguiente, no existe un límite tajante entre la ecología del individuo y la ecología de la comunidad. En los capítulos siguientes se considerarán con mayor detalle todos los conceptos que quedan indicados.

El complejo ecológico

Hemos formulado el concepto de comunidad biótica como la completa asociación de vegetales y animales interdependientes que habitan en un área determinada. Un paso más nos lleva a considerar las condiciones físicas de la misma, tanto en relación con la comunidad como con el individuo. Los organismos reaccionan, no sólo entre sí, sino también con las condiciones físicas del ambiente, por lo que constituyen en conjunto un *complejo ecológico*, o *ecosistema*.

La Ecología, como otras disciplinas, pasó primero por una etapa meramente descriptiva, durante la cual se elaboraron listas de los animales y vegetales presentes en localidades características, así como datos cuantitativos referentes a las condiciones físicas y químicas de las áreas en cuestión. Con el tiempo, todos los habitats importantes fueron objeto de estudios especiales, incluyendo los bosques, praderas, desiertos, montañas y regiones acuáticas. Las investigaciones referentes a determinados habitats dieron lugar a ciencias tales como la Silvicultura, la Oceanografía y la Limnología. En otras ocasiones, los estudios de tipos de ambiente especiales no recibieron nombres específicos.

Al estudiarse con creciente intensidad ambientes característicos y sus biotas, se cayó en la cuenta de que el complejo ecológico no podía considerarse como un grupo estático de animales y plantas junto a las condiciones climáticas. El ecosistema no es un grupo de museo que permanece incambiado mientras desfilan ante sus vitrinas generaciones tras generaciones de visitantes. La comunidad, lo mismo que el individuo, no puede seguir existiendo sin cambios e interdependencias; lo mismo que aquél, constituye un algo dinámico, cambiante. Por ello el punto de vista funcional fue adquiriendo cada vez mayor importancia a medida que se iba constituyendo la moderna Ecología. Sears (1939) hizo hincapié en ello al afirmar que, «cuando el ecólogo penetra en un bosque o en un prado, no mira simplemente lo que allí hay, sino lo que allí ocurre».

A medida que la acción del ambiente fue estudiándose con mayor detalle, se vio la conveniencia de considerar sus influencias como factores ecológicos. Los investigadores tuvieron primeramente la impresión de que todos los factores ambientales ejercían sobre el organismo una acción de carácter unilateral; pero, al penetrar en el conocimiento de la situación en la Naturaleza, comprobaron que, no sólo dichos factores afectan al organismo, sino que también el organismo afecta a su ambiente. Tal acción recíproca se observa, en primer lugar, en relación con los agentes físicos del habitat. Así, por ejemplo, la luz desempeña un importante papel en el crecimiento de los árboles; pero, al mismo tiempo, los árboles regulan la cantidad de luz que se encuentra por debajo de ellos. De modo análogo, las sustancias nutritivas y el oxígeno disueltos en un charco de agua influyen sobre el desarrollo de los seres acuáticos que en él viven; pero, a su vez, las actividades de estos pobladores modifican aquellos factores. El crecimiento de los vegetales hace disminuir la cantidad de materias nutritivas disueltas, mientras que la respiración de los animales consume oxígeno y aumenta la concentración de anhídrido carbónico en el agua. Por consiguiente, el ambiente recibe determinados materiales de los organismos que en él viven y a su vez les suministra materiales indispensables para su desarrollo. El hecho de que las actividades vitales de los seres vivos introduzcan cambios regulares en el ambiente fue puesto de manifiesto especialmente por A. C. Redfield, en 1941, en las conferencias pronunciadas en el Lowell Institute, bajo el título de «La fisiología del ambiente».

Animales y plantas modifican las características biológicas de su ambiente de la misma manera que los factores no vivientes. Al considerar la actividad de un animal carnívoro, como, por ejemplo, una raposa que caza los conejos, nos fijamos quizás, en primer lugar, en

la influencia de la acción depredadora que hace disminuir el número de estos roedores. Pero si enfocamos la cuestión desde otro punto de vista, resulta claro que la abundancia de conejos influye también en la población de zorras. El rápido crecimiento de estos animales y un ritmo intenso en su reproducción sólo son posibles si el número de conejos es elevado y disponen por consiguiente de abundante alimentación, pero el número de zorras puede restringirse drásticamente si los conejos escasean. De la misma manera, cuando observamos un rebaño de ovejas en un prado, consideramos primeramente la actividad desempeñada por estos animales al ir pasciendo la hierba para su alimentación, pero, al mismo tiempo, sus dientes cortantes van cercenando los planteles de árboles que crecen entre el césped, y sus excrementos abonan al prado. Si no fuese por la presencia de las ovejas, no sería posible la existencia continuada del césped. Resulta, pues, que las ovejas y las plantas del césped constituyen un sistema integrado.

La noción de que los organismos y su ambiente forman un sistema recíproco, constituye el punto de vista de la mayoría de ecólogos modernos. En las diferentes situaciones que se presentan en la Naturaleza, el ambiente afecta a los organismos presentes y, en mayor o menor grado, éstos afectan a su vez al ambiente. Clements propuso los siguientes términos para describir las relaciones que acabamos de indicar:

Acción = habitat → organismo

Reacción = organismo → factores físicos

Co-acción = organismo → organismo

La comunidad, a la cual Sears (1950) califica muy oportunamente de «paisaje viviente», se mantiene por sí misma como una unidad de trabajo, en la que tienen lugar todos los intercambios precisos, de manera más o menos equilibrada, en un equilibrio no estático, sino dinámico. El concepto funcional de la comunidad y de la acción recíproca entre el ambiente y sus pobladores nos lleva mucho más allá que la mera noción descriptiva. El progreso que supone este enfoque moderno de la ecología es análogo al conocimiento más preciso de la organización y funcionamiento interno de un animal determinado, cuando al punto de vista y a la técnica del anatomista se añaden los del fisiólogo. La moderna Ecología puede por tanto concebirse como la «fisiología» del complejo ecológico en el sentido de que se ocupa en los aspectos funcionales de las interacciones, cambios y acoplamientos de los miembros de la comunidad y de su ambiente respectivo.

OBJETO DE LA ECOLOGÍA

Taylor (1936) afirmó que la «Ecología es la ciencia de todas las relaciones de todos los organismos con todos sus ambientes». Como quiera que los vegetales y animales pueden ser muy abundantes y diversos, y las condiciones ambientales extremadamente variables, el campo de acción de la Ecología es muy amplio. Sin embargo, la principal tarea de la Ecología consiste en perfilar los principios generales que regulan la actividad de la comunidad y de sus partes integrantes. Estos principios pueden aplicarse a la interpretación de las actividades particulares de las diferentes plantas y animales sometidos a las condiciones de una situación determinada.

Aunque la fauna y la flora de una región pueden clasificarse y describirse y aunque los agentes físicos que en ella actúan puedan individualizarse convenientemente, ni la descripción de la biota, ni la del habitat, constituyen propiamente una investigación ecológica. Por lo mismo, no puede considerarse ecólogo a una persona que se levanta al romper el día y elabora una lista de todos los pájaros que ve sin relacionar su presencia con otros factores. A la Ecología moderna conciernen las interdependencias funcionales entre los seres vivos y lo que les rodea. Aunque la Ecología es esencialmente una ciencia de campo, antes de proceder al estudio de una situación natural, en la que la multiplicidad de las actividades ecológicas puede ser realmente sorprendente, es preciso adquirir previamente una noción de los principios y problemas generales de la Ecología.

Debido al desconocimiento de los principios ecológicos, los esfuerzos de conservadores bien intencionados y agrónomos están frecuentemente mal encaminados. Se cuenta que unos rancheros creyeron que los coyotes hacían desaparecer sus ovejas, por lo que decidieron dar muerte, por todos los medios a su alcance, a cuantos coyotes pudieran localizar en muchas millas alrededor. El exterminio de los coyotes fue seguido de cerca por un extraordinario incremento del número de conejos, ratones de campo y otros pequeños roedores de la región que causaron graves destrozos en la hierba de los prados. Cuando se percataron de esta proliferación cambiaron brusca-mente de táctica, cesando en la matanza de coyotes y elaborando un plan para el envenenamiento de los roedores. Entonces los coyotes, procedentes de otras regiones vecinas, comenzaron a multiplicarse, pero debido a la escasez de roedores para su alimentación, se vieron obligados a recurrir a los jóvenes corderillos como única fuente de alimento disponible.

Un cabal conocimiento de los principios ecológicos constituye el fundamento para nuevas investigaciones, no sólo de las relaciones fundamentales de la comunidad natural, sino también en el campo de algunas ciencias que tratan de ambientes determinados tales como bosques, suelos, océanos o aguas continentales. La Ecología tiene muchas aplicaciones prácticas en la agricultura, peritajes biológicos, regulación de la caza, vigilancia de plagas, silvicultura y biología pesquera. El conocimiento de la Ecología es indispensable para la inteligente conservación del suelo, bosques, vida salvaje, reservas de agua y pesca.

En un sentido más amplio, la Ecología nos interesa también en cuanto a ciudadanos, ya que nos ilustra acerca de la actividad de la Naturaleza. Además, debe tenerse en cuenta que el hombre es uno de los elementos más importantes del ambiente, en el que ejerce siempre una influencia modificadora, que, si no es convenientemente graduada, tiene a menudo carácter destructivo. El hombre es también un organismo rodeado por un ambiente, hecho tenido particularmente en cuenta en el desarrollo de la *ecología humana*. Por consiguiente, el conocimiento de los principios generales de la Ecología es de interés para la adecuada comprensión de las relaciones humanas, de la misma manera que el estudio de la Zoología general constituye una base adecuada para la Medicina. Al igual que otros animales, el hombre se halla sometido al influjo de los factores físicos de su ambiente, depende absolutamente de otras especies y debe acomodarse con otros individuos de su misma especie. En la actualidad, el hombre sufre la consecuencia de la falta de estos acoplamientos.

INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LA ECOLOGÍA

El estudio de la Ecología debe iniciarse con una introducción analítica dedicada a la descripción de los diferentes factores ambientales en particular y a la consideración por separado de las diferentes actividades de los organismos, como primer paso para la general comprensión de la interacción dinámica entre el ambiente, considerado globalmente, y todos sus habitantes.

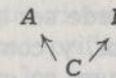
Las relaciones fundamentales se comprenden más fácilmente si se analizan en primer lugar las situaciones más sencillas. Compárense, por ejemplo, las dependencias ecológicas de un alga que vive en alta mar, próxima a la superficie, con las de un árbol que crece en tierra firme. Los tejidos del alga reciben la energía necesaria

directamente del sol, y también de manera directa, llevan a cabo el intercambio de materiales con el agua que los rodea, muy uniforme y constante en lo que a los factores ecológicos se refiere. En cambio, el árbol se encuentra en parte en la luz y en parte en la obscuridad. Una parte del árbol está rodeada por la atmósfera, con grandes variaciones de temperatura y humedad, y otra parte se encuentra en el suelo, donde está sometida a una temperatura muy diferente y bañada alternativamente por el aire y por el agua. La parte emergida del suelo está rodeada por una serie de organismos, muy distintos de los que se encuentran alrededor de la parte enterrada.

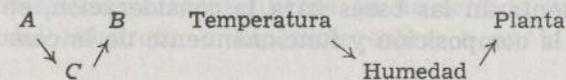
Otra razón para proceder a una introducción analítica es que ésta resulta muy adecuada para poner de manifiesto los factores limitantes. Todos los animales y todas las plantas tienden a crecer, reproducirse y expansionarse a no ser que se lo impida alguno de los factores ambientales. El primer factor que detiene el crecimiento o la expansión del organismo recibe el nombre de *factor limitante*. No siempre resulta fácil individualizar el factor limitante, pues, en ocasiones, la acción limitante corre a cargo de dos o más factores conjuntamente. Sin embargo, resulta del máximo interés, siempre que ello resulte factible, determinar cuál o cuáles agentes regulan la tendencia natural de vegetales y animales a incrementar su tamaño, número y extensión. En la investigación de cualquier área natural, se observarán necesariamente correlaciones entre el ambiente y las actividades de los organismos que en él se encuentran. El análisis de las acciones desempeñadas por los factores individuales que actúan en el habitat, es necesario para determinar cuáles de los factores correlacionados son efectivamente factores causales. Supongamos, por ejemplo, que descubrimos una correlación entre la presencia del factor *A* y el organismo *B*. ¿Debemos concluir necesariamente de ello que *A* es la causa de la presencia de *B*?

$A \rightarrow B$

Puede, en efecto, ocurrir que no exista ninguna relación causal directa entre *A* y *B*, sino que ambos estén regulados por un tercer factor, *C*.



O bien que el factor *A* influya sobre *C*, el cual a su vez lo haga sobre *B*, del siguiente modo:



Al considerar separadamente los factores del ambiente, con objeto de distinguir y apreciar la influencia de cada uno de ellos, debe tenerse siempre bien presente que en la Naturaleza no actúan nunca solos. Animales y vegetales se hallan sometidos, simultáneamente, a múltiples influencias y el efecto de un factor determinado es frecuentemente modificado por la acción de los restantes. La «vida real» del organismo, de la que dependen su desarrollo, distribución y multiplicación, lleva necesariamente aparejada la actuación continua y simultánea de todos los factores presentes y también las influencias que intervinieron en estadios anteriores de la vida del organismo.

Existe una importante diferencia en lo que se refiere a la medida en que los factores pueden ser modificados por los organismos vivientes. Algunos rasgos del ambiente son prácticamente inalterables por las acciones de los organismos en él presentes; son los *factores inalterables* o *conservadores*. Un buen ejemplo de ellos es la salinidad de los océanos, ya que, debido al gran volumen de agua que contienen, la concentración salina no es alterada perceptiblemente a pesar de que los animales y vegetales que los pueblan estén añadiendo o extrayendo sales continuamente. Los *factores alterables* o *no conservadores* del ambiente son susceptibles de modificaciones debidas a los habitantes del área. Así, por ejemplo, el oxígeno contenido en un pequeño estanque puede disminuir tanto, debido a la actividad respiratoria de los peces que lo pueblan, que constituya una condición desfavorable e incluso letal para los mismos; o bien dicha concentración de oxígeno puede aumentar considerablemente en el estanque debido a la actividad fotosintética de las algas, modificación que beneficiará a los peces. El brezo (*Calluna*) incrementa considerablemente la acidez del suelo, condición que favorece el progresivo desarrollo de esta planta, pero que es, en cambio, desfavorable para la mayoría de las restantes. Debido a esta modificación de su propio ambiente, el brezo llega a predominar a menudo en vastas extensiones, como puede verse, por ejemplo, en Jutlandia.

Entre factores alterables e inalterables no existe una separación tajante. Se presentan, en efecto, todos los grados intermedios, e incluso un factor determinado puede ser alterable en ciertas ocasiones o para determinados organismos, y completamente inalterable para otros. En los capítulos que siguen se examinarán, en primer lugar, los factores más generales, a menudo inalterables, para continuar luego con la consideración de los más generalmente modificables. Con ello se sentarán las bases para la consideración, en los últimos capítulos, de la composición y funcionamiento de la comunidad como un todo.

CAPÍTULO II

EL MEDIO

El factor físico del ambiente que debe considerarse en primer lugar es el medio, entendiendo por tal la materia que rodea inmediatamente al organismo y con la cual mantiene éste sus importantísimos intercambios. A primera vista podría parecer que existen muchos medios diferentes. Unos organismos viven en el suelo, y otros en estanques; algunos prosperan en el estiércol, mientras otros disfrutan de una próspera existencia en la sangre de los vertebrados. Ciertos nematodos viven en el vinagre, y la larva de una mosca del género *Psilopa* medra en el petróleo. En cierta ocasión, durante una asamblea departamental en la Universidad de Cambridge, un miembro del Claustro irrumpió agitando en su mano una revista en la que se describían las costumbres de esta larva. «Miren — dijo —, en este artículo se describe un insecto que vive en el petróleo. ¡Cualquier día nos enteraremos de que esta clase de insecto parasita nuestros automóviles!»

En cada uno de los ejemplos anteriores, y lo mismo es válido para cualquiera de las situaciones que se presentan en la Naturaleza, el medio es, o bien un líquido, o un gas y, generalmente, se trata siempre del aire o del agua. A pesar de que los animales y plantas que viven en el suelo o en el fango pueda parecer que constituyan una excepción, la atenta observación de los mismos revela que la materia que se halla en inmediato contacto con ellos es siempre una película de aire o de agua. La observación a aumento conveniente de los pequeños animales que viven en la arena húmeda de las playas permite comprobar que verifican su intercambio esencial con el agua que se infiltra entre los granos de arena y, por consiguiente, el medio de estos animales está constituido por el agua de mar y no por la arena, como a primera vista podría parecer (fig. 2, 1). La palabra medio se usa por consiguiente en un sentido limitado, distinguiéndolo del *substrato*, o superficie sobre, o en la cual, vive el organismo.