

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES**

LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA

**DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN
COMO ACADÉMICO DE NÚMERO POR EL
EXCMO. SR. D. FRANCISCO GARCÍA NOVO**

**Y CONTESTACIÓN DEL
EXCMO. SR. D. EMILIANO DE AGUIRRE ENRÍQUEZ
EL DÍA 28 DE MARZO DE 2007**



MADRID
Domicilio de la Academia
Valverde, 22

Depósito legal: M. 14.497-2007

Impreso en Realigraf, S. A. - Pedro Tezano, 26. 28039 Madrid

ÍNDICE

1. LA REAL ACADEMIA DE CIENCIAS	7
2. LA ECOLOGÍA	20
La vida en los medios planetarios	23
La convergencia hacia la Ecología	28
Los sistemas ecológicos	34
Regulación e información	36
Medios terrestres y acuáticos	42
Nichos y estrategias	45
Demografía	53
Comunidades y asociaciones	55
Sucesión y organización	62
Las islas y el aislamiento de especies y de comunidades	66
El confinamiento	75
Los nodos de la Biosfera	77
3. LA ECOLOGÍA EVOLUTIVA	81
La Reina Roja	84
El sistema ecológico, asiento de la evolución	85
Propiedades emergentes	87
Ecología funcional, ecología evolutiva	90

4. ECOLOGÍA HUMANA E HISTORIA ECOLÓGICA ..	91
La aculturación de la Biosfera	99
La Biosfera	105
5. LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA	107
Algunas cuestiones previas	108
El significado ecológico de la diversidad	112
El camino de la diversidad	115
Asociaciones entre organismos	124
La biodiversidad planetaria	138
El número de especies	149
La regulación de la diversidad en una comunidad	153
El debate entre estabilidad y diversidad	164
6. SOSTENIBILIDAD DE LA BIODIVERSIDAD	174
Los himenópteros de Nueva Zelanda	177
Las tasas de extinción	197
El meteorito humano	201
La conservación	201
El abandono rural	205
7. LAS ACADEMIAS EN LA SOCIEDAD AMBIENTALISTA	207
Reivindicación	211
EPÍLOGO	211
REFERENCIAS	212
DISCURSO DE CONTESTACIÓN DEL EXCMO. SEÑOR DON EMILIANO DE AGUIRRE ENRÍQUEZ	253

*La principale découverte apportée
par ce siècle de recherche et de
science, c'est probablement la pro-
fondeur de notre ignorance de la
Nature (François Jacob, 2000)*

*Exmo. Sr. Presidente,
Excelentísimos Académicos de la Real Academia de Ciencias,
Excelentísimos e Ilustrísimos miembros de otras Academias y
Universidades,
Profesores, colegas, compañeros, amigos,
Señoras y Señores:*

1. LA REAL ACADEMIA DE CIENCIAS

Agradezco a los Académicos de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales que me hayan aceptado en esta Casa, a la que han pertenecido nuestros más brillantes científicos. Repasar la nómina de Académicos Numerarios desde su fundación en 1847, permite seguir el desarrollo de la Ciencia en España en el último siglo y medio, con fidelidad a los objetivos que la crearon y se plasmaron en el artículo 1.º de sus Estatutos (*Memorias I, 1850*) «...*el cultivo, adelanto y propagación de las ciencias exactas, físicas y naturales*».

La Academia en sus Estatutos, de 4 de febrero de 1848, indicaba en el punto 13 que *los correspondientes extranjeros se elegirán entre los sabios de otros países que hayan publicado una obra de mérito reconocido acerca de alguna de las ciencias del Instituto de la Academia.*

Como Académicos Correspondientes han figurado Berzelius, Faraday, Oersted, Berthelot, Lord Rayleigh, Arrhenius, Ramsay, Le Chatelier, Einstein, Rutherford, Madame Curie, Sörensen, Schroedinger, de Broglie y muchos otros, en una lista que incluye las personalidades creadoras de la ciencia contemporánea. Más cercanos a la Biología, en la lista se encuentran von Humboldt, von Liebig, Boissier, Willkomm, De Candolle, el Príncipe Alberto de Mónaco, Volterra, Jacob, Monod, Houssay, Montaigner, Ayala, Molina y personalidades españolas de la talla de Colmeiro, La Gasca, Ochoa, Margalef, Grisolía, Rodríguez Villanueva y muchos más.

La nómina actual de la Academia, a la que pertenece el ilustre auditorio, está formada por experimentadores brillantes, teóricos rigurosos, figuras que han abierto los caminos de nuestro conocimiento y de cuyos hallazgos seguiremos enriqueciéndonos en este siglo que despunta.

Durante mi formación en la Universidad Complutense he sido alumno de algunos Académicos: los Profesores Durán Miranda, Gutiérrez Ríos, Aguilar Peris, Lora Tamayo, Urríes de Castro, Alvarado, Bustinza Lachiondo, Sánchez-Monje, Hernández Pacheco, Meléndez de Castro, Aguirre Enríquez; la masificación universitaria actual, con su apresuramiento docente, impide a nuestros alumnos llegar a conocer a sus profesores o sus trabajos. En la Facultad de Ciencias de los años sesenta contábamos aún con este privilegio.

Acudiendo desde Sevilla me complace que presida este Salón el retrato de la Reina Isabel II en el Alcázar de Sevilla, donde pasó temporadas en su difícil reinado. Otros Catedráticos de la Universidad de Sevilla han realizado el itinerario hasta la Academia, como el Profesor Manuel Losada, Catedrático de Bioquímica, que abordó en su Discurso de Ingreso *La fotosíntesis del nitrógeno nítrico* (Losada Villasante, 1972), en cuyo estudio alcanzaría su grupo sevillano primacía mundial, o el Profesor Manuel Lora Tamayo, Catedrático de Química Orgánica en aquella Universidad y maestro de científicos.

Mi bagaje es la Ecología, que formalmente no ha figurado entre las ciencias representadas en el cuerpo de académicos. La Medalla a la que aspiro, número 47, es de nueva creación y no ha sido detentada por otros científicos. No cabe glosar sus figuras al hacerme depositario de la misma y por este motivo dedicaré esta parte del discurso a repasar los trabajos presentados ante esta Real Academia de Ciencias cuyos contenidos han sido cercanos a la ciencia ecológica.

Desde finales del siglo XVIII aparecen en España publicaciones periódicas que tratan temas científicos como *Espíritu de los mejores Diarios que se publican en Europa* (Madrid, 1787-1790), *Seminario de Agricultura y Artes dirigido a los Párrocos* (Madrid, 1797-1808), los *Anales del Real Laboratorio de Química de Segovia o Colección de Memorias sobre las Artes, la Artillería, la Historia Natural de España y Américas, la Docimástica de sus minas*, etc. (Segovia, 1791-1795) y otras, generalmente de corta duración.

La más importante por sus contenidos ha sido *Anales de Historia Natural*, que aparece en 1797 y cambiará su título por *Anales de Ciencias Naturales* en 1800 hasta 1804 cuando ve la luz el último volumen (*Anales*, 1993). En sus 21 números presentó novedades y noticias científicas, descripción de numerosas especies vegetales y minerales, desarrollos teóricos, fabricación de instrumentos y abordó temas polémicos de la ciencia en ese período.

A pesar de la crisis política que envolvió Europa y España a finales del siglo XVIII y principio del XIX y el período de postración económica inmediato, persistirá el cultivo de las Ciencias que, con altibajos, se había desarrollado desde el Renacimiento. En el año del fallecimiento de Fernando VII, 1833, un grupo de nueve personalidades científicas solicitan del Gobierno la creación de una Academia de Ciencias Naturales que se erige en Madrid el 7 de febrero de 1834 bajo la regencia de la Reina María Cristina. La vida de la nueva Academia languidece pronto, cesando sus actividades una década más tarde y siendo suspendida el 25 de febrero de 1847 en el propio Real Decreto de Isabel II que crea esta Real Academia y preside su Salón de Sesiones.

La Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales incorpora en su fundación algunos académicos que habían pertenecido a la de Ciencias Naturales. Tras las iniciales limitaciones en sus primeras sedes, entre ellas la Torre de los Lujanes compartida con otras instituciones, recibe en 1894 en esta calle Valverde, el edificio que había ocupado la Real Academia de la Lengua y que, una vez adecuado, inaugura solemnemente el 14 de mayo de 1897. Las reparaciones darán paso a la ampliación de la sede en un solar colindante. Infortunadamente la Guerra Civil, 1936-39, daña la sede, que entrará en otro largo proceso de reformas hasta 1949. En 2005 y 2006 se han completado las mejoras de esta histórica sede que se adentra remozada en el nuevo siglo.

Los antecedentes históricos pueden encontrarse en el volumen que la Academia publicó en 1995 titulado *La Real Academia de*

Ciencias, 1582-1995 (García Barreno *et al.*, 1995) trazando los antecedentes desde la *Academia de Matemáticas* de Madrid de Felipe II. Otras fuentes históricas son las *de Publicaciones de la Academia* desde su fundación, recogidas en el *Catálogo* (Catálogo, 2000), la *Aproximación Histórica a la Real Sociedad Española de Historia Natural* (Baratas y Fernández, 1998) y otras obras sobre el progreso de las Ciencias Naturales en nuestro país y en el mundo como Pérez Fernández (1993), Izco (1981), Acot (1990), García Novo (1991), Casado y Montes (1992), Casado (1997).

Entre los Académicos fundadores de la Real Academia en 1847, figuraba Don Mariano de la Paz Graells, del que se dijo que había sido maestro de los naturalistas españoles posteriores. Catedrático de Zoología en el Museo de Ciencias Naturales, Director del Museo¹ y el Jardín Botánico, diputado, fue Vicepresidente de esta Academia y Presidente de su Sección de Ciencias Naturales. Descubrió la bella mariposa Isabelina (*Graellsia isabellae*) que describe e ilustra con una hermosa lámina (lámina X) en las *Memorias de la Academia* (Graells, 1850). Allí se lee la dedicatoria: *Al egregio nombre de S. M. la Reina Isabel II dedico esta magnífica saturnia y una sorprendente localización del hábitat: peculiar hasta el presente de los bosques de S. M.* (pág. 161). La Academia publicó otras contribuciones suyas sobre flora o fauna en las *Memorias* en 1851, 1859, 1887 y 1897 (Graells, 1851, 1859, 1887, 1897), donde mantuvo posiciones fijistas y alejadas de la concepción ecológica.

Don José Arévalo Baca, Académico Correspondiente, publica *Memoria de las Aves de España* (Arévalo y Baca, 1887) que había sido premiada por la Academia en 1882. Obra de gran difusión en su tiempo, no pasaba de ser una larga lista taxonómica.

En la Academia aparecerán durante la segunda mitad de siglo XIX publicaciones de los Académicos Correspondientes Don Francisco de los Ríos Naceyro de Santiago de Compostela, *Catálogo de aves de la Ciudad de Santiago* (Ríos Naceyro, 1850) y de Don Ángel Guirao de Murcia, *Catálogo de aves de la provincia de Murcia* (Guirao, 1859) con un enfoque innovador que enmarca la ornitología en un medio o un territorio, iniciando la visión ambiental. Don Ignacio Vidal de Valencia publica el *Catálogo de las aves de la Albufera* (Vidal, 1851, 1857), que incluye una lista de 105 especies entre las que menciona el ibis (*Plegadis facinellus*) y el cisne (*Cygnus olor*). Precisa la localización y el período en que se presentan las aves en la Albufera, estableciendo las relaciones con su

¹ Jefe Local y Presidente de la Junta Facultativa del Museo.

entorno. El Profesor Antonio Machado, Catedrático de Mineralogía y Zoología de la Universidad Hispalense desde 1846 y Académico Correspondiente desde 1857, se trasladará a la Universidad Central en 1883. Publica en las *Memorias* de la Academia en 1859 su *Erpetología Hispalense* (Machado, 1859), catálogo de reptiles y anfibios de la provincia sevillana. Formaba parte de su revisión de los vertebrados de Sevilla iniciada con las aves en 1854 y culminada con los mamíferos en 1869 (Machado, 1869), que se abre con la descripción de la especie humana (*Homo sapiens* Linn. variedad *caucasica* Sch. forma *baetica*) y un pequeño estudio antropológico y etnográfico, situando en el territorio a la fauna vertebrada y al grupo humano. Una percepción integradora del papel del hombre que hoy calificaríamos como ambientalista.

Don Pascual Pastor y López publica la *Memoria geognóstica agrícola de la Provincia de Asturias* (Pastor y López, 1851), que había sido premiada por la Academia. Relaciona geología, morfología, suelos, meteorología, hidrografía, flora y vegetación, en particular el arbolado. Trata los aspectos científicos y los aplicados, como minería, ganadería, agricultura, pesquerías y poblamiento humano porque aspira a impulsar el desarrollo económico. Comparada con *Observaciones sobre la Historia Natural, Geografía, Agricultura, Población y Frutos el Reyno de Valencia* (1795-97), de Cavanilles, un clásico de nuestra literatura geográfica, la *Memoria* de Pastor y López muestra un tratamiento más profundo de la geología y minería, las pesquerías y las bases del desarrollo económico. A un siglo y medio de su publicación destaca la obra de Pastor y López como la primera «síntesis ambiental» del Principado. Diez años más tarde (Pastor y López, 1861) publica en las *Memorias de la Academia*, el *Viaje Científico a Asturias*, describiendo la geología del itinerario que partiendo de Madrid alcanzaba el mar Cantábrico.

Don Francisco de Luxán (Luxán, 1851) publica en las *Memorias de la Academia* un estudio estructural del occidente peninsular desde Toledo a Sevilla, con sus correspondientes cortes geológicos. Incluye la primera cartografía de Doñana cuyas dunas incluye en sus cortes y descripciones estimando su altura (acertadamente) en 60-70 m. Detalla la evolución geomorfológica del estuario del Guadalquivir desde 1478. Cuatro años más tarde se publicó un Proyecto de dragado del Estuario del Guadalquivir, que incluye cortes geológicos de sus islas, un estudio de sus modificaciones recientes y las velocidades de las corrientes de deriva litoral con datos precisos sobre la regresión del tramo entre la Ría de Huelva y el Guadalquivir. Se iniciaban con estas obras las descripciones de

Doñana, que desde entonces se ha consolidado como el más importante espacio peninsular para la conservación.

El eclipse solar de 1860 da lugar a la publicación en las *Memorias* de tres contribuciones con observaciones sobre el comportamiento de las plantas, las aves y la atmósfera en el intervalo de oscuridad (Colmeiro, 1861; Rodríguez, 1861; Varios profesores, 1861).

Durante la segunda mitad del siglo XIX se multiplican en las *Memorias*, en los *Discursos de Ingreso* y de *Inauguración de Curso* de la Academia los trabajos sobre la meteorología y sus efectos (Rico y Sulolbes, 1855), y sobre las aguas subterráneas. También sobre aves, moluscos o insectos que incorporan, de modo disperso, informaciones biogeográficas y ambientales.

La extensa contribución de Don Mariano de Aro (Aro, 1861) había sido premiada por la Academia. Titulada *Distribución geográfica de las familias de plantas Crucíferas, Leguminosas, Rosáceas, Salsoláceas, Amarantáceas, Coníferas y Gramíneas de la Península Ibérica* incluye datos sobre la distribución peninsular de 1.377 especies vasculares pertenecientes a las siete familias mencionadas. La sistemática no está depurada, confundiendo especies o mencionando como tales a simples variedades. La descripción ecológica es muy sucinta, 2-3 renglones de datos sobre suelos y sustratos y alguna referencia biogeográfica. Pese a sus limitaciones, constituye un esfuerzo temprano entre los botánicos españoles por sintetizar las relaciones entre las especies y su entorno. Se refiere al describir las Amarantáceas, al Bajo Guadalquivir, donde abundan: *Las marismas, o sea, el extenso cenagal situado a la orilla izquierda del Guadalquivir, desde Utrera a Sanlúcar, es una localidad a propósito para las especies barrilleras; es un extenso bajo, despoblado totalmente improductivo por tierra (como polvo) salada que recibe las aguas de varios arroyos que vienen del Pinar y se cargan de sal luego que penetran en la marisma* (*Memorias* 5: 461).

La Academia había sido testigo de la controversia entre fijistas y evolucionistas. En 1860, al año siguiente de la publicación de *The origin of Species* (1859) el botánico Don Miguel Colmeiro, Catedrático de Fitografía y Geografía Botánica en la Universidad Central, en su Discurso de Ingreso sobre *Estabilidad de las especies en el reino vegetal* (Colmeiro, 1860) y Don Mariano de la Paz Graells en el de respuesta, se muestran decididos fijistas. Argumentan con los datos y representaciones de plantas o animales en monumentos romanos, griegos y egipcios. Graells deduce... *la indudable identidad*

de la fauna contemporánea y la observada antiguamente por el hombre y afirma solemnemente: Desde el último diluvio, ningún tipo nuevo de organismo (Graells, 1861, *Memorias* 5:56).

La evidencia geológica de los fósiles, indudablemente diferentes de las faunas actuales, obliga a recurrir al modelo creacionista reiterado. El Discurso de Ingreso de Don Ramón Pellico de 1862 versa sobre *La importancia y aplicaciones de los estudios geológicos*, siendo contestado por Don Rafael Aimar de la Torre. En su Discurso de Contestación se lee como explicación a la presencia de fósiles una cita de Charles Lyell recreando una estrofa del Ariosto que les aplica: *la naturaleza los hizo y después rompió el molde* (*Memorias* 3:691-702).

Machado, citado más arriba, era por el contrario un darwinista convencido, publicando en 1871 y 1872 sendos artículos en la *Revista mensual de Filosofía, Literatura y Ciencias de Sevilla* (Machado, 1871, 1872) donde explica los argumentos científicos de la evolución. Don Ignacio Bolívar, Catedrático de Zoología de Articulados en el Museo de Ciencias Naturales de Madrid desde 1877, presentará su *Discurso de Ingreso* en la Academia en 1915 (Bolívar, 1915). Evolucionista convencido, influirá en sus discípulos, una generación de brillantes naturalistas agrupados en torno a la Real Sociedad de Historia Natural fundada en el 1871.

Habrà que esperar a los últimos años del siglo XIX para encontrar las primeras contribuciones propiamente ecológicas: Don Carlos Castel en 1899 (Castel, 1899) diserta sobre el *Valor de los agentes que determinan la evolución y distribución de los vegetales en el Globo* y Don Blas Lázaro Ibiza (Lázaro Ibiza, 1900) en 1900 sobre *Armas defensivas empleadas por los vegetales en su lucha por la vida*, título de clara evocación darwiniana.

El Profesor Lázaro Ibiza, citado antes, se muestra evolucionista en el origen de las especies y ecológico en su competencia por los recursos. En colaboración con Don Andrés Tubilla había iniciado en España en 1882 la cartografía vegetal con los mapas de Malváceas (Tubilla y Lázaro Ibiza, 1882). Don Odón del Buen, discípulo de Bolívar, publica un año después un trabajo sobre vegetación (del Buen, 1883) incorporando a los estudios biogeográficos los aspectos climáticos y edáficos y el papel de la dispersión. Abandonará la vegetación para dedicarse a la biología marina tras su participación en la expedición científica de la fragata *Blanche* en 1885. Perseguido por sus escritos evolucionistas fue Catedrático de Historia Natural en Barcelona y Madrid y creará en 1914 el Instituto

Español de Oceanografía de fecunda trayectoria en el estudio de la ecología de los medios acuáticos.

Don Joaquín María Castellarnáu Lleopart ha destacado como histólogo e introductor de las técnicas de microscopía en nuestro país. Leyó en 1922 su Discurso de Ingreso en la Academia sobre *La morfología de las plantas según las leyes biogénicas* (Castellarnau, 1922), siendo respondido por Lázaro Ibiza. En otra publicación sobre la arquitectura vegetal (Castellarnau, 1880) defiende la teoría evolucionista como *la más feliz y luminosa* de las Ciencias Naturales frente a las concepciones de Linneo o Cuvier. Castellarnau merece ser recordado en el contexto ecológico porque mucho antes de su ingreso, en 1877, había publicado (Castellarnau, 1877) un estudio sobre las aves del Guadarrama, subrayando las relaciones que existen entre las diversas agrupaciones de especies y sus localidades, definidas por su altitud, suelo, vegetación, describiendo las estaciones o tipos de hábitat de la Sierra.

La caracterización del entorno como condición necesaria de sus organismos es central a la Ecología. El Profesor Rivas Martínez (*Discurso de Ingreso*, Rivas Martínez, 1985) recoge el antecedente de Clemente que, en 1804, había estudiado el gradiente altitudinal de vegetación de Sierra Nevada (Clemente, *Historia*). Sus resultados habían sido validados científicamente por el propio Rivas Martínez en 1961 (Rivas Martínez, 1961). El Profesor Martín Municio, en su Discurso de contestación a Rivas Martínez, señala otros antecedentes biogeográficos sobre la Península en la *Historia Natural* de Bowles de 1782 (Bowles, 1782) y en otros viajeros extranjeros que la recorrieron dejándonos descripciones desde el siglo XVIII hasta comienzos del siglo XX.

Por la importancia del trabajo, anterior a la existencia de la Academia de Ciencias, dedicaré unos instantes al botánico Don Simón de Rojas Clemente (1777-1827), una personalidad singular que detentó Cátedras de Griego, Hebreo y Árabe. Fue Profesor del Real Jardín Botánico de Madrid y su Bibliotecario, publicando trabajos de criptogamia y actualizando la *Agricultura* de Alonso de Herrera de 1513. Su prospección ecológica en Sierra Nevada, por el rigor metodológico y la aproximación experimental, merece ser destacada entre los trabajos pioneros europeos sobre las relaciones entre los organismos y el ambiente, que ahora incorporaríamos al ámbito de las Ciencias ecológicas.

El 4 de agosto de 1804 inicia la nivelación desde la cumbre del Mulhacén sirviéndose de un nivel de agua, dos pértigas y una brú-

jula, haciendo 342 estaciones hasta la playa de Castell de Ferro. Esta excelente nivelación (los errores se han estimado en torno al 2 por 100, Quesada y Gago, 2000), se acompañó de la prospección de la vegetación en bandas altitudinales de 50 varas (42 m), con indicaciones de la diversidad florística y la fenología de las especies. Completa la descripción del gradiente altitudinal con los itinerarios por la Sierra Nevada, incluyendo su vegetación, agricultura y usos del suelo, poblamiento, geología, geomorfología y temperaturas. La capacidad innovadora de Clemente y su anticipación científica no llegaron a conocerse en una España pronto sacudida por las guerras napoleónicas y el duro reinado de Fernando VII. La primacía sobre la geografía botánica, la descripción sintética del paisaje y los gradientes altitudinales de vegetación han quedado para Alexander von Humboldt, que inició en 1799, en La Coruña, su célebre viaje americano, regresando a Burdeos el 1 de agosto de 1804, en las mismas fechas que Clemente preparaba su muestreo. Los resultados de Humboldt y Bonpland se habían anticipado, durante su viaje, apareciendo cartas y referencias en los *Anales de Ciencias Naturales* (Madrid, 1799-1804). A partir de 1805 una extensa serie de publicaciones darán a sus hallazgos eco mundial (Humboldt, 1805, Humboldt y Bonpland, 1807, 1817). Los de Clemente han quedado inéditos.

Retomando las contribuciones en el seno de la Academia, el Profesor Eduardo Hernández Pacheco desde la Ciencia geológica, sintetiza los rasgos del *solar ibérico* y propone el uso del paisaje como su expresión territorial en su *Discurso de Ingreso* de 1922. Abandera la conservación en su *Conferencia de Inauguración de Curso* de 1934, a la que seguirán otras contribuciones en la Academia (1952, 1955-56) y en otros foros, anticipándose en más de medio siglo a la sensibilidad contemporánea por los paisajes, la percepción de la Naturaleza y su conservación (Hernández Pacheco, 1922, 1934, 1952, 1955-56).

El Profesor Luis Ceballos, el gran estudioso de los bosques, aborda temas de ecología de la vegetación en su *Discurso de Ingreso*, *Los matorrales españoles y su significación* (1945) y en el *Discurso de Inauguración de Curso* de 1959, *Pasado y presente del bosque en la región mediterránea* (Ceballos, 1945, 1959) que identifica la composición de nuestra primitiva cubierta forestal, sus transformaciones históricas y las tendencias futuras.

El Profesor Luis Lozano Rey, insigne ictiólogo, dedica su *Discurso de Ingreso* a la *Importancia de la Fauna Ibérica, la necesidad de intensificar su estudio y protección* (1953). Algunas de sus pu-

blicaciones en la Academia son de obligada referencia hasta la actualidad en la ictiología ibérica, como las dedicadas a *Los peces fluviales de España* (1931) y la serie de su gran obra *Peces de la fauna ibérica*, iniciada por la Junta para la Ampliación de Estudios (tomo I, 1929) y continuada por la Academia (tomo II, 1947; tomo III, 1952, tomo IV, 1960, ya póstumo) (Lozano Rey, 1929, 1931, 1953).

La primera cátedra de Ecología en la Universidad española la obtiene el Profesor Ramón Margalef en 1963 en la Universidad de Barcelona. Con veinte años de investigaciones, Margalef ya era reconocido como uno de los creadores de la teoría ecológica a la que dedicó su excepcional trayectoria científica hasta su fallecimiento en 2004. Desde 1974 había pertenecido, como Académico Correspondiente, a esta casa. A la cátedra de la Universidad de Barcelona siguió la Universidad de Sevilla en 1970, que ocuparía el Profesor Fernando González Bernáldez, creador de la escuela de Ecología del paisaje y algo más tarde, la Universidad de Santiago de Compostela en 1976, ocupada por el Profesor Francisco García Novo. El Profesor José Antonio Valverde Gómez, excelente ecólogo de las comunidades de vertebrados y creador de la moderna conservación en España, es nombrado Profesor de Investigación en el CSIC en 1977. La Ecología se abrió paso en el panorama científico y social y la Academia prestará atención creciente a sus contenidos en el último tercio del siglo XX.

El Profesor Rivas Martínez pertenece a una familia de científicos destacados en el estudio de la vegetación durante un siglo (Mariano Rivas Mateos, Salvador Rivas Goday). Dicta en 1985 su Discurso de Ingreso sobre la *Biogeografía y Vegetación* (Rivas Martínez, 1985) donde inscribe los orígenes de la fitosociología dentro de la geobotánica, ofreciendo una división biogeográfica de la Península Ibérica y de América del Sur y de sus series de vegetación. Añade un glosario (págs. 67-78) donde incluye algunos conceptos ecológicos como *ecosistema* o *comunidad*. En su *Discurso de contestación*, el Profesor Martín Municio hace (págs. 100-101) agudas observaciones sobre los ecosistemas dentro de la teoría general de los sistemas, señalando su autonomía y mantenimiento temporal (que denomina *autoconsistencia*), frente a la brevedad y labilidad de los organismos individuales que los forman. Apunta también las relaciones existentes entre sistemas ecológicos, calidad de vida y protección ambiental, que veinte años más tarde, en la actualidad, se convertirían en preocupación social destacada.

Mi recuerdo aquí para la gran figura del Profesor Martín Municio, bioquímico destacado, científico de vasta cultura y activo

Director de esta Academia. Amador Schüller², lo calificó, acertadamente, de *intelectual de cuerpo entero*.

El Profesor Ángel Ramos Fernández presenta en 1993 un excelente *Discurso de Ingreso* titulado: *¿Por qué la conservación de la Naturaleza?* (Ramos Fernández, 1993). Presenta al sistema natural y su diversidad, jugando con el concepto de paisaje, modificado por la intervención humana que lo transforma irreversiblemente. Desde ese punto de partida recorre los orígenes de la conservación, su incorporación a nuestra sociedad, la creación de los primeros Parques y Reservas Nacionales y el auge de los espacios protegidos en la organización autonómica del Estado tras la Constitución de 1978.

El Profesor Aguirre Enríquez, ilustre paleontólogo, aborda la evolución de los mamíferos y posteriormente la del grupo humano, a la que dedicará su *Discurso de Ingreso* sobre *Evolución Humana. Debates actuales y vías abiertas* (Aguirre Enríquez, 2000). Plantea la evolución en un contexto de explotación y competencia por los recursos, desarrollando un actualismo ecológico, muy fructífero. Lo llevará a profundizar en el origen y significado de la biodiversidad dentro del grupo humano, un tema sobre el que ha dirigido en el año 2005, una reunión internacional (Aguirre Enríquez, 2005).

En su *Discurso de Ingreso*, el Profesor Antonio Cendrero Uceda (Cendrero Uceda, 2003) extiende el método del actualismo geológico hasta los procesos regulados por la Biosfera y las actividades humanas. Desemboca en la problemática ambiental y describe lo que denomina *procesos antropo-geodinámicos* recientes, tomando como ejemplo la cornisa cantábrica. Utiliza los mecanismos ecológicos como parte del modelo geomorfológico para predecir las transformaciones que ha de traer el cambio climático en curso.

El *Discurso de Ingreso* del Profesor Santiago Castroviejo, leído en esta Academia en 2004 (Castroviejo Bolívar, 2004) aborda, entre otros, uno de los temas atractivos de la Ecología, el de la biodiversidad de especies, mostrando los esfuerzos de taxónomos y sistemáticos para evaluarla y organizar su amplio registro.

En 2006, el Profesor Fernando Briones en su *Discurso de Ingreso* (Briones, 2006) plantea la interpretación de las macromoléculas biológicas como nanomáquinas o, más aún, como computa-

² Amador Schüller glosa la figura de Ángel Martín Municio en *Horizonte Científico de España. Logros, carencias, perspectivas*. Círculo de Lectores. Barcelona, 1999, págs. 100-121.

dores cuánticos. Este nivel profundo es ajeno a la Ecología, pero se sitúa entre los mecanismos íntimos de la Evolución biológica. La misma pregunta que hace el autor *si los organismos vivos son sistemas complejos de computadores cuánticos trabajando en paralelo* (pág. 20) puede extenderse a las comunidades, cuyas unidades autorreguladas son los propios organismos. Y esa cuestión es central a la ciencia ecológica.

En el recorrido por la historia de la Academia de Ciencias he entresacado publicaciones de los académicos que desde sus parcelas científicas apuntaron características de los sistemas naturales, incorporando componentes del pensamiento ecológico. A los naturalistas habría que añadir la poderosa generación de bioquímicos y genéticos que ha desentrañado el nivel molecular de las interacciones biológicas. Mi admiración por la fecunda actividad de Manuel Losada, Enrique Sánchez Monje, Margarita Salas, Antonio García Bellido, Pedro García Barreno, Luis Franco, Jesús Ávila, Carlos López Ontín, dando interpretación química a las observaciones de la Ecología sobre el funcionamiento de la vida y explicando su arquitectura.

En los últimos cuarenta años los procesos ambientales se hacen del dominio público y la sociedad ha demandado de la Ecología un contexto científico para abordarlos. La Academia de Ciencias ha organizado reuniones y editado trabajos sobre estos temas impulsada por algunos académicos muy activos en estos campos como el Profesor Ramón Llamas en la hidrología de las aguas subterráneas, los Profesores Sánchez del Río y Gutiérrez Jodrá en la generación nuclear, el Profesor Ramos Fernández en la protección de la naturaleza, el Profesor Adriano García-Loygorri, en temas de medio ambiente, el Profesor Cendrero en las interacciones entre la especie humana y su entorno natural. En 1997 la Academia convoca un Seminario sobre *Bases Científicas de la Protección de los humedales*, cuyas contribuciones aparecieron como número extraordinario de la *Revista (Bases, 1998)* y representó la incorporación de la conservación a las tareas de esta Academia. Contribuyeron Manuel Ramón Llamas, Ramón Margalef, Fernando González Bernáldez, Emilio Custodio, Javier Castroviejo, Salvador Rivas, Ricardo Guerrero y otros investigadores de los humedales, con trabajos sobre sistemática y ecología, desde las aves a los microorganismos. En 1989 la Academia dedica un Seminario a las *Zonas Áridas de España*, abordando temas desde el clima a la hidrología y donde intervienen ecólogos como Fernando González Bernáldez, Jaime Terradas y ecofisiólogos como Manuel Sánchez Díaz y Antonio Morales describiendo los ecosistemas, ci-

culos geoquímicos, comunidades vegetales y animales de los medios áridos.

La incorporación de las ciencias ecológicas al seno de la Academia tomará su tiempo. Todavía en abril de 1994, en colaboración con la Fundación Ramón Areces, organiza la Academia un Ciclo de Conferencias sobre La Ciencia ante el siglo XXI, que será publicado al año siguiente (*La Ciencia*, 1995) y donde un selecto grupo de Académicos aborda los grandes temas científicos del milenio que llega. Matemática y Estadística, Física e Ingeniería nuclear, Geofísica y Biología molecular, forman los contenidos. Se echa de menos a la Química y a la Biología de Sistemas, que formando parte de los temas del Medio Ambiente, ofrecerán una seña de identidad de las sociedades occidentales al comenzar el siglo XXI.

Otras publicaciones de la Academia de Ciencias incorporan ya las teorías y conceptos de la Ecología. En el *Vocabulario Científico y Técnico* (Real Academia y ESPASA, 1.^a edición 1976, 3.^a Edición, 1996) y en el excelente *Diccionario Esencial de las Ciencias* (Diccionario, 1999) aparecen definidas las voces *Ecología*, *ecosistema*, *comunidad* y otras afines.

En *Horizontes Culturales 1998* (Academia, 2000), se menciona expresamente la pérdida de biodiversidad y el impacto global debido a la explotación de los recursos. En 2002, la Academia desarrolla el Seminario sobre *Transición hacia la Sostenibilidad en el Siglo XXI*, cuyas contribuciones se publican como número monográfico de la *Revista* de la Academia (*Transición*, 2003).

La Academia de Ciencias publica en 1999 el Libro homenaje dedicado al Académico Ángel Ramos, pionero en la ordenación del territorio y la gestión del paisaje natural (*Libro*, 1999). El Libro, editado en dos volúmenes con 1.640 páginas, recuerda su figura y ofrece el estado del arte de las investigaciones sobre territorio, paisaje y conservación. El Profesor Llamas Madurga aborda el tema de las aguas continentales, su explotación y cautelas en el seno de la Academia en 1991 y de nuevo en el Discurso Inaugural del Año Académico 2005-06 (Llamas, 2005) que tituló *Los colores del agua, el agua virtual y los conflictos hídricos*, donde analizaba el recurso hídrico y sus profundas repercusiones ambientales.

Durante 2004 y 2005, la Academia en el marco del Consejo de las Academias de Ciencias Europeas (EASAC) ha participado en la elaboración del Informe Europeo sobre gestión la Biodiversidad

(*European biodiversity Policy Report*, 2005). Presentado en marzo de 2005 al Parlamento Europeo, contiene la evaluación científica de la diversidad biológica y las políticas que podrían consolidarla y protegerla. En enero de 2006 la Academia patrocina en Alicante el Simposio Internacional sobre el uso sostenible de las aguas subterráneas (ISGWAS) que reúne una representación muy numerosa. Suponen dos pasos cualitativos en la colaboración internacional de la Academia sobre los temas ambientales.

El repaso a las actividades desarrolladas sugiere que la incorporación de la ciencia ecológica al quehacer de la Academia ha sido ocasional hasta los años ochenta del pasado siglo, ganado impulso en las dos últimas décadas cuando ha cristalizado el interés de esta Casa por *las interrelaciones entre los seres vivos y de ellos con su entorno*, una de las definiciones de Ecología y la que aparece (pág. 303) en el propio *Diccionario Esencial de las Ciencias* compilado por la Academia.

2. LA ECOLOGÍA

Se lee en los Estatutos de la Academia de 1848 (punto 42) que *el académico electo leerá un discurso alusivo a las circunstancias*. Mi circunstancia ha sido la Ecología. Permítanme dedicar unos minutos a presentar la disciplina que ha atraído mi atención.

Se marca como objetivo la Ecología desentrañar la Vida al nivel de las comunidades de organismos que poblamos el planeta. La Biología, durante el siglo XX, ha tratado de volver a formalizar la Naturaleza aplicando los principios evolutivos y ecológicos, tomando préstamos de las otras ciencias (la Física, la Química, la Matemática, la Geología), e impulsando la revolución molecular por medio de la Bioquímica y la Genética.

En la ciencia ecológica resuena la voz profunda de Carlos Darwin que en 1859, pocos años después de la creación de la Academia, puso de manifiesto en *The origin of species* el proceso temporal que cambia las formas de vida (*Evolución*) y trató de explicar su mecanismo por medio de interacciones entre organismos y de éstos con el entorno en clave local y actual (*Ecología*)³.

³ La Academia dedicó en 1982 un ciclo a conmemorar el centenario de su fallecimiento: *Conmemoración del Centenario de Darwin. 1983 Curso de Conferencias desarrollado en noviembre y diciembre de 1982*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.

Suele señalarse el inicio de la Ecología con los estudios sobre un banco de ostras de Möbius (Möbius, 1877) que introduce el concepto de *biocenosis* para designar el conjunto de los organismos animales y vegetales que conviven en un lugar. Ernst Haeckel Aldous (Haeckel, 1868) acuña la voz Ecología (*Ökologie*, tratado de la casa), y la define como *ciencia de las relaciones del organismo con el medio, que comprende en sentido amplio todas las circunstancias de vida*. Sucesivamente ofrecería otras definiciones. La voz Economía, conocimiento de la casa, comparte la raíz οἶκος. Ambas ciencias se han orientado hacia la biosfera y la sociedad en visiones complementarias de la «casa» planetaria y de sus activos inquilinos humanos. Con anterioridad a los autores citados, White (1789) había abordado el conjunto formado por los organismos y su entorno, enlazados por una trama de relaciones, pero sin llegar a identificar el nuevo campo científico.

Botánicos, zoólogos y otros naturalistas ya llevaban siglos describiendo el funcionamiento de la Naturaleza y dando nombre a sus organismos, cuando la Ecología hace acto de presencia.

El botánico Eugene Warming utilizará en 1895 la nueva voz en el título de un libro sobre geografía vegetal (*Plantensamfund. Grundtræk af den Okologiske Plantegeografie*), que formaliza una teoría ecológica y tuvo gran difusión mundial, contribuyendo a vertebrar la nueva disciplina.

F. W. Schimper es el autor de otro texto clásico publicado en los mismos años *Pflanzengeographie auf der physiologischen Grundlage* (1898). Las diferencias entre ambas obras son importantes y han marcado direcciones duraderas al desarrollo ecológico. Warming resumía y organizaba los grandes conocimientos acumulados durante un siglo de exploraciones sobre la vegetación mundial. Schimper establecía las relaciones entre las plantas y su entorno por mecanismos causales, fisiológicos, que explicaban su presencia en ciertas condiciones de clima o suelo y permitían predecir su comportamiento en otras.

Cowles en 1899 interpretará la sucesión, la autoorganización de la vegetación. Pasarán pocos años y en 1905 Clements ofrecerá *Research Methods in Ecology*. La *British Ecological Society* se funda en 1913 y crea entonces el *Journal of Ecology*. La *Ecological Society of America* se funda en 1915 editando *Plant World*, que cambiará su nombre por *Ecology* en 1920. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* aparece en 1924.

Existían otras publicaciones más antiguas como *American Naturalist* fundado en 1867, *The New Phytologist*, aparecido en 1901, *Archiv für Hydrobiologie und Hydrographie* en 1908, donde seguirán apareciendo, hasta la actualidad, contribuciones relevantes de Ecología. Muchas publicaciones de la segunda mitad del siglo XIX y principios del siglo XX de Zoología, Botánica o Biología sobre las interacciones de los organismos con su entorno o con otros organismos, se identificarían ahora como ecológicas. Por ejemplo las de Darwin tituladas *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects* (1862), *Insectivorous plants* (1875) o *The formation of vegetable mould through the action of worms with the observation of their habits* (1881). Para J. L. Harper, destacado ecólogo británico, el capítulo 3 de *The Origin of species* es *the best ecological text ever written* (Harper, 1977, pág. vii).

Al adentrarse en el siglo XX la Ecología poseía contenidos, obedecía a leyes y procesos biológicos, explicaba las relaciones y desarrollo de la vegetación, poseía métodos, instrumentos y publicaciones propias y se consolidaba como una rama de la biología continental, que atraerá a otras. Los medios acuáticos y las masas oceánicas no parecían compartir leyes comunes con los sistemas continentales y tardarían algún tiempo en integrarse en una teoría ecológica común.

La evolución de la Vida es antigua y sus manifestaciones han ensayado tantas alternativas que en la Biosfera parecen dominar la heterogeneidad y el desorden sobre el ritmo y la armonía. La Vida se mantiene densamente organizada, jugando al azar con las interacciones de la materia y la energía, con la producción y la pérdida de la información. Construye desde cada generación, la futura, permitiendo pocos grados de libertad.

Los títulos de algunos libros que han marcado a la Biología del siglo XX parafrasean esta paradoja: *El azar y la necesidad* de Jacques Monod (Monod, 1970), *La Biosfera entre la termodinámica y el juego*, de Ramón Margalef (Margalef, 1980), *El drama evolutivo en su teatro ecológico*, de Glen Evelyn Hutchinson (Hutchinson, 1965)⁴. Margalef y Hutchinson han sido dos de los mayores re-

⁴ Demócrito (siglo IV a.C.) afirmaba: *todo cuanto existe es fruto del azar y la necesidad*. Monod recoge la expresión en su título, rastreando su significado en el desarrollo de la vida que manifiesta su emergencia, capacidad de autoorganizarse y la teleonomía, la construcción finalista. Einstein había acuñado una expresión polémica: *Dios no juega a los dados*. Margalef, en el título de su libro,

presentantes de la Ecología, ciencia de poco más de un siglo de antigüedad, joven comparada con algunas de las representadas en la Academia.

La Ecología se construye sectorialmente, por la vía inductiva, desde el conocimiento de distintos grupos de organismos y los medios que ocupan, hasta alcanzar principios generales que se puedan validar deductivamente. En este vaivén, la primera vía tiene aún excesivo peso. Los biólogos son seducidos por los ejemplos ecológicos y se detienen a describirlos. Pocos siguen la senda de los ensayos hasta la formulación de principios comunes, lo que retrasa el avance de la Ecología hacia la formalización (Grime, 1965, McNaughton, 1977, Likens, 1985). Las Sirenas en el Mar y Circe en la Tierra, simbolizaban para el mundo clásico los placeres y peligros de la naturaleza. Como Ulises, los ecólogos aceptan la invitación de la maga y disfrutan del atractivo de los sistemas naturales, de su funcionamiento y organización, abandonando por un tiempo el camino de la abstracción formal para describirlos.

Los préstamos conceptuales y metodológicos desde otras ciencias han ofrecido lenguaje y herramientas. La materia es abordable desde la Química; la energía, desde la Física; la demografía y la información, desde la Matemática; los materiales y el agua planetarios, desde la Geología. El núcleo básico de la Ecología son las multiformes «relaciones» de los organismos, su disposición o estructura en el espacio y en el tiempo. El flujo de información que permite la regulación y con ella la persistencia, el mantenimiento de la inmensa diversidad biológica del Planeta, que parece desafiar las leyes de la termodinámica hasta hacer proponer al ilustre Schrödinger (1945) el concepto contradictorio de *negentropía*.

La Vida en los medios planetarios

La Vida se presenta formando comunidades de organismos en casi todos los medios de la superficie planetaria y ocupando en profundidad los medios acuáticos. En los terrestres los organismos se concentran en la interfase atmósfera-sustrato con una disposición casi superficial.

la recuerda. Stephen Hawkins la refuta categóricamente: *Dios juega a los dados en el Universo. Toda la evidencia lo señala como un jugador empedernido que tira los dados siempre que hay ocasión* (S. Hawkins, *Does God play dice?* Public Lectures).

Las diferencias entre el medio aéreo-terrestre y el acuático son tan importantes que apenas hay organismos propiamente anfibios, capaces de vivir indistintamente en uno u otro; a lo sumo pueden hacerlo secuencialmente y desarrollando unas funciones en un medio y otras en otro, o bien ocupando medios acuáticos someros o de margen continental que comparten algunas características con el medio aéreo o el terrestre.

El medio acuático, para sus especies, es la fuente de gases respiratorios y el destino del carbono oxidado en la respiración, el origen de los nutrimentos y la materia orgánica que incorpora el organismo y el destino de sus *excreta* y de sus restos... convertidos en recursos para otros grupos en una trama densa de interacciones. Opera además el agua como vía para la entrada de radiación, vehículo a la información, medio de dispersión de gametos, huevos de resistencia, quistes, esporas, larvas, juveniles, fases reproductoras y otras. El alto calor específico del agua casi excluye la vida homeoterma. El medio acuático compensa el peso del organismo, pero siendo viscoso comparado con el aire, obliga a disipar una gran potencia energética para desplazarse velozmente.

Las aguas continentales son poco transparentes. El punto de compensación, la profundidad donde la respiración compensa la fotosíntesis de las algas planctónicas, se sitúa en torno a los 4 m, aunque la presencia de materia en suspensión o de plancton aumenta el coeficiente de extinción y limita la iluminación a 1 m o menos de profundidad. En el mar la profundidad del punto de compensación es un orden de magnitud mayor, pudiendo extenderse excepcionalmente hasta los 100 m en aguas pobres en nutrimento y alejadas del litoral. La entrada de energía radiante utilizable para el metabolismo es la superficie del agua en cuya proximidad se concentran las comunidades. La energía química de la materia orgánica es aprovechada por los consumidores, los niveles tróficos superiores y por los descomponedores. Los organismos filtradores adquieren gran importancia en el medio acuático porque los seres pequeños, los gametos y larvas, los fragmentos y restos, convierten el medio acuático en una suspensión de materia orgánica.

Una masa de agua se estructura debido a sus entradas de energía y materiales, desarrollando o rompiendo la estratificación, creando corrientes, acercando volúmenes de agua hasta la superficie atmosférica iluminada o cerrándola al intercambio mediante una placa de hielo. Este medio acuático activo organiza en el espacio y pauta en el tiempo los materiales y los flujos de energía, creando fronteras que confinan la distribución de los organismos

y originan rincones abióticos que contrastan con otros de intensa expresión vital. En toda la biosfera se produce la segregación de islas ricas en vida, entornos pobres y manchas sin apenas presencia de organismos, y el medio acuático la evidencia claramente en las tres dimensiones del espacio. Los mecanismos físicos explican la formación y desaparición de *atractores* de Vida y la existencia de pautas espaciales y temporales de la materia y sus propiedades para formar *islas ricas* rodeadas de *desiertos pobres*. Son puntos singulares, anomalías desde la que pueden originarse *catástrofes* o ramificarse el comportamiento del sistema físico hacia otra trayectoria. Son el asiento de muchos o pocos organismos y ocasión para el despliegue de la diversidad.

Las comunidades acuáticas suelen ser muy dinámicas, como su medio, salvo que estén ancladas en un sustrato que les permita independizarse del movimiento del agua. Los organismos activamente modifican la composición química del agua, el pH, rH, la materia en suspensión, la transparencia y color, a veces la viscosidad, induciendo una cascada de procesos que redistribuyen la energía y priman unas rutas geoquímicas sobre otras. La sedimentación de materia orgánica en los sapropeles, de carbonatos en cuencas lacustres y fondos marinos o la formación de lumaquelas de restos de exosqueletos, evidencian el papel de las comunidades marinas en la circulación del C, el Ca o el Mg.

La abundancia en los medios acuáticos de iones, moléculas disueltas, partículas en suspensión y materia orgánica, contrasta con su pobreza en la atmósfera. La mayor parte de los elementos químicos no presentan compuestos gaseosos que puedan dispersarse en el aire a las bajas temperaturas compatibles con la vida, lo que da lugar a un medio extremadamente pobre en nutrimentos, que sólo estarán accesibles en el sustrato. El propio N, elemento vital por excelencia, domina la composición del aire troposférico (N₂ 78,08% v/v), como una molécula tan estable que su comportamiento se asemeja a un gas noble y es difícilmente incorporada al metabolismo.

La densidad del aire es de 1,01 g dm⁻³ en condiciones normales, que se aproximan a las existentes en la superficie continental de latitudes medias a la orilla del mar. Este valor bajo no compensa el peso de los organismos que sólo permanecen suspendidos mediante movimientos turbulentos del aire. La ocupación del medio terrestre requiere estructuras portantes para extenderse verticalmente o para desplazarse sacando partido a la baja viscosidad del aire. La intensa dinámica atmosférica favorece la difusión turbu-

lenta de gases, ventajosa para el acceso de los organismos al CO₂ y al O₂ y desfavorable por la evaporación, que deseca los tejidos y reduce el agua disponible en los sustratos. La dispersión aérea de organismos es posible en el medio turbulento o en corrientes para las formas biológicas muy livianas, como las bacterias, que disponen en la atmósfera de un sistema de transporte y dispersión global. En los sistemas terrestres, el polen, las esporas, los embriones (polinias) de las orquídeas, los pequeños ácaros y otros artrópodos diminutos, se dispersan pasivamente por vía aérea. Organismos más pesados requieren órganos de gran superficie para planear aprovechando las corrientes ascendentes o el viento, papel que juegan los vilanos, tricomas, alas de sámaras y otras semillas, las alas planeadoras de muchas aves e insectos y los filamentos de seda que producen algunas arañas y les permiten desplazarse con la corriente aérea convertidas en minúsculas cometas vivas.

La elevada transparencia del aire facilita la entrada de energía radiante que en el caso de la UV resulta destructiva para los organismos. La UV confinó el desarrollo de la vida a los medios oceánicos, hasta la liberación de oxígeno fotosintético.

La radiación solar en el perfil de la vegetación alcanza el nivel del suelo, donde las especies de sotobosque son capaces de realizar fotosíntesis y la superficie del suelo queda iluminada. Para los animales, la visión en el medio aéreo es nítida a gran distancia y los grupos nocturnos o crepusculares consiguen suficiente visión con la luz de las estrellas o de la Luna.

El medio terrestre ofrece un ambiente luminoso intenso, una atmósfera muy poco densa, muy fluctuante en temperatura, bien oxigenada, turbulenta, pero pobre en nutrimentos y muy variable en humedad. El suelo, estable, ofrece sostén, almacena nutrimentos y agua pero es opaco a la radiación y se presenta estructurado verticalmente en horizontes heterogéneos. La escasez de agua, molécula clave en la fisiología de los seres vivos y las bajas temperaturas, se convierten en las limitaciones fundamentales a la vida continental. Las superficies secas o de altitud elevada quedan casi excluidas de la Vida. En latitudes superiores a los 70°, donde no existe vegetación, la fauna que puede encontrarse en tierra depende del océano, muy productivo en esas latitudes.

Las precipitaciones retornan al suelo el agua perdida por evaporación y transpiración. Suponen en los continentes un promedio de aportación de 730 mm anuales, siendo el océano el principal origen de esta masa de agua (448 10³ Km³ evaporadas del océano

frente a $72 \cdot 10^3 \text{ Km}^3$ continentales). La vida continental se mantiene con este gran subsidio acuoso procedente de la superficie del océano y, pese a las limitaciones antes señaladas (humedad, nutrientes, pesantez), ha supuesto una inmensa oportunidad para la diversificación de la Vida, que está dominada en el planeta por las formas terrestres.

Al atravesar la atmósfera, la lluvia incorpora partículas de polvo orgánico y mineral, disuelve los gases atmosféricos y reacciona con los óxidos de carbono, nitrógeno y azufre que pasarán como aniones al suelo. El agua edáfica representa una reserva hídrica, una vía para el movimiento y absorción de nutrientes y un medio acuático en microescala necesario para los organismos edáficos acuáticos. Los volúmenes no infiltrados forman las aguas de escorrentía y los que han percolado el suelo hasta los acuíferos alimentan las surgencias, manteniendo ambos procesos a los medios acuáticos continentales. El excedente de los continentes (unos $37 \cdot 10^3 \text{ Km}^3$ anuales), es transportado por los ríos hasta las plataformas y mares epicontinentales. Aportan nutrientes que juegan un papel destacado al favorecer la productividad primaria acuática. Llegan también los sedimentos que construyen los litorales progradantes de playas y llanuras litorales arenosas o fangosas y su rica morfología de bajos fondos, tómbolos, restingas e islas de barrera, estuarios fangosos, marismas mareales e islas. Muchos sistemas ecológicos extraordinariamente productivos se desarrollan en esta interfase litoral entre océano y continentes que ofrece siempre una elevada diversidad biológica.

La vegetación es terrestre y depende estrechamente del clima (régimen de radiación, temperatura y precipitación) y del suelo (textura, estructura, desarrollo). La vegetación ofrece a la comunidad una estructuración que puede desarrollarse verticalmente como un estrato biológico entre el vuelo de las copas y el suelo, favoreciendo la diferenciación de medios por su régimen de radiación, nutrientes y humedad. En las especies animales, el dinamismo facilita la multiplicación de estrategias para conseguir los recursos y las interacciones entre especies para perjudicarse o favorecerse (predación, parasitismo, simbiosis). La estructuración vertical y horizontal multiplica las formas de vida.

La identificación y clasificación de la sorprendente variedad de plantas y animales fue un gran objetivo científico de la Ilustración, que culmina con el *Sistema Naturae* de Linneo de 1735. Su inspiración es fijista: *Species tot sunt quad ab initium creavit infinitum Ens...* El reconocimiento del cambio temporal y la creación de

especies tardaría más de un siglo en producirse con Darwin. Quedaría para la Ecología el desentrañar los mecanismos que lo hacen posible. Las comunidades de animales y plantas no se explican por su composición ni por el origen de sus especies. Son dinámicas y se pueden comprender como unidades organizadas de la Biosfera, reguladas por la interacción de los animales, plantas y microorganismos que las forman.

Las raíces de la vida y de los ecosistemas se hunden en el mar que contiene la mayoría de las clases taxonómicas conocidas y las formas vivientes más antiguas. La eclosión de la vida planetaria tuvo lugar hace quizá 4.000 millones de años (Mojzicis *et al.*, 1996). Cambió la química de las aguas, transformó los océanos y la formación de rocas sedimentarias. Más tarde modificó la atmósfera haciéndola oxidante y el oxígeno libre mantuvo una baja concentración (10^{-5} PAL) por un largo período (estimado en unos 300 Ma, Goldblatt *et al.*, 2006). La gran oxidación tuvo lugar en un rápido salto hasta los $5 \cdot 10^{-3}$ PAL hace unos 2,45 Ga, generando una ozonfera que redujo la radiación a nivel de superficie planetaria. Por encima del punto de Pasteur (0,01 PAL) la atmósfera permitió en el metabolismo las vías oxidativas además de las fermentativas y se inician nuevos cambios ecológicos que han abocado a la construcción de sucesivas Biosferas hasta la actual.

La convergencia hacia la Ecología

La Ecología se enriqueció por la convergencia de ramas independientes de las Ciencias Naturales investigando en océanos, lagos y medios terrestres, vertebrados, invertebrados, plantas vasculares y otros vegetales, aportaciones de las fisiologías en un nivel y de la paleontología y la geología en otro. A medida que forjó sus propios conceptos, la convergencia dio paso a la divergencia en los niveles fisiológicos y bioquímicos o morfológicos y evolutivos por medio de la experimentación, la observación y la construcción de modelos.

Con algunos rasgos de mar en miniatura, los lagos ofrecen una simplificación que favorece el estudio ecológico. La Ecología avanzó un largo paso al comprender que los organismos confinados por la superficie del agua, en interacción mutua y con el medio físico, constituían un sistema integrado, regulado: un *microcosmo*, expresión que acuña Forbes (1887) tras sus estudios continuados del lago Michigan. Con su monumental estudio sobre el lago Lemán, Forel (Forel, 1892-1904) marca el nacimiento de la Limnología, la

Ecología de los medios acuáticos continentales. Dos grandes lagos de origen glaciar, en Norteamérica y Eurasia, estudiados de un modo integrado, evidenciaron la íntima dependencia entre organismos y entorno y cómo el conjunto respondía a los cambios externos (radiación, vientos, masa de aire en contacto, entrada de caudales de agua con nutrientes y sedimentos). Frente al concepto de comunidad o biocenosis, conjunto de organismos, de Möbius, se abre paso la entidad funcional inseparable de organismos y medio.

Convergencia, consolidación y divergencia son etapas de maduración de una disciplina y pueden seguirse en el tiempo como hace Pascal Acot en su *Historia de la Ecología* (Acot, 1990), comenzando por la Geografía Botánica del siglo XVIII y terminando en el Ecologismo del siglo XX. En una postura forzada Michael Jeffries en *Biodiversity and Conservation* (Jeffries, 1997) se refiere a los *orígenes ilegítimos e infancia confusa* de la Ecología⁵. Argumenta el mantenimiento durante el siglo XX de escuelas ecológicas opuestas basadas en el estudio de poblaciones, comunidades o ecosistemas, la ecología fisiológica o la evolutiva, de las asociaciones o los individuos, para concluir que será a partir de 1960 cuando los estudios de la biodiversidad se integren en un cuerpo de doctrina ecológica.

Para Ramón Margalef (1974) una definición aceptable de la Ecología era la *Biología de los Ecosistemas*, destacando su papel como ciencia biológica de síntesis. Para Price (Price, 2003) habría que diferenciar el nivel de los ecosistemas, propio de la Ecología Funcional, de ámbito local y el de Macroecología, que estudia los patrones ecológicos globales, coincidiendo a este nivel con la macroevolución. Cita la definición de Brown de Macroecología de 1995 como *una aproximación al estudio de las relaciones entre los organismos y su ambiente que implica caracterizar y dar explicación de los patrones estadísticos de abundancia, distribución y diversidad*. La definición no añade a la definición tradicional de Ecología como ciencia que aborda el funcionamiento de la Biosfera y sus sistemas en cualquier escala. Tilman (1988) lo expresa señalando que *el objetivo central de la Ecología es comprender las causas de los patrones (de los organismos) que se observan en el mundo natural*.

⁵ *Ecology is not a radiation of ideas from a secure central core, nor a synthesis of ideas into a greater whole. It is an umbrella of concepts. Three blights (no secure pedigree, multiple parents and a subject matter unloved by the great biological themes of the late nineteenth century) got the subject off to a shaky start. A fourth source of confusion, in part a reaction against this sense of illegitimacy, soon developed. ...Ecology as a science had no clear past and (early in twentieth century) ...ignored historical time as a process.* Jeffries, M. J., 1997, *Biodiversity and Conservation*, Routledge, Londres, págs. 41-42.

Entre los que han atraído a los ecólogos, elegiré con libertad algunos temas que perfilan las fronteras de la disciplina y permiten discutir la actividad de los sistemas vivos, de la Biosfera, que exhibe entre sus rasgos propios, la biodiversidad.

Durante el primer tercio del siglo XX, al estudiar comunidades dominadas por animales se hizo evidente la organización en redes tróficas que condiciona rígidamente números y biomásas en forma de pirámide decreciente hacia los niveles superiores. El joven Charles Elton descubre esta arquitectura dinámica (Elton, 1927) estudiando la fauna vertebrada del Spitzberg. El hallazgo se confirma en otros sistemas terrestres y poco antes se había descrito en el medio marino (Hardy, 1924) aceptándose como un principio ecológico general. Obedece a una limitación termodinámica: la degradación de energía metabólica en cada nivel reduce la disponible al nivel de sus consumidores o de sus predadores, más escasos, y por ello el edificio se apunta hacia los niveles más altos tomando forma de *pirámide de números* o *pirámide de Elton*.

El seguimiento del flujo de la energía como hilo conductor para desentrañar un ecosistema fue iniciado en 1940 por C. Juday en el lago Mendota, situado frente al campus de la Universidad de Madison en Wisconsin. Juday (1940) expresa la biomasa de los organismos en unidades de energía, calorías, para calcular los balances energéticos de los ecosistemas acuáticos. La Física unificaba los seres vivos y entorno con la misma unidad y abría la posibilidad de seguir la circulación energética. Inmediatamente la llevó a cabo Raymond Lindeman, discípulo de Georges E. Hutchinson en Yale (Lindeman, 1942) al que debemos los conceptos de autotrofo/heterotrofo, y Howard T. Odum que documentó el ciclo energético de los diferentes niveles ecológicos en Silver Springs, una surgencia en la costa W de Florida (H. Odum, 1957). Con su hermano Eugene publica en 1953 *Fundamentals of Ecology*, un breve libro de texto que asentó en las futuras generaciones de ecólogos la Ecología de los ecosistemas⁶.

La Biosfera sólo transduce una pequeña fracción de la energía radiante interceptada por el planeta Tierra, que para los ecosiste-

⁶ Eugene (1913-2002) y Howard Odum (1924-2002) fueron discípulos de Hutchinson en Yale. Han aportado importantes contribuciones a la Ecología. *Fundamentals of Ecology* ha tenido innumerables reediciones y traducciones hasta la actualidad. Presenta un Ecología de ecosistemas, con la sucesión desarrollando propiedades emergentes y una naturaleza silvestre, con gran papel de las condiciones ambientales y las relaciones tróficas. Frente a ella el hombre realizaba intervenciones perturbadoras. En el texto, el mundo microbiano es marginal y la evolución apenas juega papel.

mas acuáticos no suele llegar al 0,5% y para los terrestres al 10%. Este flujo de energía se transforma en calor que se disipa hacia la atmósfera o produce la evaporación del agua desde la superficie del agua, el suelo y las plantas. La fracción de energía radiante transducida a potenciales químicos por las rutas metabólicas es casi un orden de magnitud inferior, con valores aproximados del 1% para los sistemas terrestres. Las otras entradas de energía planetaria son muy pequeñas comparadas con la radiante solar (una fracción aproximada de $2,5 \cdot 10^{-5}$). Incluyen el flujo de calor y momentos de inercia procedentes del manto terrestre, las variaciones del campo gravitatorio causadas por los movimientos aparentes del Sol y de la Luna, la aceleración de Coriolis causada por la rotación terrestre y otras fuentes menores.

La radiación (en parte) incorporada mediante la fotosíntesis es utilizada por los productores primarios para mantener su metabolismo, acrecentar su biomasa y atender a su reproducción. La biomasa de productores es un depósito de energía química que los consumidores explotarán, destinando la fracción asimilada al mantenimiento de su metabolismo, aumento de su biomasa y reproducción, repitiéndose el patrón en cada nivel trófico. Los restos, excretas, residuos de todos los niveles, ofrecerán recursos a los descomponedores hasta degradar la energía química de los materiales, reduciéndolos a compuestos oxidados y liberando de la biomasa iones, sales, gases y agua.

El C orgánico elaborado puede persistir como compuestos carbonados reducidos, acumulados en horizontes orgánicos de los suelos, o como sedimentos de turba, carbón, petróleo, impregnando areniscas, pizarras u otras rocas y ocupando cavidades. El carbono oxidado se acumula como carbonatos y circula como iones carbonato, bicarbonato y carbónico.

La descripción de la fotosíntesis constituye una pieza maestra de la ciencia del siglo XX. Ha permitido comprender los mecanismos de absorción de la radiación luminosa, su incorporación a energía química y entrada en el metabolismo y la formación de especies oxidantes del oxígeno que producen efectos indeseables en la célula. La fotólisis del agua, expresión introducida por el académico de esta casa Profesor Losada para describir el proceso íntimo en el fotosistema, libera oxígeno molecular. La fotosíntesis, por medio del oxígeno libre, ha sido responsable de la cascada de procesos planetarios de oxidación, mencionados más arriba, que implicaron cambios sin parangón en la historia de la Biosfera. La fotosíntesis es capaz de reducir otros sustratos oxidados como nitra-

tos, nitritos o sulfatos, facilitando la incorporación de N y S al metabolismo (Losada *et al.*, 1999) alimentando el *pool* de pirofosfato, ATP, moneda energética del metabolismo celular.

Para el sistema ecológico, la función fotosintética juega dos papeles esenciales: la entrada de energía a los organismos productores y la liberación del oxígeno, base de los procesos oxidativos donde obtienen energía animales, microorganismos y plantas. Además favorece la oxidación de los depósitos de materia orgánica en agua y suelos, liberando los elementos que serán recirculados como nutrimento y reponiendo el CO₂ atmosférico.

La fotosíntesis representa la entrada mayoritaria de energía a las comunidades, pero no la única. En la interfase entre medios reducidos y oxidados se desarrolla la quimiosíntesis por algunos microorganismos que son capaces de acoplar su metabolismo a la diferencia de potencial entre formas reducidas y oxidadas de Fe y S, acumulando en su entorno Fe₂O₃, S, o liberando SO₄⁻². La producción primaria de los quimiosintéticos es débil comparada con los fotosintéticos a igualdad de masa, pero no necesitan operar en la superficie iluminada pudiendo encontrarse en aguas profundas, en el suelo o en masas rocosas fisuradas. La alteración de rocas impregnadas de sulfuros metálicos puede originar aguas muy mineralizadas en volumen suficiente para disminuir el pH en las aguas de superficie y reproducir comunidades quimiosintéticas que probablemente evocan las que constituyeron la biosfera primitiva.

El Río Tinto y sus minas (provincia de Huelva), de tradición metalúrgica milenaria, mantienen caudales fluyentes ácidos, en torno a pH 2. En sus comunidades acuáticas los microorganismos quimiosintéticos y descomponedores y algas fotosintéticas se asocian a ciliados, amebas, rotíferos y hongos constituyendo comunidades de extremófilos mantenidas, en parte, por quimiosíntesis. Un refugio de diversidad probablemente muy antigua, junto a eucariotas que se han incorporado posteriormente a este medio ácido y cargado de metales (Amaral Zettler *et al.*, 2002).

En las plantas vasculares se ha producido otro acoplamiento energético que pone de manifiesto la plasticidad de los organismos para insertarse en los procesos de su teatro ecológico. El calentamiento por la base de la columna de aire reduce su humedad relativa aumentando la diferencia de potencial hídrico entre suelo y atmósfera. Esta diferencia se transmite desde la atmósfera a las hojas de la planta y desde aquí a las raíces como una tensión o presión negativa a través del tejido conductor de tubos rígidos del xilema

y facilita la extracción del agua edáfica. Van den Honert (1948) expresó esta continuidad hidráulica atmósfera-planta-suelo. La difusión de vapor de agua a través de los estomas origina el potencial negativo en los tejidos que se trasmite como una fuerza capaz de transportar el agua por el tallo y facilitar su extracción desde el suelo. El movimiento es físico, no biológico, y no participan enzimas de membrana implicadas en el transporte de agua y solutos como las acuaporinas ya que los tubos o vasos xilemáticos son células muertas. Los valores experimentales de esta tensión negativa pueden exceder los -10 MP (Sánchez Díaz y Aguirreolea, 2000) y alcanzar en *Cistus libanotis* los -15 MP en plantas que más tarde se recuperan⁷. Teniendo en cuenta el volumen de agua transpirado (100-1000 g de agua/g de biomasa) y la altura del arbolado, la entrada de energía no metabólica procedente de la atmósfera, es una aportación significativa para la planta.

Estas notas sobre acoplamiento energético de la comunidad biológica al entorno se podrían completar con otros casos como las corrientes marinas, las fluviales, la suspensión por un medio turbulento aéreo o acuático que permite el desplazamiento del organismo para completar su ciclo o que facilita la dispersión de sus gametos, larvas y fases dispersivas, frutos, semillas, o de poblaciones enteras. En estos casos el transporte pasivo sustituye a una actividad que el organismo podría realizar gastando energía (aves o insectos en vuelo, peces nadando, plancton dotado de órganos de locomoción), o para los que carecen de órganos adecuados (plantas vasculares).

La abstracción física hace patentes los isomorfismos entre ecosistemas acuáticos y terrestres. Comparten un estrato superior receptor acoplado a la energía radiante incidente, incorporan CO_2 (o HCO_3^-), liberan O_2 y circulan nutrientes y otros materiales. Presentan un estrato intermedio donde predomina el transporte. Comparten un nivel inferior privado de energía radiante pero con entrada de materia orgánica que aporta energía química y da lugar al consumo de O_2 . Los individuos biológicos, confinados en las celdas del medio físico, se comportan como pequeñas unidades de procesamiento de la energía circulante que se degrada en cada paso. La turbulencia y las corrientes garantizan el transporte y el agua juega en todos los sistemas ecológicos un papel fundamental.

La Vida se despliega en organismos, compuestos mayoritariamente por agua, originados desde antecesores acuáticos que para

⁷ *Cistus libanotis* puede perder algunas ramas desde la base, pero el resto de la planta se recupera en la otoñada. M. Cruz Díaz Barradas, comunicación personal.

desenvolverse requieren el agua líquida, que se comporta como *the berth of life* (García Novo y García Bouzas, 2006), *the matrix of life, the blood of the Earth* (Ball, 1999), *la circulación del paisaje* (Montserrat, 1968), *the drop of life* (UNESCO, 2004).

La Vida es la historia del éxito de una asociación íntima del agua y los compuestos orgánicos. Y una expectativa para conducir el futuro.

Los sistemas ecológicos

La visión física de la Ecología ha llegado lejos y para algunos autores es sustantiva y ha guiado su desarrollo: Ramón Margalef (Margalef, 1999) titula un artículo *La Ecología, entre la Física y la Sociedad*. Tansley (Tansley, 1935) propuso expresar físicamente a las comunidades biológicas junto a su entorno. Designó a las unidades básicas de la Biosfera como sistemas termodinámicos abiertos, acuñando la expresión *ecological systems*, abreviada a *ecosystems*, *ecosistemas*, que ha pasado al lenguaje común. El *Diccionario Esencial* (Diccionario, 1999) de esta Academia los define, apropiadamente, con dos acepciones complementarias de la voz:

1. *Comunidad de organismos, sus interacciones mutuas y las del conjunto con el entorno en que se desenvuelve.*
2. *Unidad ecológica de características diferenciadoras.*

El concepto de ecosistema ha sido objeto de discusión desde su formulación. Los postuladores encuentran cómodo el lenguaje físico o apropiada la aplicación de la Teoría de los Sistemas Generales porque, como el propio von Bertalanffy (Bertalanffy, 1968) mostraba, algunos procesos ecológicos demográficos o de mantenimiento y regulación de organismos en la Naturaleza, sirven de ilustración a la teoría. Los detractores cuestionaron desde sus primeras formulaciones la aplicabilidad de la teoría (Engler, 1934) por la inexistencia de *epiorganismos*, *asociaciones* o cualquier agrupación definida estable de especies en un lugar. Mantienen que el reduccionismo analítico hasta la población de individuos es suficiente para dar razón de las unidades funcionales de la Biosfera (Hairston *et al.*, 1960). Un episodio de la controversia se desarrolló en las páginas del *American Naturalist* durante 1979-1981 tras un provocador artículo de Engelberg y Boyarsky en septiembre de 1979 (Engelberg y Boyarsky, 1979) negando la naturaleza cibernética de los ecosistemas. En sucesivos números de la revista se alinearon a favor y en contra otros ecólogos (McNaughton y Coughenour, 1981, Knight y

Swaney, 1981, Jordan, 1981, Patten y Odum, 1981), enriqueciendo el tema y mostrando la existencia de bucles regulatorios, pautas recurrentes y *propiedades emergentes*, expresión acuñada con anterioridad por el académico Ramón Margalef (1963, 1968) y también objeto de precisiones (Salt, 1979). El corsé termodinámico y la probabilidad condicionan los procesos ecológicos y son sustanciales al funcionamiento del ecosistema, pero esas mismas circunstancias explican las pautas organizativas y la regulación (Jørgensen y Svirezhev, 2004).

El éxito de la regulación es indudable ya que ha permitido el mantenimiento de la Vida en la superficie planetaria a pesar de incesantes cambios en la alineación del eje de rotación terrestre y con ellos los cambios del reparto de la radiación solar y el clima. La actividad convectiva del manto modifica la localización, composición mineral y fisiografía de las placas litosféricas, e induce períodos de intenso vulcanismo. Las ocasionales colisiones de asteroides, han convulsionado periódicamente la Biosfera.

El medio físico se organiza de modo autónomo, generando depósitos, gradientes, ciclos, que estructuran a los materiales en el espacio y los pautan en el tiempo. La organización emergente es consecuencia de los flujos de energía que atraviesan los sistemas de medio físico. Las estructuras generadas sirven de marco a la Vida, representada por comunidades que poseen capacidad de organización propia. Los individuos se regulan internamente a nivel fisiológico y forman parte de bucles regulatorios externos que los enlazan con su población y la comunidad. John H. Lawton se pregunta por el papel de las especies en los ecosistemas (Lawton, 1994), destacando la dualidad de sobrevivir y organizar la trama ecológica. Lawton y colaboradores (Jones *et al.*, 1994, 1997) denominan ingenieros ecológicos (*ecosystem engineers*) a los individuos de especies activas en la creación de estructuras y el mantenimiento de los flujos de materia y energía del ecosistema.

A la regulación contribuyen procesos y regulaciones no bióticas, del medio físico. La Biosfera en su conjunto se comporta como un conjunto de sistemas jerarquizados, regulados a diferentes niveles (Wagensberg, 1980, 1985). Los cambios en la escala de observación transforman variables en constantes. Y crean homogeneidad en la heterogeneidad y viceversa (Kolasa y Rollo, 1991, pág. 7). Las propiedades emergentes reconocibles en los ecosistemas operan en niveles superiores a la población.

Durante el breve intervalo que forma parte de la Biosfera, cada organismo está sometido a interacciones de todo tipo por medio de

intercambios de materia y energía. Una precisión interesante (Fernández Alés *et al.*, 1984) distingue entre las interacciones limitativas y las organizativas. Las primeras afectan a la producción del organismo y corresponden a la disponibilidad de los recursos que limitan la producción como son los nutrientes, el agua y otros. Las interacciones organizativas afectan a las estructuras, tramas, pautas, del propio organismo, de su población o de su comunidad. La interacción puede ser positiva o negativa, favorecer o perjudicar a la producción del organismo o a su estructura e implantación.

Frente a su entorno no vivo, las comunidades biológicas poseen regulación propia que les permite disponer de bucles regulatorios numerosos que actúan en circuitos muy pequeños y breves y que además conservan patrones de respuesta durante plazos largos. Estas diferencias entre medio físico y biológico, o entre entorno y comunidad, se basan en la existencia de almacenes de información (*memorias biológicas* legibles), formadas por estructuras bioquímicas funcionales en parte heredadas y por circuitos de procesamiento de la información. La memoria se almacena como pautas y estructuras: genéticas, bioquímicas y fuera del organismo se almacena como estructuras demográficas, topográficas u otras.

Regulación e información

En los individuos la información de sus *memorias internas* que sirve para su regulación, es duplicable hacia su progenie. Sirve también para el intercambio con otros individuos de su población en la reproducción y para el intercambio de información, materiales o energía con otras especies de la comunidad en los procesos mutualistas.

Pocos organismos son capaces de sobrevivir y reproducirse aislados en un medio abiótico. Las algas autótrofas en un medio acuático iluminado pueden persistir sin otras especies. No obstante, necesitan la renovación de los nutrientes y del bicarbonato consumidos. Las estirpes de bacterias descomponedoras también pueden sobrevivir aisladas de otro organismo indefinidamente, pero necesitan la renovación del sustrato y en muchos casos, del oxígeno del medio. La situación común en la Biosfera es la asociación de individuos de varias especies que realizan procesos complementarios permitiendo sobrevivir al conjunto organizado. La información almacenada en cada especie es insuficiente para su pervivencia, pero contando con las otras especies de la comunidad, puede persistir.

La diversidad, que hace posible la complementariedad de la información individual, es condición de la Vida.

Una parte esencial de la información de la comunidad se encuentra distribuida internamente entre las especies constituyentes. Además la comunidad se encuentra ordenada, estructurada en espectros de diversidad, niveles tróficos, patrones espaciales y en secuencias temporales que regulan el crecimiento, las interacciones, la reproducción y supervivencia de los organismos que la constituyen, operando circuitos de regulación. Este tipo de ordenación u organización puede asimilarse a una información externa (una *memoria exterior*) a nivel de comunidad.

Sin ella, sin información, es decir con los individuos distribuidos al azar en el espacio y en el tiempo, la comunidad colapsaría; la Vida que conocemos, cesaría. La Vida se ha desarrollado organizada en una trama de celdillas mantenida por el medio físico.

Cada organismo posee estructuras que actúan como memorias, depósitos, membranas, vías, circuitos de intercambio. Otras estructuras responden a estímulos y actúan como sensores capaces de captar señales. Los sensores predominantes en la Biosfera captan información química (concentraciones de moléculas disueltas en el agua y el aire o en los medios internos de otro organismo o en la matriz sólida del sustrato), o información física (temperatura, radiación, presiones, campos, turbulencia, corrientes, vibraciones). La Etología ha descifrado el lenguaje de los animales: canales y códigos por los que transmiten información y la explotan.

Cada variable física detectable no es información para el organismo, sólo un soporte. La evolución ha desarrollado los códigos necesarios para convertir las señales en información e incorporarla a circuitos regulatorios que desencadenan respuestas, propiedades y pautas en el organismo, con reflejo en la comunidad. Martín Municio (Martin Municio, 2003) ha resumido en un atractivo artículo las vías de la información celular.

Innumerables procesos metabólicos que generan productos que salen al exterior del organismo, como los excreta, el agua evaporada, la energía disipada, la radiación reflejada, pueden ser descritas como información por otro organismo que detecta la presencia del emisor por su olor, traza, color, fluorescencia. Dando un paso en el intercambio de información, el organismo emisor puede modificar la información emitida alterando la intensidad o el referente (cambios de coloración, brillo, forma, color, olor, tra-

za), reduciendo así el canal informativo: es la ocultación o *cripsis*. O puede ampliarlo facilitando la atracción como las feromonas, las libreas nupciales, las pautas de cortejo, la selección espermática. La rica diversidad de flores vistosas y frutos comestibles se pueden interpretar como órganos de soporte de canales informativos destinados a comunicarse con grupos de insectos y de vertebrados, cerrando bucles que favorezcan la reproducción y dispersión en las plantas y la obtención de recursos tróficos entre los animales. Ilustran el mutualismo, tema central de la organización de las comunidades y que se comentará más adelante.

Un caso singular lo ofrecen las flores que con luz ultravioleta muestran dibujos que no aparecen en el espectro visible como *Ranunculus reptans*, *Caltha palustris*, *Eschscholzia californica*. La fresa posee una variedad con un llamativo patrón ultravioleta. *Mirabilis jalapa* emite en el ultravioleta una fracción de la energía captada en los pigmentos fotosintéticos y que no puede ser incorporada en los fotosistemas. Parte de los insectos polinizadores «ven» los dibujos en longitudes de onda demasiado cortas para nuestra visión.

También las plantas vasculares poseen mecanismos de información, basados en los fotocromos, para detectar la presencia de otras plantas cercanas y evitarlas (Aphalo y Ballaré, 1995). La notable palmera tropical *Socratea exorrhiza* percibe gradientes de iluminación y es capaz de desplazarse (lentamente) hacia los claros del bosque sin perder la verticalidad de su tronco, mediante el crecimiento y acortamiento de sus raíces aéreas.

La Paleontología humana no es ajena a esta línea de pensamiento porque el hombre domina el uso de la información. Lo hace con el apoyo de su innovación más trascendente, el lenguaje vocal, soporte de la cultura, fenómeno insertado en la Biosfera por el grupo humano. La aculturación de la Biosfera es el gran proceso donde estamos inmersos y que percibimos como un cambio global.

Gracias a las fuentes de memoria interna (y a las fuentes culturales en nuestra especie), las señales externas se convierten en información para obtener recursos, superar interacciones limitativas u organizativas, detectar pautas favorables o adversas, localizando otros individuos y, en suma, mejorando la probabilidad de éxito: sobrevivir como biomasa organizada el intervalo suficiente para transmitir a la progenie el legado de información y estructura que le permita instalarse en el futuro. El éxito del individuo lo es también de su genoma, de sus caracteres y estructura, de su loca-

lización, de su trama de relaciones, de su facies temporal. En los niveles supraindividuales, contribuye al éxito de su población y de los circuitos reguladores que lo apoyan.

Con la generación siguiente emerge una población renovada que será distribuida en el espacio y seleccionada por el éxito durante su estancia en teatro ecológico. Un gran proceso para el individuo y un pequeño paso para las comunidades y las líneas evolutivas. Contribuye a la persistencia y estabilidad de su comunidad, pero no la garantiza.

Cada instante se extinguen poblaciones y colapsan comunidades. La historia de la Vida es el registro de fracasos masivos y supervivencias improbables, sin teleonomía. La Vida sobrevive azorosamente por medio de éxitos en un campo minado por fracasos. Los grupos muy evolucionados, comprometidos con una comunidad y un medio, con frecuencia colapsan y grupos poco evolucionados reinician el camino hacia otras formas de supervivencia. La Vida no tiene reposo evolutivo, ni ecológico.

Implícito en el modelo conceptual de la Biosfera está su confinamiento en subunidades por medio de fronteras disimétricas. A un lado y otro de la membrana, pared, barrera, frontera, se diferencian sistemas biológicos distintos que compiten por la regulación, por regular a los del entorno obteniendo de ellos energía de calidad y cediéndola en forma degradada, incorporando elementos o materiales y eliminando otros.

Margalef (1968) predecía que el sistema más organizado explotaría al menos organizado. En su terminología, explotar significa jerarquizarlo, incorporarlo a sus bucles organizativos. Entre los organismos y el medio físico las relaciones a través de la pared, membrana o tegumento ilustran el concepto de explotación porque la barrera orgánica opera como frontera disimétrica. Entre comunidades, sucede igualmente y así la comunidad del bosque explota a la comunidad del matorral y ésta a la del pastizal (Pineda *et al.*, 1988). Las comunidades más maduras, a las menos maduras; las primeras poseen tasas más bajas de renovación y conservan largamente su estructura y elementos frente a las segundas que son transductores más intensos de energía. Las unidades de memoria de los organismos, son otro ejemplo patente de sucesivas fronteras separando los elementos más estables, como el *crystal aperiódico* del ADN, de las proteínas activas que operan en los ribosomas.

R. E. Ulanowicz, ingeniero de sistemas por su formación, ha dedicado atención a las relaciones entre estructura y funcionamien-

to de las comunidades y el significado de la madurez en términos de información del ecosistema (Ulanowicz, 1979, Ulanowicz y Hannon, 1987), un tema que años antes había avanzado Ramón Margalef (1957). *Growth and Development: Ecosystem Phenomenology* (Ulanowicz, 1986) ofreció una base teórica para abordar el tema de la transmisión de la organización entre niveles. Aunque su material experimental son ecosistemas marinos, las ideas y modelos numéricos son generales y permiten explorar la autoorganización de los sistemas de medio físico y de los biológicos frente a una entrada de energía o la emergencia de bucles regulatorios estabilizadores. Y los modelos biológicos, como le había sucedido a von Bertalanffy y al propio Prigogine, le han servido de inspiración para formular modelos físicos (Ulanowicz y Zickel, 2003).

En los sistemas de medio físico, las condiciones de entrada y salida de energía, distribución y estructura de los materiales raramente determinan con precisión las trayectorias futuras; más bien determinan la envolvente del haz de trayectorias posibles del sistema, unas más probables que otras. La presencia de organismos, con su capacidad de intervención y acceso a memorias internas, favorece algunas trayectorias, posibles, pero sumamente improbables.

Trevor Platt, físico de formación, exploró las escalas y sus efectos interesándose por el análisis espectral (Platt y Demman, 1975). Estudiando las relaciones entre la productividad del plancton marino y las características físicas de la columna de agua desde el punto de vista hidrodinámico, la difusión turbulenta de los nutrientes hasta las algas que soportan la productividad primaria viene favorecida por los períodos de mezcla. Dando un paso más, Platt mostró también cómo la densidad planctónica condiciona la concentración de pigmentos en la columna de agua y con ellos la extinción de la radiación, y la estratificación térmica de la columna. Una mancha planctónica densa limitando la penetración de radiación favorece la estratificación y tiende a limitar la mezcla (Platt *et al.*, 2005).

El medio físico condiciona los organismos, que condicionan el medio físico trasladando el punto de equilibrio de las estructuras y funciones del sistema ecológico. Estas características no son exclusivas acuáticas o terrestres, oceánicas o continentales; son comunes a la Biosfera aunque, en cada sistema y comunidad, el proceso toma una composición y escalas propias, y los agentes biológicos implicados son diferentes (Geider *et al.*, 2001).

La termodinámica del no equilibrio ha facilitado a ecólogos y biólogos un marco teórico más apropiado que la termodinámica tradicional.

La comunidad en equilibrio dinámico hacia su entorno físico y su interior, persistiendo en su organización, colisiona con otras comunidades que concurren en el espacio y en el tiempo. Los bucles regulatorios de cada una compiten por subordinar las poblaciones de organismos y sus interacciones. Siendo diferente la organización en cada una, es presumible que las relaciones con el entorno físico no sean iguales, y lo modifiquen de manera distinta. En el entorno físico es donde se produce un nuevo antagonismo que puede resolverse a favor de una de las comunidades (bosque sobre matorral por la luz, matorral sobre pastizal por la luz). O puede tener un carácter fluctuante si se produce una desorganización, ya que los intervalos de respuesta suelen ser diferentes: tras un incendio, en climas templados y húmedos, se reconstruye inmediatamente la comunidad herbácea, más lentamente la de matorral y a mayor plazo el bosque.

Otros ejemplos son más complejos como los que implican nutrientes y luz y las comunidades fitoplanctónica, fitobentónica y vegetación flotante en superficie, en los humedales tropicales. El sistema alcanza situaciones estables con predominio alternativo de uno de los componentes, de acuerdo con las condiciones de la masa de agua. Scheffell y colaboradores (Scheffell *et al.*, 2003) han propuesto un modelo de interacciones entre la comunidad de plantas vasculares flotantes (como las especies de *Salvinia*, *Pistia*, *Eichornia*), que compiten por luz, N y P con el fitoplancton de la columna. El modelo que proponen presenta propiedades interesantes que simulan las observaciones hechas en masas de agua. En condiciones de nutrientes elevados, la comunidad flotante presenta dominancia estable situándose en los atractores del modelo. Al disminuir los nutrientes, N en particular, existen bifurcaciones y puede instaurarse el predominio de la comunidad planctónica. Al aumentar los nutrientes, el retorno a las condiciones de eutrofia se hace con histéresis, siguiendo otra trayectoria, lo que implica la existencia de varios estados de equilibrio para igual concentración de nutrientes en el agua. Los autores realizan experimentos con especies de tamaño pequeño (como *Lemna*) y reinterpretan las secuencias observadas de invasión/regresión de plantas vasculares flotantes y la casi desaparición del N disuelto bajo la comunidad flotante en embalses tropicales.

Dos comunidades, la planctónica muy diversa y la flotante con mínima o nula (sólo una especie) diversidad, compiten por la organización del ecosistema. Del dominio de una u otra dependerá la abundancia de zooplancton y bentos y la fauna de peces (en las aguas oxigenadas e iluminadas donde se desarrolla el fitoplancton)

o la escasez de animales acuáticos (en la columna de agua oscura y anóxica) y la abundancia de insectos, algunos reptiles, anfibios, mamíferos y muchas aves e insectos ocupando las islas flotantes de vegetación (*camalotes*).

Medios terrestres y acuáticos

La organización de los ecosistemas combina los patrones temporales y las estructuras espaciales de organismos y medio físico. El máximo nivel de organización de los ecosistemas terrestres se da en los bosques, dominados por una estructura duradera de poblaciones de árboles, que desde el suelo extienden sus copas en un dosel fotosintético, a modo de antena que capta la energía de la radiación electromagnética y el CO₂ atmosférico e intercepta la lluvia. El transporte a través de los troncos permite a las copas disponer de los nutrimentos y el agua del suelo. El retorno como fotosintato o como materia orgánica particulada, subsidia de energía al suelo que mineraliza la materia orgánica, retornando a la atmósfera CO₂. Los animales y microorganismos se superponen a la estructura forestal presentando biomasa pequeñas comparadas con el arbolado (inferiores al 10%), aunque el número de sus especies pueda ser dos o tres órdenes de magnitud mayor. El suelo y el vuelo en el bosque, el matorral o el pastizal, se desenvuelven con pautas propias que están condicionadas (y condicionan), la circulación del agua, de la materia orgánica, de los nutrimentos y los gases.

El estudio de la vegetación, con sus estructuras duraderas, permitió a la Ecología comprender el papel del sustrato y del suelo y las comunidades edáfica y aérea en los sistemas ecológicos. La Edafología realiza una síntesis biológica en un medio donde las partículas minerales, la materia orgánica, los organismos propios del suelo y partes de organismos aéreos, como las raíces, están asociados estrechamente y sometidos a cambios impuestos por la disponibilidad de agua, su circulación, el intercambio químico, etc. El destacado científico Profesor José María Albareda, Académico de Número⁸, en el Discurso Inaugural del Curso de 1956 en esta Academia (Albareda, 1956) ofreció una documentada exposición presentando la Edafología como una integración de las Ciencias Naturales. En buena medida la Edafología es una Ecología del suelo, un sistema bien diferenciado de la comunidad aérea a la que

⁸ Ingresado en 1942. Medalla número 3 de Ciencias Naturales.

da soporte. Los científicos rusos, desde Vasily V. Dokuchaev (1846-1903), han desarrollado la Ecología terrestre desde el conocimiento edáfico integrando suelo y agua en una entidad funcional.

Los sistemas acuáticos han ofrecido ventajas a la ciencia ecológica porque el agua se comporta como un gran integrador hacia el organismo, y la Física y la Química han contribuido a la interpretación de los procesos que dan marco a la vida en ese medio. Modelos, métodos de medida, síntesis del funcionamiento a escala de comunidades, grupos biológicos, empleo de extractos como los pigmentos o trazadores de actividad como el ^{14}C , mostraron su potencial para explorar lagos y océanos.

E. Steemann Nielsen aplicó tempranamente (1952) el ^{14}C a la medida de la productividad marina. Charles R. Goldman, limnólogo, perfeccionó el método aplicándolo al estudio de tres lagos de Alaska (Goldman, 1960) y desde entonces se ha convertido en un estándar preciso. Goldman aventuró también el papel de los micronutrientes como limitantes de la productividad en los sistemas acuáticos con sus estudios sobre el molibdeno en Castle Lake de California. Este lago y en particular el Tahoe han sido dos masas de agua a la que ha dedicado casi medio siglo de investigaciones y le han servido de modelo para analizar el papel de los nutrientes (macro y micro), su dependencia de los períodos de mezcla intensos causados por alternancias climáticas como las de el Niño-la Niña y recientemente el cambio climático y el incremento de radiación UV-B debido a la regresión de la ozonfera. El plancton con su riqueza de modelos biológicos (movilidad, tamaño, trofismo) ofrece respuestas experimentales a los cambios ambientales, su intensidad y recurrencia (Reynolds, 1984, 1993).

En el océano la biomasa bacteriana había sido poco atendida por la investigación que enfocaba los problemas de intercambio de nutrientes o de producción a través del fito y el zooplancton. Los trabajos de bacteriología marina y de nanoplancton mostraron la existencia de grandes compartimentos activos de los que depende la circulación del C y pueden considerarse cruciales en la regulación del CO_2 atmosférico y con ellos en las características del clima (Ducklow *et al.*, 1987, Karl *et al.*, 2003). La cianobacteria *Prochlorococcus*, organismo fotosintético muy abundante en los océanos, sólo se ha descubierto a finales de la década de los 80's.

Los limnólogos abordaron la experimentación en laboratorio, pero en condiciones naturales faltaban estructuras confinantes y el medio acuático es muy dinámico por los procesos de difusión tur-

bulenta. Goldman (Goldman, 1962) aplica con éxito una lámina fina de plástico transparente (PVC) en forma de tubo o balsa flotante o anclada, emergente en superficie y anclada al fondo. La columna cautiva interfiere poco la luz y resulta excelente para confinar poblaciones o nutrientes y los limnocorrales se han generalizado en limnología.

En el otro extremo de la escala experimental, David W. Schindler concibe la experimentación en lagos completos. Crea en 1968 la Experimental Lakes Area (ELA) en Ontario, abriendo un amplio camino a la investigación limnológica (Schindler, 1973). El primer experimento de manipulación para estudiar la circulación de los nutrientes y su balance tuvo lugar en 1969, confirmando que eran las entradas de N y P las que limitaban la producción primaria del fitoplancton y no los compuestos de C, como se consideraba entonces (Schindler *et al.*, 1972). En 1974 un segundo lago fue manipulado concentrándose en el papel del fósforo en el control de la producción e interpretando los procesos de eutrofización que entonces comenzaban a percibirse como un problema mundial de las aguas continentales (Schindler, 1977). La foto de portada de este número de *Science*, corresponde al artículo de Schindler y se convirtió en un icono de la eutrofización. Con una perspectiva de veinticinco años, Carpenter (Carpenter *et al.*, 1995) vuelve los ojos hacia el impulso recibido por la Ecología gracias a esta larga vía experimental en ecosistemas completos.

Recuerdo que en una visita a Canadá durante 1973 me causó gran impresión la abundancia de medios para estudios limnológicos, con diferentes barcos, laboratorios y personal, tan alejada de la modestia en que se desenvolvía la investigación limnológica en España. Margalef lanzaba entonces su gran proyecto de Estudio de los Embalses Españoles (Margalef, 1973) que sirvió para consolidar la Limnología y presentarla ante la Administración como una herramienta esencial para la gestión del agua. Al tiempo que formaba la primera generación de limnólogos que, en los años siguientes, permitiría dar un salto cualitativo al panorama limnológico en nuestras universidades. Han transcurrido treinta y cuatro años desde aquellas campañas pioneras de Margalef y el nivel de medios de nuestra comunidad ecológica es todavía modesto, pero la calidad de las investigaciones y la presencia de limnólogos españoles en el panorama mundial, se ha hecho habitual.

Los circuitos mutualistas entre diferentes especies de la comunidad ecológica son un mecanismo evolutivo esencial porque en cada iteración impulsan la estructuración de los actores en el bucle fa-

voreciendo unas alternativas sobre otras, conduciendo la transformación de los organismos mutualistas en el tiempo. Los efectos de la regulación de los circuitos son heterogéneos. Un sistema regula, organiza, condiciona y crea un ambiente o unas condiciones de las que otros elementos se benefician sin que exista retorno a los primeros. Las especies dominantes del bosque, el matorral, el arrecife coralino, los campos de fanerógamas marinas o de laminarias, actúan como potentes organizadores del espacio diferenciándolo frente al resto y creando para muchas otras especies islas estructurales de las que se benefician, sin retorno para la especie constructora.

El proceso puede ser estructural o funcional implicando radiación, turbulencia, humedad, nutrimentos. Y puede operar a distancia mediante transporte por el medio físico (corrientes de aire o de agua). Un ejemplo clásico son las relaciones entre los lagos y ríos frente a la vegetación de sus cuencas. Goldman (Goldman, 1961) descubrió esta relación a distancia en el lago Castle de California donde el N disponible para el sistema lacustre procedía, en gran medida, de los bosques de ribera de *Alnus tenuifolia* en las márgenes de los emisarios. El autor mostraría años más tarde que la relación estaba condicionada por el flujo de agua y el molibdeno, micronutriente limitante tanto de la fijación en *Alnus* como de la síntesis de la nitratorreductasa del fitoplancton que le permitía la reducción de NO_3^- disuelto (Axler *et al.*, 1980). Iván Valiela mostraría el ejemplo paralelo de exportación de nutrientes desde los estuarios fluviales a las marismas mareales (Valiela y Teal, 1979; Valiela *et al.*, 1997) y la retención de nutrientes por los manglares o marismas que actúan como desnitrificadores, filtros de partículas y materia orgánica, frente al litoral (Valiela y Cole, 2002).

Nichos y estrategias

La observación del papel de las especies animales en el ecosistema ha sugerido tempranamente la idea de localización frente a las otras especies y el entorno, acuñándose el concepto de nicho. Grinnell (Grinnell, 1918) sugería un nicho topográfico, una ubicación en la trama estructural del ecosistema. El topográfico dará paso al concepto funcional y nicho se usará para describir el conjunto de interacciones donde participa la especie estudiada, con el nicho como tarea, profesión, interpretada la actividad con visión antropocéntrica (Elton, 1927). Glen Evelyn Hutchinson (Hutchinson, 1957) lo formalizará como un hipervolumen en el hiperespacio ecológico cuyas dimensiones son las variables del ecosistema, gradientes ambientales y abundancia de poblaciones con las que interactúa.

Esta visión centrada en la población de la especie dejaba fuera su integración en la comunidad y los mecanismos que habían conducido la línea evolutiva del organismo. Durante la evolución, las estirpes biológicas han desarrollado estrategias para reducir los riesgos y aumentar las ventajas. El proceso las confina en unas localizaciones y patrones de actividad en el ecosistema y en patrones de participación en la comunidad. El confinamiento es uno de los mecanismos mantenedores de la diversidad biológica.

El empleo de la voz estrategia no es afortunado. Sugiere análisis de la situación, evaluación de alternativas y decisión a favor de una opción. Tales actuaciones son ajenas a los ecosistemas y a las comunidades. No existen en las especies, ni siquiera en la humana, donde aparecen culturalmente en los individuos y en sus sociedades.

Jorge Wagensberg resume la evolución en una frase divertida: *En la selección natural, primero es la solución y luego el problema.* Primero el canal informativo funcional. Y después el referente, que le otorga sentido ecológico a la información y le ofrece recompensa evolutiva.

El legado evolutivo acumula en los organismos caracteres (fisiológicos, morfológicos, etológicos, reproductivos) que mejoran la supervivencia en una comunidad, asociando el organismo a otros ecológicamente complementarios y disociándolo de competidores o predadores. La opción evolutiva es un resultado temporal de varias causas: regionales, locales, de interacción de la comunidad, que actúan durante intervalos y dejan de hacerlo en otros. El resultado es un *surtido* de rasgos heredados desde diferentes procesos. Ciertos rasgos son imprescindibles para tener éxito reproductivo en la comunidad y el ecosistema. Muchos otros rasgos son neutrales; algunos producen una selección negativa, un lastre que es necesario compensar. Los rasgos que se expresan en cada individuo y en cada fase, son minoría de los seleccionados en la población.

La especialización ajusta el organismo a un entorno y una comunidad... al precio de alejarlo de otros y diferenciarlo de sus antecesores con los que conserva analogías. En la taxonomía existen con frecuencia ejemplos de organismos que convergen con otros tras un largo viaje evolutivo, o que ofrecen órganos de forma y función muy semejantes pero de origen dispar. Convergen forma y función y sólo el análisis genético empieza a revelar los parentescos reales ocultos tras el camaleónico proceso evolutivo. Los antiguos *incertae sedis* de los taxónomos encuentra finalmente su encaje evolutivo y parentesco taxonómico.

Los ejemplos clásicos, que ya manejara Cuvier, eran morfológicos, como las transformaciones del quiridido de los vertebrados terrestres dando lugar a extremidades al servicio de especializaciones evolutivas que ilustran una antigua homología: aleta, ala, mano prensil, garra, mano cavadora, pata corredora, etc. O la convergencia, creando órganos análogos de filiaciones independientes como los ojos de vertebrados y cefalópodos, las hojas de las plantas vasculares. O el famoso pulgar del panda, un órgano reciente que funciona como un dedo oponible pero procede de la muñeca. En la fisiología celular el descubrimiento de grandes rutas metabólicas comunes o en la genética el de genes compartidos por grupos de ancestro común, han permitido encontrar equivalentes de las antiguas homologías.

La investigación bioquímica ha ofrecido también equivalentes moleculares de las analogías. La plastocianina, una molécula con un átomo de Cu, transportadora de electrones hacia el fotosistema oxidado en la fotosíntesis, existe en los tilacoides de las plantas vasculares (como *Arabidopsis thaliana*). Cumple el mismo papel que el Citocromo f existente en cianobacterias. Los citocromos f y plastocianinas, transportadores con Fe y con Cu en la fotosíntesis, codificados por diferentes genes y estructuralmente distintos serían análogos bioquímicos. Una forma de Citocromo c₆ existe en *Arabidopsis* aunque es muy bajo su nivel de expresión y experimentalmente es incapaz de transferir electrones al fotosistema (Molina Heredia *et al.*, 2003; De la Rosa *et al.*, 2006). Sería posiblemente un ejemplo de homología, un resto evolutivo, una molécula que ha adquirido una cadena lateral, ha cambiado de función y ha perdido su anterior papel.

Las estrategias básicas de los organismos son muy generales: medio acuático frente a medio terrestre, organismo sésil frente a móvil, fuente de energía química inorgánica, de biomasa o radiante, etc. Dentro de las estrategias básicas comunes para muchos medios y ecosistemas, hay otras estrategias de ámbito progresivamente más reducido: planta vascular con gran estructura vertical leñosa, de pequeña estructura leñosa o con estructura herbácea. Dispersión pasiva de las semillas, dispersión activa. Activa con vertebrados por medio de frutos. Dispersión por algunas aves, etc.

Estrategia actualiza la adaptación que los morfólogos del siglo XVIII habían percibido en los organismos frente a su medio y recursos. La Ecología formaliza los viejos conceptos naturalistas en las categorías científicas actuales y proyecta sobre el tiempo evolutivo la interacción actual.

Algunas estrategias son alternativas de organización que se encuentran en grupos biológicos seleccionados por un entorno exigente, desembocando en convergencias morfológicas y funcionales, como los medios hipogeos, los ambientes de elevada turbulencia y los de extrema sequedad, etc. Otras alternativas tienen que ver con el tamaño. La escala tiene gran importancia en las interacciones del medio físico donde los organismos muy pequeños pueden ser movilizados por vías atmosféricas lo que les otorga una capacidad de dispersión incomparable frente a la acuática o al desplazamiento terrestre activo. El tamaño mayor permite al organismo integrar un segmento de espacio sacando ventaja de los gradientes o de las interfases, controlando recursos de un mayor volumen o integrando patrones repetidos de dimensiones menores que la propia.

La opción *grande-longevo-especializado-pocos descendientes* frente a la opción alternativa *pequeño-efímero-generalista-muchos descendientes* se repite en varios grupos de animales y se ha conocido como estrategia K-r. Eric R. Pianka un gran estudioso de los reptiles, ha caracterizado en ellos y en otros grupos la existencia de estas tendencias contrapuestas (Pianka, 1970, 1974). En los vertebrados Valverde (1962) explicó su mecanismo generador a través del *Índice de apetencia* que regula el tamaño que alcanzará el organismo presa durante su evolución bajo la presión del predador (*predopresión*).

En mamíferos, Wolff (1997) expresa las estrategias como las secuencias evolutivas que las han generado. Opone las especies con poblaciones territoriales, de gran cuidado parental, con regulación intrínseca de la población a las especies de regulación extrínseca no territoriales, escaso cuidado parental, sin regulación intrínseca de la población. La propuesta reformula el esquema K-r de McArthur y Pianka.

Gremio (guild) se ha empleado en Ecología para expresar el papel de la especie en la comunidad. Varias especies comparten un gremio y el funcionamiento comunitario se explica mejor como interacciones entre gremios que entre especies independientes.

En la Botánica existía una tradición antigua de identificar en los vegetales tipos morfológicos o *formas de vida*. Humboldt había identificado 16 y Grisebach (1872), con una profunda formación fitogeográfica que incluía los bosques tropicales, formaliza 70 formas biológicas en base a sus rasgos anatómicos. Alfonso de Candolle permitirá un gran avance a la Ecología interpretando las formas de vida en términos causales, funcionales, en su *Géographie*

botanique raisonnée (1855) que subraya en el título su intento de explicación causal de las múltiples formas vegetales. En 1874 completará la interpretación con los mecanismos fisiológicos que explican las formas de vida y su presencia en medios diferenciados.

Raunkiaer (Raunkiaer, 1927) identifica en las plantas vasculares las formas de vida como estrategias de resistencia al período adverso de acuerdo con la protección que reciben las yemas de crecimiento. En el extremo protector sitúa a los *fanerófitos*, grandes matorrales o árboles que sitúan a las yemas elevadas sobre el suelo, dispuestas en ramas longevas. En el extremo desestructurado, los *terófitos*, plantas que mueren en cada generación sobreviviendo las yemas protegidas con un poco de material de reserva, que son las semillas, pero sin ramas ni restos de individuos de la anterior generación. Entre ambas estrategias o formas biológicas se pueden ordenar las restantes que protegen las yemas a alturas intermedias sobre el suelo, enterradas en rizomas o bulbos, etc.

La reproducción puede repetirse durante la vida del vegetal extendida por años, siglos, raramente milenios, reiterando la emisión de propágulos en la fluctuante serie temporal. La monocarpia, alternativa a la polycarpia, simplifica la infraestructura vegetal invirtiendo todos los recursos en la producción de semillas al final del ciclo vital. Puede ser breve, algunas semanas o meses en las anuales, bienal con un período de reposo o resistencia. O tener lugar al final de una vida larga que ha permitido una acumulación considerable de recursos, como en las piteras (*Agave*) que producen una aparatosa inflorescencia de tamaño arbustivo al final de su vida, tras un intervalo medido en decenas de años. Cuando la monocarpia se produce simultáneamente en todos los individuos de una población, como sucede en los bambúes, los efectos ecológicos son intensos. La desaparición de la población monocárpica tiene lugar inmediatamente antes que la germinación de las numerosísimas semillas producidas por el episodio terminal de floración y fructificación. En las especies animales se presentan igualmente las alternativas semelóparas e iteróparas: uno o pocos episodios reproductivos frente a varios o numerosos.

Grime (Grime, 1974, 1977, 1979), describe en las plantas vasculares tres grandes estrategias: competencia por los recursos (*competidoras*), intensa respuesta a la abundancia de recursos (*ruderales*) y resistencia a los períodos adversos (*resistentes*). Estas alternativas reflejan efectivamente un gran conjunto de rasgos que incluyen la reproducción (número de semillas, disposición, estacionalidad), el crecimiento (tasa de crecimiento de la planta, respuesta a los nutri-

mentos, localización del fotosintato), disposición de los órganos aéreos y subterráneos, producción de sustancias alopáticas, resistencia a variaciones de temperatura, humedad del suelo, u otras.

La aparición de una interacción nueva (o el aumento de su frecuencia) como las heladas, las sequías, los incendios, la presencia de herbívoros selectivos, impone un nuevo rasgo que han de compartir las especies que sean capaces de sobrevivir al episodio. A veces las respuestas son convergentes (como la aparición de una corteza aislante, corcho o similar), frente a los incendios en grupos vegetales separados. Otras veces las respuestas seleccionadas son dispares; el corcho es una respuesta de supervivencia, que requiere asociarse a un rebrote vigoroso, estrategia compartida por las especies leñosas que sobreviven a la pérdida de sus ramas poseyendo poderosos mecanismos de rebrote desde el tronco (*rebrotadoras*). La alternativa es la muerte de los ejemplares y la aceleración de la implantación de una nueva generación (*semilladoras*). Estas especies pueden mantener sobre la planta los frutos cerrados que se dispersan y abren tras el fuego, o un banco de semillas en el suelo que se estimula con las temperaturas altas causadas por el incendio. Las especies pirófitas poseen no sólo rasgos aislados sino estrategias que dan lugar a su mejor supervivencia en condiciones de fuegos repetidos. La estrategia puede pasar por condiciones de inflamabilidad de la planta, acumulación de hojarasca en el suelo o el vuelo, y otras. La supervivencia de la especie subordina la duración de la vida de sus individuos, su modo de reproducción y de dispersión.

Westoby (Westoby y Leishman, 1997, Westoby, 1998) las ha reformulado (representación LHS, acrónimo de *leaf, height, seed*), siguiendo la propuesta de Weiher y otros (Weiher *et al.*, 1999) sobre la existencia de un núcleo fundamental de variables que sirven de base a los grupos ecológicos, de origen evolutivo (J. B. Wilson, 1999). Hay una convergencia manifiesta con las estrategias de Grime porque cada una selecciona en particular caracteres que resultarán asociados en las especies que compartan medio y estrategia (García Novo *et al.*, 2004).

La dependencia de la morfología, fisiología o demografía de una población con el clima donde se desenvuelve resultan evidentes. Las situaciones meteorológicas han filtrado los conjuntos de caracteres que deben poseer las especies para sobrevivir en ese clima. En la literatura esta acumulación de rasgos o caracteres (funcionales, morfológicos, demográficos), con frecuencia se denomina síndrome, o síndrome adaptativo, expresión al parecer debida a Root y Chaplin (1976) aplicada a insectos, pero generalizada hoy a cualquier

grupo biológico y a caracteres morfológicos, químicos, fisiológicos o del comportamiento. Síndromes o tipos funcionales son identificables en cada tipo de clima o en condiciones ambientales exigentes como las dunas, las playas, los acantilados, las orillas de los ríos, o los pantanales (García Novo *et al.*, 2004). Margalef (1962) planteaba el tema hace más de 40 años, y lo actualizó otras veces durante su fecunda trayectoria científica (Margalef, 1974, 1983, 2001).

Carlos Herrera Maliani, nuestro ecólogo terrestre más destacado (Herrera, 1984, 1992), identificó en la vegetación de matorral mediterráneo dos grandes estrategias expresadas por sendos síndromes: matorral longevo de gran porte, rebrotador, de flores inconspicuas y frutos carnosos que consumen y dispersan los vertebrados. Es el monte alto, noble o de mancha, cerrado y denso, umbroso, de color verde oscuro. Frente a él, un matorral de pequeño porte y vida corta, semillador, de grandes flores vistosas polinizadas por insectos, con semillas pequeñas de dispersión pasiva. Es el monte bajo, abierto, de color agrisado, rico en plantas aromáticas. Con diferentes nombres en las lenguas vernáculas de la cuenca mediterránea, sus culturas han distinguido estos dos tipos mayores de matorral (Pignatti, 1995, Terradas, 2001).

Los dos tipos de matorral mediterráneo modifican su entorno físico en direcciones opuestas. El monte de mancha enriquece el suelo en materia orgánica y limita la radiación solar y el impacto de las gotas de lluvia, reduciendo su erosión. El monte bajo aporta menos materia al suelo, que recibe directamente la radiación solar y la lluvia y se erosiona fácilmente; arde asimismo con facilidad. El monte alto conduce a situaciones estructuradas y estables induciendo un medio predecible. El monte bajo conduce a situaciones de perturbación fácil, induciendo un medio inestable.

La evolución ha recreado las estrategias en cada línea evolutiva acercándolas o alejándolas a otras líneas, a un entorno físico, a un clima. En la especie individual puede activarse o inhibirse un carácter estructural, fisiológico o genético antiguo, como respuesta a una situación del entorno, comportándose como parte de una estrategia reciente.

Retama *raetam*

Las especies perennes de la cuenca mediterránea soportan su clima de precipitación irregular y temperatura elevada en el verano, acompañadas de intensa radiación solar y sequía. La escasez de

agua edáfica impide aprovechar para la producción vegetal la temperatura alta y la abundante energía radiante. La desecación de los tejidos se convierte en un riesgo al avanzar el verano e imponerse un estrés creciente, alcanzándose potenciales hídricos muy negativos en los tejidos aéreos de algunas especies, pero no en todas ya que se superponen estrategias diferentes de supervivencia (Merino *et al.*, 1976, Terradas, 2001). La literatura sobre los mecanismos fisiológicos y ecológicos es abundante desde hace décadas (Walter, 1964-68, 1980).

En respuesta al estrés hídrico se produce durante el estiaje el cierre de los estomas que limita la difusión de vapor de agua hacia la atmósfera. Pero el cierre también limita la difusión de CO₂ hacia la planta, y con ella la disponibilidad de sustratos en la fotosíntesis, lo que provoca un incremento de las especies de oxígeno activo (ROS, *reactive oxygen intermediates*) a nivel celular (Krause y Cormic, 1987).

Las especies de oxígeno activo, peróxido de hidrógeno, superóxido, hidroxilo, oxígeno singlete, aparecen en el metabolismo oxidativo y las células producen moléculas antioxidantes para neutralizarlas. Las situaciones de estrés en las plantas (térmico, hídrico, salinidad, elevada iluminación, agresión biológica), suelen inducir la elevación de las especies de oxígeno activo, convirtiéndose en un proceso múltiple, capaz de desencadenar respuestas cruzadas entre causas de estrés. Levine (1999) ha interpretado la elevación del oxígeno activo en los tejidos como un regulador de respuestas ambientales, con importancia evolutiva.

Se conocen varios mecanismos fisiológicos que reducen la acumulación de radicales, como el Rubisco que actúa como ruta alternativa en la fotosíntesis bajo déficit de CO₂. Cuando se superponen varias condiciones de estrés como sequía, iluminación excesiva y alta temperatura, la fotosíntesis se reduce o aparece fotoinhibición porque la hoja, con los estomas cerrados, no es capaz de disipar eficazmente la radiación (Pereira y Chaves, 1993).

Entre las leguminosas, un grupo de especies, leñosas y con porte de matorral, ha reducido las hojas asumiendo los tallos la mayor parte de su fotosíntesis. Al grupo pertenecen nuestras xestas, retamas, piornos, especies de *Echinopartium*, *Spartium*, *Cytisus*, *Adenocarpus* o *Retama*.

Retama raetam vive en Sicilia, Norte de África y el extremo oriental del Mediterráneo, soportando la aguda sequía veraniega,

poseyendo diferentes mecanismos para soportar el déficit hídrico y la intensidad de radiación (Streb *et al.*, 1997) durante el ciclo anual de temperatura y precipitación (Mittler *et al.*, 1991). Mittler y colaboradores de la Hebrew University de Jerusalén (Mittler *et al.*, 2001) han descubierto que, en situaciones de sequía, las ramas superiores de la planta, que se encuentran bajo mayor insolación, desarrollan un mecanismo de protección molecular: inhiben la transcripción del ARNm responsable de la síntesis de las proteínas de los grana y con ello se desorganizan los embudos de pigmentos, cesa la actividad fotosintética y la formación de radicales libres. Los tallos inferiores, más sombreados, mantienen su concentración proteínica y su actividad fotosintética. Al restaurarse las condiciones hídricas, la transcripción se reinicia y con ella la acumulación de proteínas y organización de los grana. Los autores denominan al mecanismo dormancia parcial (*partial plant dormancy*) ya que es reversible muy rápidamente (6-24 h) en los tallos, tras la rehidratación. Una estrategia ecológica aprovecha un antiguo mecanismo genético.

Hemos celebrado en el 2003 los cincuenta años de la publicación de Watson y Crick (Watson y Crick, 1953) que desentrañaba la primera clave de la información en la doble hélice del ADN. La Genética y la Bioquímica han construido en este medio siglo el edificio de la Biología molecular, navegando por las moléculas biológicas, interpretando su funcionamiento y asaltando la fisiología y el sistema nervioso. Las relaciones que los ecólogos habían descrito hacía décadas, se comienzan a identificar ahora como intercambios de moléculas, creación de potenciales y gradientes, activación de cadenas de transporte, apertura o cierre de poros de membrana. El viejo concepto de adaptación que tomó impulso con la Ecología para incluir las estrategias vitales y el mutualismo, se interpreta ahora en el nivel molecular.

Demografía

La demografía se aplicó inicialmente al estudio de plagas, existiendo series de datos anuales desde 1880 de la densidad de algunos lepidópteros que son plagas forestales, en Letzinger Heide (Baviera).

El interés temprano de la Ecología por la demografía se debió quizá a la aplicación elegante de modelos numéricos al complejo mundo natural donde escaseaban las expresiones cuantitativas. La población humana (Malthus, 1798, Verhulst, 1838, Pearl y Reed, 1920) había sido objeto de estudio y se planteaba de modo agudo su interacción con los recursos, en un debate de resonancia dar-

winiana. Vito Volterra (Volterra, 1926) y A. J. Lotka (Lotka, 1924) separadamente formalizan modelos demográficos incorporando retrasos, limitaciones de recursos, interacciones que atraen a los ecólogos por ofrecer precisiones numéricas al estudio de las comunidades.

Lack publica en 1954 *The natural regulation of animal numbers* (Lack, 1954). Sus estudios de largo plazo en aves, le permitieron abordar la regulación poblacional a partir del tamaño de la población y las tasas de natalidad y estudiando con detalle la puesta, la cría y el alimento disponible introduciendo una interpretación evolutiva, de estrategias, como explicación de la regulación encontrada en la comunidad. Andrewartha y Birch en su texto de Ecología aparecido en el mismo año (Andrewartha y Birch, 1954), propusieron un modelo de regulación que contrastaba con el de Lack. Su experiencia en insectos evidenciaba el papel de las variables climáticas en la población y no los factores relacionados con la densidad. Durante años la Ecología ponderó ambas alternativas regulación demográfica dependiente o independiente de la densidad, con estudios dominados por la fauna. Mas tarde Harper (1967) incorporará los vegetales a la discusión demográfica y a la biología de las poblaciones (Harper, 1974) analizando el ciclo vital como contexto donde tratar la demografía y las estrategias de las plantas y los organismos en general, en su excelente *Population biology of plants* (Harper, 1977). Desde sus trabajos, la Ecología terrestre se ha visto a la luz de la demografía.

La regulación demográfica no se puede separar de otros procesos de la comunidad que constituyen su marco dinámico; los modelos demográficos son casos particulares donde los mecanismos causales operan de un modo cerrado y predecible en ambientes estables o fluctuantes predecibles. Las interacciones son más complejas en las comunidades operando en el mismo nivel de organización (regulación lateral), creando bucles que operan regulando niveles progresivamente más amplios (regulación ascendente o *bottom up*) o en sentido contrario subordinando estructuras y procesos menores y mas breves (regulación descendente o *top down*).

Sven Eric Jørgensen ha dedicado su carrera científica al desarrollo de modelos numéricos de ecosistemas. Desde la simplicidad de la dinámica de poblaciones aisladas la modelística ha sofisticado los modelos para incorporar la segregación espacial o la selección de unas pautas y ecotipos frente a otros, sometido el proceso a las exigencias termodinámicas (Jørgensen y Svirezhev, 2004). Puede simularse la migración, la heterogeneidad espacial y otras caracte-

rísticas de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas. Modelos donde la población cambia en su pauta de respuestas con el tiempo, ofreciendo comportamientos evolutivos.

El intercambio con otras áreas que soportan poblaciones, metapoblaciones, abre el comportamiento del modelo. La convergencia de los modelos con los sistemas naturales ha servido para desentrañar los procesos regulatorios. La simulación numérica ha ayudado a formalizar la teoría ecológica (Jørgensen, 2002). En otra dirección, ha servido para fundamentar la intervención en la naturaleza dispo- niendo de modelos predictivos cuantitativos de impactos o de restauración ecológica (Mitsch y Jørgensen, 2003).

Comunidades y asociaciones

Las asociaciones entre organismos juegan un papel esencial en las comunidades ya que, como se ha indicado, la información ge- nética de cada estirpe suele ser insuficiente para sobrevivir en ausencia de otros organismos en procariotas y es muy insuficiente en eucariotas. Tras un largo período evolutivo con procariotas como únicas formas vivas, aparecieron los eucariotas capaces de organizarse en comunidades de organismos funcionalmente complementarios y adquirir caracteres nuevos desarrollando organis- mos longevos y grandes, con progresivo control ambiental. La opción de los eucariotas, en líneas generales, es la comunidad mutualista, donde se han diferenciado más y más.

El término simbiosis, antiguo en Biología, fue introducido por el gran micólogo Heinrich Anton de Bary en 1869 (De Bary, 1869) para identificar un modo de mutualismo favorable a los organis- mos concurrentes. Ampliando el marco, las interacciones pueden ser favorables a uno de los organismos (parasitismo, predación), favorables a uno y sin significación para el otro (comensalismo), desfavorables para ambos (competencia) o beneficiosa para ambos en el mutualismo. Refinando el análisis pueden encontrarse asocia- ciones temporales o permanentes, específicas o genéricas, etc. La competencia, elevada por Darwin a mecanismo evolutivo funda- mental, no siempre es relevante en la comunidad.

Evolutivamente puede concebirse una interacción ocasional, de baja significación para cada población, que aumente en intensidad para una o para ambas hasta transformarse en su condición de su- pervivencia en la comunidad. Las relaciones antagónicas iniciales pueden transformarse en otras sinérgicas con beneficios mutuos. El

carácter patógeno de un microorganismo infeccioso puede transformarse en una relación simbiótica donde el antiguo agente infeccioso pierde su carácter virulento y, en lugar de producir toxinas, provee al hospedador de algunos productos metabólicos de los que aquel carece. El hospedador suprime las reacciones protectoras o defensivas y favorece la asociación proporcionando energía, sustancias, protección o dispersión al organismo, llegando a construir órganos especializados para favorecer sus poblaciones.

Se ha propuesto que las mitocondrias, los plastos y los flagelos proceden de remotas asociaciones entre procariotas y eucariotas (Margulis, 1970, Fisher, 1989, Gray, 1989). En los líquenes, asociación de un alga (clorofita) o una cianobacteria con un hongo permiten al hongo beneficiarse de la capacidad fotosintética y al alga persistir en estructuras estables. Planarias, coralarios, opistobranchios son otros ejemplos de invertebrados que pueden incorporar a sus tejidos organismos fotosintéticos funcionales. En los herbívoros, la presencia de simbiosis en el digestivo les permite la función celulásica para descomponer la celulosa de su dieta. Entre los vertebrados abisales se encuentra la asociación con bacterias luminiscentes en órganos especializados, fotóforos, que le permiten a los vertebrados emitir luz. La fijación del nitrógeno por plantas vasculares como leguminosas, *Alnus* o *Coriaria buxifolia* dependen de la presencia de colonias de microorganismos (como *Rhizobium*) que con frecuencia inducen el desarrollo de órganos especializados (nódulos) en el vegetal. En los insectos pueden formarse órganos especializados que albergan a los simbiosis: hongos (micetomas) o bacterias (bacteriomas).

Otros órganos para favorecer una asociación mutualista, son la mayor parte de las flores vistosas o aromáticas y de los frutos carnosos o coloreados, con su enorme variedad de formas. También lo son las espinas huecas y con un orificio en la base que presentan algunas especies de *Acacia* para favorecer la mirmecofilia.

El digestivo, las mucosas, la piel, la epidermis, la corteza o las raíces, albergan poblaciones de organismos que pueden ser necesarios para el hospedador por jugar un papel imprescindible en la degradación de moléculas del alimento, el control de la fermentación, la incorporación de elementos desde compuestos poco solubles, la producción de vitaminas, el mantenimiento del pH, y otras. Las micorrizas, hongos asociados a las raíces, se comportan a veces como los auténticos órganos de absorción de la planta.

La asociación externa a un organismo se enfrenta a las barreras epidérmicas y a las reacciones del hospedador. El paso a otros

medios como cavidades o tracto digestivo en animales, por ejemplo, requiere nuevos mecanismos en el parásito o comensal para superar los procesos defensivos y para ajustarse al medio interno regulado del hospedador con la composición muy diferente del entorno. El paso hacia otros sistemas u órganos (circulatorio, tejido muscular; xilema, parénquima clorofílico, vagina, estómago), repite el proceso de ajuste al medio del hospedador y requiere desarrollar mecanismos de neutralización de sus reacciones defensivas. La evolución suele conducir a situaciones de equilibrio estacionario donde parásito y hospedador conviven; el primero pierde virulencia y el segundo pierde efectividad en su rechazo. Algunas patologías humanas muestran esta transición. *Helicobacter pylori* es un saprobio que soporta el bajo pH estomacal de nuestra barrera gástrica gracias a un activo transporte de urea al citoplasma donde produce suficiente amonio para neutralizar los efectos del medio ácido. Las estirpes de la bacteria aunque están presentes en casi la mitad de la población humana, sólo a veces causan gastritis, úlcera de estómago y otras patologías. Se han identificado otras once especies de *Helicobacter* en el digestivo de vertebrados.

Las asociaciones mutualistas se alcanzan cuando ambos socios actúan positivamente en el ciclo del otro, cerrando circuitos de realimentación positivos a sus poblaciones. En esta situación, parte de las informaciones genéticas del hospedador y del parásito son redundantes y no llegarán a expresarse cuando las funciones codificadas dejen de tener papel ecológico. La información genética del organismo deja de ser relevante cuando no se expresa, cuando no forma parte de algún proceso regulador durante el ciclo del individuo generación tras generación. Su alteración o pérdida no modifica las posibilidades de supervivencia de la progenie si esta dispone, mediante el mutualismo de organismos asociados, de fuentes informativas que *codifiquen* las funciones de las que carecen. O si el organismo accede a un medio regulado: fuentes termales, océano profundo, medios endolíticos, también los medios internos de otros organismos, como el caso de los endoparásitos.

La simplificación genética que se observa en los endoparásitos puede ser muy considerable y parece obedecer a estas causas. La simplificación genética de los patógenos o simbioses se evidencia por la reducción de bases de su genoma, muy pequeño en algunos organismos como micoplasmas (*Mycoplasma genitalium* 580 kb; *Ureoplasma urealyticum* 750 kb). Hay reducción de genoma en estirpes microbianas endosimbiontes como *Buchnera* spp. microorganismo asociado a pulgones con estirpes específicas de genomas

reducidos: la estirpe del pulgón *Cinara cedri* tiene un genoma de 450 kb, la de *Bayzongia pistacea*, de 615 kb (Silva *et al.*, 2005).

Los mutualismos reflejan un grado de coevolución que en la simbiosis puede ser antigua con profundas implicaciones para ambos organismos. Los endosimbiontes han pasado por fases de cambio acelerado de su genoma, seguidas por otras de relajación y estabilidad. En hongos y bacterias endosimbiontes de moluscos y oligoquetos se observan genomas pequeños por debajo de 1Mb y cambios en la composición de las proteínas.

Se ha producido un mutualismo a escala de la Biosfera, acentuando la consolidación de las comunidades. La Biosfera con eucariotas parece ser mucho más diversa que su predecesora la Biosfera de procariotas, porque la mayor complejidad permitió a estos organismos crear comunidades con funciones ecológicas complementarias mantenidas por mayor especialización. Otro tanto sucede con la separación de órganos multicelulares con una organización que podría calificarse de *mutualista* entre estirpes celulares. A su vez forman parte de circuitos mutualistas en sus comunidades y llegan a construir las grandes estructuras de origen orgánico como los bosques, las bandas submarinas de kelp o los arrecifes coralinos.

La expansión hacia la diversificación lo es hacia la especialización en un medio o una comunidad (o ambas). Tras el lapso enorme de la Vida creando la diversidad, a veces perdiéndola, la Biosfera actual es mutualista.

La Vida regula el O_2 y CO_2 atmosféricos, sus formas disueltas oceánicas e indirectamente la concentración del O_3 en la mesosfera o de otros gases en la atmósfera: CH_4 , H_2 , CO , SH_2 , etc. Contribuye a regular la temperatura, a elevar la humedad del aire y en ciertas condiciones, la precipitación, facilitando el despliegue vital en los medios continentales. La Vida, atrincherada en la Biosfera, ha soportado los cambios geológicos de su inquieto planeta. En lo que conocemos, este largo éxito de la Vida se ha debido a la opción por la diversidad, repartiendo el legado de información acumulado por la evolución en piezas menores, autorreproducibles, las especies, ensambladas en comunidades.

Los grupos funcionales mayores de la Biosfera son evidentes: sin productores, no habría energía química disponible para el resto de la Biosfera. Sin consumidores, no habría biomasa animal disponible para los predadores. Sin descomponedores, no habría mineralización que liberara los nutrientes.

Los animales se han desarrollado gracias a la presencia de O₂ libre cuando la atmósfera superó, por la acción de los tapetes bacterianos fotosintéticos, el punto de Pasteur y la concentración del gas alcanzó el 0,1% del valor actual.

En los fondos oceánicos, sobre las dorsales donde se expande la corteza, la comunidad biológica tiene su base de producción en procariotas quimiosintéticos del Fe y el S que sintetizan biomasa aprovechando el salto energético de las disoluciones mineralizadas que salen por los *vents* submarinos. Algunos organismos especializados, evolutivamente más recientes, se han acoplado a estas cadenas tróficas donde la materia orgánica bacteriana es aprovechada por filtradores y descomponedores soportando cadenas que llegan a crustáceos decápodos, equinodermos y peces. Sin su asociación con los primitivos procariotas quimiosintéticos no existirían en las dorsales los restantes grupos de eucariotas.

Los organismos de fondos rocosos intermareales son un objetivo clásico en la Ecología desde el trabajo inicial de Möbius en el banco de ostras percibiendo la autonomía funcional de la comunidad de seres vivos, que él denominaba biocenosis. Dayton (1971) profundizó en el concepto de comunidad presentándolo como un sistema en continua autoorganización, que en cada tesela de territorio desarrollará trayectorias propias de acuerdo con las interacciones que sufre. Estas ideas las desarrollará en un sistema béntico peculiar: las bandas de kelp (*Macrocystis pyrifera*), algas feofíceas muy largas (hasta 100 m) que ancladas al lecho rocoso crecen hacia la superficie marina. Otros géneros con especies de tamaño menor forman el kelp en diferentes litorales de aguas frías.

El kelp desarrolla una estructura comparable a un bosque submarino que se comporta con independencia del fondo rocoso y permite estudiar interacciones dentro de la comunidad. Algas anuales y perennes compiten por la luz y son consumidas por erizos y otras especies que son regulados por las poblaciones de estrellas de mar y nutrias marinas. El desarrollo del bosque de algas reduce la penetración de luz y la velocidad de la corriente y la turbulencia y con ella la dinámica de plancton y bentos. La comunidad no sólo soporta las condiciones; también las regula, manteniendo un entorno donde puede sobrevivir y donde sus especies se reproducen e instalan. Dayton and Tegner (1984) mostraron cómo las interacciones locales se transmiten a niveles superiores, en lo que pasó a denominarse regulación ascendente.

Paul Dayton ha sido galardonado en enero de 2006 con la primera convocatoria del Premio Internacional Ramón Margalef

de Ecología y Medio Ambiente que honra al ilustre ecólogo catalán.

En los continentes la vegetación muestra, en muchos lugares, la concurrencia de las mismas especies bajo condiciones ambientales semejantes. Relacionando geografía y vegetación se ha pensado, desde hace un siglo (Warming, 1895, Flahaut y Schröter, 1910 Clements, 1916), que existían asociaciones estables y, como tales, entidades naturales definibles por su composición florística.

Esta línea de pensamiento, la Fitosociología, ha identificado en la cubierta vegetal de Europa asociaciones de especies, asignándoles una denominación y organizándolas jerárquicamente. Los métodos de la Fitosociología ofrecen una técnica descriptiva apropiada para los tipos mayores de vegetación, en situaciones estables y áreas homogéneas. La vegetación que presentan los mosaicos de sustrato o los gradientes ambientales, las series sucesionales causadas por perturbaciones o intervenciones humanas, las áreas donde la tasa de renovación de especies es elevada, ofrecen malos resultados a los métodos fitosociológicos.

El esfuerzo de prospección de agrupaciones florísticas ha permitido conocer la cubierta vegetal y relacionarla detalladamente con el clima, la orientación y el sustrato. La escuela fitosociológica encabezada en Europa por Braun Blanquet (1928), Tüxen (1937), Tüxen y Elleberg (1937) y en España por Oriol de Bolós, Montserrat, Bellot, Rivas Goday y especialmente por Rivas Martínez y sus discípulos, ha impulsado el conocimiento de la vegetación. Fuera de Europa han existido intentos tímidos de aplicar el método fitosociológico en el W de los Estados Unidos, países de América del Sur, Norte de África o Japón. No ha servido para describir los sistemas terrestres incorporando a los restantes componentes del ecosistema (animales, microorganismos) y las facies temporales, debidas a la sucesión, las asume con dificultad.

Frente a la vegetación de unidades estables, otras escuelas identifican secuencias (tiempo) y transiciones (espacio) (Whittaker, 1957; Bray Curtis, 1957). La cubierta vegetal es descrita como mosaico de unidades separadas por fronteras o es descrita como un continuo cuya intensidad de cambio se acentúa en algunos intervalos. La visión continuista es común a los ecólogos de formación ecofisiológica, experimental, evolutiva y numérica, compartida por las escuelas de países anglosajones (y otros como España o Rusia). La aproximación de unidades ha predominado en la Europa central.

Ronald A. Fisher había sido destinado a la Estación Agrícola de Rothampsted en 1922 para ayudar en la interpretación y diseño de los experimentos agronómicos. Su brillante papel como estadístico puso en manos de los científicos un abanico de pruebas para discriminar los componentes azarosos de la experimentación, iniciando una revolución científica que se extendió a otras ciencias como la Ecología, la Genética, la Sociología y la Economía. La Ecología asimila las herramientas numéricas en la demografía, ya mencionada, en la clasificación y división de matrices de datos, en la asociación de series de datos concurrentes en el espacio o el tiempo, y en el diseño del muestreo, que se generalizan desde los años cuarenta.

Carrington Bonsor Williams, colabora con Fisher y publica (Fisher *et al.*, 1943) una expresión de la relación entre el número de especies y el de individuos en el muestreo de una comunidad multiespecífica con la forma:

$$S = \alpha \ln (1+N/\alpha)$$

α depende del reparto de abundancias en la comunidad, y los autores lo denominan *Índice de diversidad*.

C. B. Williams producirá una oleada de contribuciones en los veinte años siguientes (Williams, 1943, 1944, 1947, 1950, 1954). Wigglesworth describió a Williams como: *the first real quantitative empirical naturalist* y Sheail como: *a naturalist who became numerate* (ambas referencias de Sheail, 1987, pág. 158). Aparecen ya en la década de los cincuenta, textos de Ecología cuantitativa (Greigh Smith, 1957). La aplicación de ordenadores desde el artículo de W. T. Williams (otro ecólogo numérico de igual apellido) y Lambert de 1960, termina por decantar la investigación ecológica hacia los métodos numéricos: *the computer botanist*, resumía W. T. Williams en 1967⁹.

Con el acceso al cálculo numérico se ponía a disposición de la Ecología una herramienta revolucionaria. Los estudiantes de Ecología que intentaban *becoming numerate*, aun los más modestos, sospechaban los avances que traería su aplicación. La última conclusión de mi Tesis Doctoral, sobre ecología del pastizal (García

⁹ Lance y W. T. Williams, 1965, 1966, 1967, W. T. Williams y Lambert, 1966, 1967. Fernando González Bernáldez presentó en 1966 una aplicación temprana de análisis numérico de la vegetación en España, que se publicará en 1969 (García Novo, F.; González Bernáldez, F., Gil Criado, A., 1966, Essais d'analyse automatique de la vegetation et des facteurs du milieu. V *Symposium Flora Europaea*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Sevilla: 91-115).

Novo, 1968) concluía: *La capacidad de memoria y velocidad de los ordenadores actuales limitan muchas de las actuales aplicaciones a los pastos. El previsible aumento de tales posibilidades es de esperar que favorezca en lo sucesivo el estudio no solo de los pastizales sino de la Ciencia Ecológica en general.*

Llevar a cabo manualmente el ensayo de muchos tratamientos numéricos sobre los datos era imposible, en la práctica. Los rápidos avances en computación ofrecieron pronto la solución. David Wishart, de la U. de St Andrews en Escocia, prepara *CLUSTAN* (1970) uno de estos pioneros paquetes informáticos, superando las limitaciones al análisis de datos ecológicos (García Novo y Wishart, 1972).

Sucesión y organización

La orilla S del Lago Michigan, al SE de Chicago, presenta una banda de playas relativamente estrecha con dunas embrionarias ocupadas por *Uniola paniculata* y *Ammophila breviligulata*, viciariante de nuestra *A. arenaria* de litorales arenosos. Detrás de las dunas embrionarias, unas vigorosas formas dunares transgresivas se elevan hacia el interior dibujando bandas de colinas que finalmente descienden para dar paso a valles interdunares con lagunas alargadas y una red de drenaje condicionada por antiguos niveles de equilibrio del lago. Este magnífico conjunto natural de dunas de Indiana se intentó proteger en 1916, como las Sacred Sands (Engel, 1983) pero el proceso no culminó. Entre las Reservas y los Parques protegidos de Indiana Dunes se intercalan hoy acererías, vías férreas y autopistas, aparcamientos, campos de deporte y acampada.

Henry Chandler Cowles, geólogo de formación, comenzó a impartir Botánica en la Universidad de Chicago en 1878 estudiando con sus alumnos la vegetación de los sistemas de dunas del lago Michigan. Cowles en su Tesis Doctoral (1899) y en un trabajo posterior (1901) ofreció una interpretación secuencial que enlazaba en un proceso el desarrollo de la vegetación dunar y una formulación teórica de las comunidades vegetales (*plant societies*). Las dunas embrionarias de la playa alta alimentaban dunas primarias que con la vegetación perdían movilidad y se recubrían con matorrales y bosque de álamos. Los cordones más antiguos llevaban pinos y finalmente bosques maduros con arbolado de robles y otros caducifolios y hacia el interior los cordones daban paso a lagunas permanentes. El impacto de la formulación fue grande; Clements diría en 1916 que Cowles había creado el modelo para

estudiar las formaciones dunares en todo el mundo. Probablemente el texto del propio Clements *Research Methods in Ecology* (1905) es la obra que ayudó a difundir esta capacidad de la vegetación para crear una organización dinámica que limita los grados de libertad del proceso a lo largo del tiempo. *Research Methods* además abrió la Ecología de campo a la experimentación ofreciendo métodos y aparatos: termómetros, termógrafos, hidrómetros, clinómetros, fotómetros, fotómetros con seguimiento solar, fotómetros sumergibles y muchos otros.

La presentación de Cowles y las elaboraciones de Cooper (Cooper, 1913), Clements, Weaver y otros autores de la escuela de Ecología de Chicago (Clements, 1916, Clements *et al.*, 1919), introdujeron con la sucesión un concepto ecológico que asociaba la organización con el tiempo y lo hacía de modo direccional, desde el comienzo abiótico a la etapa terminal, estable, que dependía de las condiciones climáticas locales y se denominó etapa *climax*.

Se trasluce en las descripciones de clímax o en las asociaciones de los fitosociólogos, la aceptación de estadios ecológicos de composición inamovible, *cuasiorganismos*, que no se evidencian con la experimentación.

La ocupación de un sustrato terrestre inicialmente vacío por un ecosistema, es un ejemplo de autoorganización. A lo largo del tiempo el ecosistema se estructura, acumulando biomasa y aumentando el número de especies. Mas tarde algunas de las especies iniciales (pioneras) desaparecen y se incorporan otras, sin que el proceso tenga un estadio final definido. Más bien sucede que la tasa de transformación (de la estructura, la biomasa, las especies presentes), se reduce y los cambios se hacen lentos. Este proceso temporal de *sucesión*, puede interrumpirse, invertirse, tomar trayectorias alternativas o hacerse cíclico y se altera con modificaciones de clima, sustrato, incorporación o pérdida de especies muy activas o debido a las intervenciones humanas.

Los ejemplos de vegetación que sirvieron para elaborar el concepto de sucesión, los bosques templados de Estados Unidos de Norteamérica y especialmente las dunas del Lago Michigan, ilustraban sucesiones primarias desde gleras, tillitas o bermas de playa, hasta bosques. La secuencia se presentaba como una lucha, *struggle for life*, desde el principio modesto de los pioneros en el medio hostil, al éxito final de los elementos maduros (y más fuertes) controlando el medio. Subyacía en el modelo sucesional un trasunto de la lucha humana a lo largo de la vida para consolidar su

posición o la de una clase social; en suma, para conquistar el poder por medio de la lucha. Se ha puesto de manifiesto la herencia darwinista del análisis marxista y la carga sociológica del modelo clementsiano.

La polémica sobre el significado de las unidades estables se ha repetido en Ecología. Tansley (1935) en su propuesta de ecosistema comienza criticando con dureza las ideas Clements y las de Phillips (1934, 1935), que había elaborado en un plano teórico la teoría organísmica de la vegetación¹⁰. Gleason ya subrayaba (Gleason, 1926) que las especies actúan de modo individualista y las comunidades están formadas por las especies presentes en ese momento. Efectivamente no puede definirse un estadio terminal ya que el Planeta y cada área cambian continuamente. Pero son evidentes los estadios duraderos en las comunidades (y el ecosistema) a medida que la sucesión se organiza (o desorganiza) en el tiempo por medio del intercambio de información y la apertura y cierre de circuitos mutualistas.

La cuestión fundamental es que cada trayectoria sucesional es histórica y tiene lugar en una secuencia ambiental (clima, hidrología, sustrato), propia. En su transcurso, el azar puede incorporar o suprimir alguna población, y tienen cabida eventos extraordinarios (frío, viento, sequía, incendio, plaga). Representando la trayectoria en un hiperespacio de abundancia de las especies uniendo los puntos de diferente edad, se obtendría una traza temporal de la sucesión. La mayor parte de las trayectorias tendrían patrones parecidos y se agruparían en un haz denso. Hacia las márgenes destacarían sucesiones menos probables, que siguen trayectorias alternativas, que se detienen en un punto, se desarrollan sobre los planos por ausencia de especies, que regresan a composiciones anteriores tras desarrollar un bucle.

Fases de organización, estados estables alternativos, regresiones, bifurcaciones, colapso de la comunidad, son posibilidades inherentes a la sucesión (Connell y Slatyer, 1977). Por este motivo, hoy tiende a preferirse la expresión regeneración para expresar estas reorganizaciones de la comunidad en el tiempo.

Durante reorganizaciones (y sucesiones) aparecen en el sistema características nuevas, las *propiedades emergentes* de Margalef (1963, 1968), que otorgan la identidad a los ecosistemas, al per-

¹⁰ *Clements appears as the major prophet and Phillips as the chief apostle, with the true apostolic fervour in abundant measure* (A. G. Tansley, 1935, On the use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307).

mitirles reforzar su regulación. Eugene Odum (1969) destacaba la acumulación de biomasa y la estructuración que conducen a mayor estabilidad, diferenciación de nuevos ambientes, almacén de nutrientes y a veces de agua, y otros rasgos a medida que la sucesión avanza.

En el medio acuático pueden tener lugar cambios rápidos en el plancton durante el ciclo anual de la masa de agua (Toja, 1984). A otras escalas se evidencia en los peces, aves o mamíferos, vegetación sumergida o de orillas, etc. En los medios lacustres la acumulación de materia orgánica en el vaso al progresar la sucesión puede suponer la precipitación de una parte de los nutrientes pasando la masa de agua hacia una progresiva oligotrofia a medida que avanza la madurez (Margalef, 1974). El proceso actual de lagos y masas de agua que evolucionan en sentido contrario suele deberse a intervenciones en la cuenca o vertidos directos que incrementan la entrada de nutrientes al agua y a su deposición (en particular N) desde la atmósfera.

Durante la sucesión tiene lugar un reajuste de la comunidad variando los efectivos (y el papel) de sus poblaciones por la concurrencia de procesos. Siguiendo con ejemplos acuáticos y tomando un caso frecuente, un embalse de nueva construcción, tiene lugar con el llenado la aparición de un medio nuevo, que se comporta como un pequeño lago con aguas profundas y estratificadas frente a las fluyentes y someras del río. El segundo proceso, propiamente ecológico, es la maduración de la comunidad debido a interacciones entre las poblaciones supervivientes, que pueden seguir trayectorias diferentes.

Granado Lorenzo y García Novo (Granado Lorenzo y García Novo 1982, 1985, 1986a, 1986b) han descrito las primeras fases de la sucesión en la comunidad íctica tras la creación del embalse de Arrocampo en 1977 (cuenca del Tajo). Identifican una fase temprana con expansión de las especies de fácil reproducción en el nuevo medio (como la carpa común y la regresión de otras que necesitan el acceso a emisarios, como la boga *Chondrostoma polylepis wilkommii* o las especies de barbos. Cuando la comunidad se ha expandido se desencadenan estadios posteriores durante los que actúan procesos de competencia y especialización trófica sobre los recursos o de predación de unas especies como el black-bass, sobre alevines y juveniles, reduciendo el tamaño de la población y reajustando la composición de la comunidad y el reparto de recursos.

La diversidad del río Arrocampo era alta (doce especies, moderada dominancia) y cayó con la creación del embalse y la expan-

sión inicial debido a la gran dominancia de carpa, elevándose de nuevo más tarde. No se recuperaron los valores iniciales ya que la riqueza específica descendió al extinguirse algunas de las poblaciones iniciales por encontrar bloqueado su acceso a emisarios durante la migración reproductiva (la boga, y los barbos *Barbus comiza* y *B. standeichneri*) o por otras causas (el carpín, *Carasius carasius*, la anguila y la tenca). El segundo estadio sucesional tardó en estabilizarse debido a las marcadas fluctuaciones del caudal de sus emisarios, pero a lo largo del tiempo se observó que las fluctuaciones se amortiguaron y las medidas de diversidad fluctuaron progresivamente menos.

Este patrón de sucesión en la comunidad del embalse es el más probable, pero no el único porque pueden tener lugar otros fenómenos, originando diferentes secuencias, como la introducción de especies nuevas. Los autores observaron este desvío en Arrocampo por la introducción accidental del pez sol o perca sol (*Lepomis gibosus*), que se hizo abundante en las orillas donde parece preñar las puestas y alevines de otras especies. La consecuencia fue un aumento transitorio de diversidad seguido por su descenso causado por la dominancia de la nueva especie. Otro fenómeno observado ha sido la presencia de carpa de Kóllar (*Cyprinus kollari*), posiblemente originado por hibridación de carpín y carpa común en este tramo del Tajo. En las primeras fases la carpa de Kóllar resultó abundante en el embalse, pero los machos desarrollaban a partir de la clase II de edad, un tumor de testículo de rápida evolución que les causaba la muerte en pocos meses. La tumoración redujo la abundancia de machos y la población de la especie, que prácticamente se extinguió, reduciéndose la diversidad en el embalse (Granado Lorenzo *et al.*, 1987).

El seguimiento del embalse de Arrocampo y el de Torrejón a plazo largo (treinta años) ha documentado las fases comunes a la expansión íctica en embalses y la persistente fluctuación de la diversidad en el tiempo. (Granado Lorenzo, 2000, Encina *et al.*, 2006). El sistema fluctúa cada año, y de unos años a otros, sin alcanzar un estado estacionario en un proceso general con rasgos comunes pero una elevada variabilidad interanual.

Islas y aislamiento de especies y de comunidades

La dinámica de las poblaciones en islas y su relación con la superficie, la distancia al continente y el número de especies presentes fue formalizada por McArthur (McArthur y Wilson, 1967). El nú-

mero de especies aumenta con el tamaño de la isla y disminuye con su distancia al continente, de donde proceden los individuos colonizadores. En una primera aproximación denominando x a la fracción de especies de la isla y considerando constantes las tasas de colonización (o inmigración) C y de emigración E , se puede formular que la variación de la fracción de especies vendrá dada por:

$$dx/dt = C(1-x) - E x$$

La aproximación mejora considerando que la tasa de extinción E disminuye al incrementar el área de la isla y la tasa de colonización C disminuye exponencialmente con la distancia al continente origen. El modelo se enriquece con las recolonizaciones entre islas, las interacciones entre especies, la heterogeneidad de los parches, la destrucción diferencial de hábitats o poblaciones en los mismos y otras.

El modelo de McArthur y Wilson lo ampliaron Hanski (1991), Gilpin y Hanski (1991), Irvine (1991), Hanski y Gilpin (1997), Hanski (2004) sucesivamente a conjuntos de islas de superficie diferente y a distancias variables, cuyas poblaciones intercambian individuos (metapoblaciones, expresión introducida por Levins (1969), incorporando al modelo la posibilidad de extinción local y la de rescate poblacional desde otra metapoblación, desde otra isla. Tilman (1994) generaliza un modelo competitivo entre muchas especies formalizando las relaciones entre capacidad competitiva y colonizadora. José María Fernández Palacios (2004a) ha revisado la teoría de Islas en una publicación reciente (Fernández Palacios, 2004b).

Las relaciones entre superficie muestreada y número de especies encontradas son relevantes a los modelos de islas. El muestreo experimental de una superficie plantea cuestiones metodológicas: heterogeneidad espacial (suelos, sustratos, masas de agua), heterogeneidad en las comunidades biológicas, y en consecuencia de las comunidades y los recursos de las especies, cuya distribución tiende a ser agregada. Entran además otros condicionantes: la relación superficie/perímetro cambia con el tamaño y con ella la posibilidad de migración desde otra área, que condiciona la recolonización y la extinción local.

Las ecuaciones propuestas suelen tener forma exponencial con un índice de diversidad que relaciona la riqueza en especies S con el área estudiada A :

$$S = \alpha \log A$$

siendo la constante α positiva, o bien

$$\ln S = \log c + z \ln A$$

siendo las constantes c y z positivas. α cambia de acuerdo con las condiciones de la observación; c es un componente de heterogeneidad local y z un índice de diversidad relacionado con características del grupo de organismos muestreado.

En las islas pequeñas, en los islotes costeros o en las lagunas, se puede verificar este modelo de colonización, intercambio y extinción local que puede llegar a la desaparición de un grupo biológico. Una isla (o área) grande, es raro que se encuentre sin organismos, pero se conocen ejemplos de cuevas, islas o lagos que durante un episodio violento como una erupción volcánica, perdieron sus organismos. Estos medios inéditos pueden ser colonizados por los microorganismos aportados continuamente desde la atmósfera y por eucariotas continentales arrastrados por el viento o a la deriva sobre el mar en restos vegetales y también asociados a otros organismos capaces de alcanzar el área por sus medios, como aves. La explosión del volcán Krakatoa en Indonesia, el 27 de agosto de 1883, y la de Santorini (o Thera) en Grecia hacia el 1650 a.C., son ejemplos históricos de islas destruidas casi completamente por una explosión volcánica. Otras han aparecido nuevas como Surtsey, cerca de Islandia, por una erupción submarina el 14 de septiembre de 1963 y desde entonces se ha seguido su colonización.

La llegada de algunos organismos pioneros crea comunidades con pocos elementos donde no existen relaciones o grupos que se encuentran en el continente. Puede darse entonces una radiación: una evolución de una especie hacia distintas especializaciones, que si se aíslan, pueden generar variedades y finalmente especies diferentes. El ejemplo por excelencia son los pinzones (*Geospiza*) de Galápagos que sirvieron de inspiración a Carlos Darwin¹¹. Jonatham

¹¹ En su singladura de regreso desde Suramérica, el *Beagle* fondea en Galápagos en septiembre de 1835. Darwin recolecta materiales y caza algunos pinzones en cuatro de las islas, pero su divergencia morfológica tan marcada no le hace sospechar que se trate de un grupo emparentado. Durante el viaje por el Pacífico, al trabajar sobre los pinzones recogidos, es cuando reflexiona sobre las diferencias entre ejemplares de islas cercanas y recuerda que el gobernador Lawson le había asegurado que podían identificar de qué isla provenía cada tortuga terrestre. ...*I must suspect they are only varieties. ...If there is the slightest foundation for these remarks, the zoology of Archipelagoes will be worth examining for such facts undermine the stability of Species.* A Naturalist's voyage. J. Murray. Londres, 1879. La diversidad hacía sospechar a Darwin el proceso de la evolución.

Weiner (Weiner, 1994) en *The beak of the finch*, un clásico de la divulgación ecológica, describe los trabajos de los investigadores Peter y Rosemary Grant en Daphne Mayor un islote del archipiélago de Galápagos. Han demostrado en un larguísimo proyecto de investigación iniciado en los años setenta, cómo las características anatómicas de las poblaciones de los pinzones son seleccionadas continuamente por las condiciones ambientales, especialmente por los recursos tróficos, condicionados por la precipitación.

La investigación ecológica ha aportado nuevos ejemplos de radiación de aves en islas y los ha encontrado también en diferentes grupos. Los caracoles terrestres de medios húmedos de Hawai pertenecientes al género *Achatinella*, estrechamente emparentados, se han diversificado en medios y altitudes. En la Isla de Oahu se encuentran 30 especies de 1,5-2,5 cm y colores o dibujos variados. Probablemente descienden de ejemplares de la diminuta *Lamellidea gracilis* (2-3 mm) que pudo alcanzar las Hawai desde el continente sobre material vegetal a la deriva. Las moscas del género *Drosophila* ofrecen en el archipiélago otro ejemplo de radiación, con especies que alcanzan tamaños superiores a la mosca común. Los peces Cíclidos de los Grandes Lagos africanos presentan centenares de especies diversificadas, de antiguo, hacia distintos medios y recursos. El Lago de Chapala en México, producido por la irrupción de coladas de lava sobre el Río San Juan, dejó confinadas poblaciones de pejerreyes (género *Chirostoma*) que se han diversificado hacia unas 25 especies (charales, blanco de Chapala), de tamaño y dieta diferentes (Rodríguez Ruiz y Granado, 1987, 1988a, 1988b).

En el Archipiélago Canario, las crasuláceas muestran notable diversificación debida a radiación evolutiva especialmente en la alianza *Aeonium*, muy cercano al *Sempervivum*, plantas perennes leñosas en roseta, con rica variedad de formas y gran número de endemismos en cada isla (Ceballos y Ortuño, 1976). Otros géneros presentan especiación a nivel de isla como las alianzas *Sonchus*, *Echium*, *Argyranthemum* y otras. La fragmentación de un área grande crea islas con retazos de comunidad interrumpiendo bucles de regulación y permitiendo cambios rápidos en las poblaciones de organismos hasta que se restablece un equilibrio estacionario.

En el intervalo, las poblaciones aisladas de algunas especies pueden diferenciarse de la original siguiendo trayectorias distintas, creando círculos de especiación. Los mapaches u osos lavadores americanos (*Procyon*) se han diferenciado en las islas caribeñas dando formas propias. Aves sedentarias, reptiles, anfibios, han seguido esta diferenciación insular impulsada por los cambios eus-

táticos a lo largo del Pleistoceno. Un ejemplo de diferenciación muy rico en formas lo ofrecen las pequeñas especies de *Lacerta* de los islotes mediterráneos o las especies de *Limonium* en los islotes de la costa W de Sicilia (Pignatti, 1995, pág. 16). Las fluctuaciones climáticas asociadas a las glaciaciones crearon alternativamente conexiones y aislamiento de los picos montañosos ofreciendo condiciones a la especiación. Las grandes mariposas blancas de *Apollo* ofrecen patrones diferentes de manchas y ocelos en cada macizo montañoso europeo.

Los enebros, pinos o abetos ofrecen especies distintas en los macizos montañosos circummediterráneos. Los abetos, por ejemplo, proceden de poblaciones relictas del abeto europeo *Abies alba* ancladas a «islas» montañosas, donde han producido las formas actuales bajo un clima mediterráneo con sequía estival y menor rigor invernal. *A. cephalonica*, *A. borisii regii*, *A. nebrodensis*, *A. numidica*, *A. nordmanniana* se distribuyen el entorno de la Cuenca desde Argelia al Cáucaso. En el sector occidental se sitúan los pinsapos, *Abies pinsapo*, en la Serranía de Ronda, *Abies maroccana*, muy próxima, en el Rif marroquí.

Al estudiar los pinsapos rondeños y rifeños en su contexto de vegetación se comprende mejor el proceso de remodelación de las comunidades al fragmentarse en islas. Lamrani Alaoui (1997, 1998, 1999, 2005) y Gallego *et al.* (2004) han comparado las diversidades vegetales entre los pinsapares rondeños (Grazalema) y rifeños (Talassemthane, Tazout, Kelaa). Pese al origen biogeográfico compartido, semejanza de sustrato e identidad climática, existen diferencias causadas por la fragmentación del espacio en una y otra orilla del Mediterráneo. En el Rif el número de especies de matorral es inferior y el de especies arbóreas es mayor que en la Serranía de Ronda. Faltan en el sur especies europeas presentes en Grazalema en tanto que el caso inverso es minoritario. La diferente composición específica da lugar a que los grupos vegetales (comunidades) no sean coincidentes. De un total de 21 identificadas, ocho son comunes, cinco exclusivas del Rif y ocho exclusivas de la Serranía de Ronda. Las partes más altas, los núcleos de las islas de vegetación retienen las similitudes mayores y casi todas las comunidades compartidas. El núcleo alto de vegetación se comporta como un refugio, conservado con menores cambios. Al descender por las laderas en orlas periféricas se pierde ese carácter incorporándose otras especies de inferior altitud y distribución amplia, menos afectadas por las antiguas fluctuaciones del clima.

Aparecen relaciones relevantes entre diversidades y perturbación. Los pinsapares del norte se han conservado en una trama de

vegetación profundamente intervenida, con mayor número de especies que además están repartidas de modo igualitario (equitatividad mayor) y con menor presencia del arbolado. Los pinsapares andaluces, pese a su protección durante más de veinte años, se encuentran alejados de la madurez ecológica y sus comunidades no son estables, presentando procesos sucesionales intensos. En el Rif los pinsapares han conservado un marco de vegetación forestal con mayor madurez, con menos especies de matorral y menor intervención histórica pese a la presión creciente de explotación humana (Lamrani y García Novo, 2005). Las comunidades reaccionan lentamente y la madurez, cuando implica especies longevas, se alcanza en escalas de tiempo seculares.

Radiación, deriva, supervivencia de una población aislada, dependen del entorno físico y de la comunidad, que varía con la especie y favorece, dificulta o impide su pervivencia.

Un caso de simplificación de la comunidad terrestre se encuentra en los nunataks de las cordilleras antárticas. Las comunidades terrestres más simples pueden presentar líquenes o algas que recuperan su actividad tras la hidratación o la elevación de temperatura. Bajo la cubierta vegetal modesta de líquenes o de briófitos puede encontrarse un suelo en formación con presencia de nemátodos y algunos artrópodos como colémbolos o ácaros y protozoos. En la Tierra de Ellsworth, en Antártida entre 74°-77° S, se ha mencionado más arriba el descubrimiento (Conway y McInnes, 2005) de una comunidad edáfica bajo líquenes dominada por tardígrados (cinco especies) acompañados de rotíferos (poco abundantes, dos géneros identificados) y ausencia de los restantes grupos de invertebrados. Son comunidades de muy baja diversidad animal. Esta simplicidad extrema y el dominio de un grupo inusual, sugiere su interpretación como comunidades glaciares residuales o como antecedentes remotos de las actuales, emparentadas con primitivas comunidades de Gondwana.

La construcción de grandes embalses ha provocado el anegamiento de los bosques y la fragmentación en islas, que ofrecen ejemplos de trayectorias de comunidades donde se ha perdido parte de la regulación documentando los cambios en las comunidades insulares en escalas temporales muy breves.

Terborg y otros (Terborg *et al.*, 2001) describen un ejemplo en bosques tropicales en Venezuela, donde la creación de un embalse (Lago Guri) de 4.300 Km² en 1986, originó una fragmentación, seguida durante quince años. Otros ejemplos semejantes se han

seguido a plazo mayor como la fauna de la isla de Barro Colorado creada en el Lago Gatun de Panamá en 1913.

Las islas pequeñas del lago Guri (menores de 1 ha) pierden el 75% de su fauna vertebrada; el 25% superviviente pertenece a ciertos grupos como herbívoros de copa (iguanas, monos, hormigas comedoras de hojas), insectívoros de suelo (pájaros, lagartos, tarántula), y comedores de semillas (ratones y otros roedores). Sólo las islas de 4-12 hectáreas conservan poblaciones de armadillos o agutís, y su abundancia hace que la vegetación se enriquezca en las especies cuyas semillas consume (y entierra) el agutí. La conservación de la fauna, sin cambios apreciables se da en islas superiores a 150 ha, pero falta todavía la presencia de los predadores mayores: jaguar, puma y harpía. La regulación es dependiente de la escala porque la densidad de algunas especies reguladoras (como predadores e hiperpredadores) es baja y su persistencia requiere superficies mayores que para especies más abundantes.

Los fragmentos insulares pequeños están dominados por el azar, y se desestabilizan rápidamente dominados por pocas especies, que se multiplican y hacen caer la diversidad de vertebrados. En las islas del lago Gurí, en quince años, las aves pueden llegar a duplicarse; las iguanas y capuchinos pueden multiplicarse por 10; los monos aulladores, por 30. Las hormigas cortadoras de hojas, pueden multiplicarse por 100. La falta de regulación puede ser de arriba abajo (predación), de abajo arriba: (disponibilidad de recursos), o lateral (interacciones mutualistas). La presencia de monos capuchinos hace desaparecer la mayor parte de las aves; la de capibaras (*Hydrochoerus capibara*), consume la vegetación, la ausencia de aves multiplica la de hormigas, etc.

Las islas son laboratorios activos de la evolución porque las comunidades se ensamblan azarosamente a apartir de las especies que las alcanzan y pueden instalarse en ellas. La comunidad, al sufrir invasiones, se reajusta y modifica en alguna medida su medio físico y ofrece oportunidades a la diversificación. Por este motivo el hallazgo de Darwin interpretando un archipiélago aislado en el Pacífico y el simultáneo de Wallace sobre archipiélagos e islas de Indonesia ofrecían resultados concordantes. Sus autores hubieran llegado posiblemente a iguales resultados de trabajar en el archipiélago de Hawai o en otros conjuntos de islas poco antropizadas donde las radiaciones evolutivas fueran patentes.

Los supervivientes de una fragmentación continental o marina inician una nueva comunidad estable sometidos a unas presiones evolutivas diferentes de las anteriores ya que faltan algunos de sus

antiguos elementos. La evolución insular puede crear organismos gigantes (libres de predación, con baja capacidad reproductiva), o enanos (menos exigentes en recursos, menos apetecibles como presa, de ciclo reproductivo más rápido). Las tortugas gigantes terrestres de muchas islas, como Galápagos, el lagarto gigante de Canarias (*Lacerta gallotii*) con poblaciones en el Hierro, la Gomera y extinguida en Tenerife, son ejemplos de esta progresión evolutiva hacia tamaños grandes. Las Epiornitiformes, un grupo primitivo de origen africano, de aves grandes incapaces de volar, evolucionaron en Madagascar hasta los 3 m de talla de *Aepyornis maximus*. Era el *ave rock* extinguida en tiempos históricos y cuya tradición recogían los relatos de Simbad el Marino. En Nueva Zelanda en las Apterigiformes se desarrolló el *Megalapteryx didina*, emparentado con la moa, *Dinornis giganteus*, de unos 3 m de altura, extinguidas hacia el siglo XVIII y con los pequeños kiwi (*Apteryx mantelli*, *A. australis*, *A. oweni*, *A. haasti*) que han sobrevivido pero están en pleno colapso poblacional por pérdida de hábitat y en particular por la introducción de visones.

Curiosamente una isla en un lago puede aislar una población, protegiéndola y permitiendo una considerable deriva de tamaño. El somormujo del lago Atitlán de Venezuela, *Podylimbus gigas*, el del lago Juní de Perú, *Centropelma micropteryum* y el del Lago Titicaca de Perú, *Podiceps taczanowski*, son formas gigantes, excelentes nadadoras pero con alas reducidas e incapaces de volar. La primera se extinguió hacia 1988.

Ejemplos de gigantismo en la flora son las compuestas herbáceas de *Charpentiera* que han adquirido porte arbóreo o arbustivo al expandirse en el archipiélago de Hawai. *Wilkesia gymnoxiphium* o *Agyroxyphium sanwicense* poseen un gran tallo florífero herbáceo, como una espiga de 1 ó 2 m, mucho mayor que su cercano pariente continental, la especie californiana *Calycadenia truncata*. Los taginastes canarios son plantas muy vistosas con una gran espiga florífera que puede elevarse a 2 m. Son borragináceas del género *Echium* emparentadas con otro grupo de especies del continente como el *E. pomponium* o el *E. gaditanum* de la Península Ibérica. En las Islas Canarias los *Echium* han producido muchas especies y algunas de tamaño inusual: *E. simplex*, *E. wildpretii*, *E. giganteum*, serían un ejemplo de evolución insular hacia formas gigantes. *Sempervivum canariense*, un género de las Islas Canarias ya citado, alcanza con esta especie un tamaño extraordinario, con rosetas de hasta 1 m de diámetro.

En dirección opuesta, grupos de organismos grandes pueden reducirse en ambientes insulares como especies de elefantes y rino-

cerontes enanos de Creta, Malta o Cerdeña, o el diminuto antílope de Mallorca *Myotragus balearicus*, que sobrevivió hasta tiempos históricos, llegando a una semidomesticación. Alcocer (Alcocer, 2002) ofrece una larga relación de vertebrados insulares de tamaño muy diferente (gigantismo y enanismo) al de sus antecesores, discutiendo las posibles presiones evolutivas.

Los ambientes insulares sometidos a fuertes vientos pueden ser desfavorables para especies voladoras pasivas. Insectos voladores o semillas con vilano del continente, gracias a estos órganos, han alcanzado las islas. Una vez en ellas, la presencia de estos órganos favorece su pérdida en el mar y resultan seleccionadas especies de escarabajos ápteras como en las islas Kuerguelen o de semillas de asteráceas sin vilano en los islotes de la costa pacífica de América del Norte. La reducción de los órganos de transporte, o el aumento de tamaño del fruto o la semilla que dificulta su movilidad, aíslan la población y puede conducir a especiación: en Canarias, se ha sugerido este mecanismo para explicar la especiación de *Crambe*. En Creta, la vegetación mediterránea sometida a la predación de los herbívoros locales desarrolla en las plantas jóvenes aguijones, espinas y formas intrincadas de crecimiento que no se encuentran en las poblaciones de las mismas especies en Grecia o Italia.

Otros cambios no son morfológicos, sino fisiológicos o etológicos: las hormigas cortadoras de hojas en las islas del Lago Guri, atacadas por parasitoides diurnos, se hacen nocturnas; los monos capuchinos reducen allí su fecundidad y con ello desciende la tasa de aumento poblacional (Terborg *et al.*, 2001).

La comunidad insular, de diversidad reducida, posee con frecuencia endemismos y poblaciones relictas que la competencia ha hecho desaparecer en el continente. Desde el punto de vista de la biodiversidad, las islas o sus equivalentes ecológicos (lagos, picos de montaña, manchas de litología contrastada, rocas de concentración elevada en un elemento como el Zn en la smithsonita o el Mg en las serpentinas), ofrecen especies endémicas o de ámbito local; son áreas predilectas para la conservación de la diversidad. También son áreas vulnerables a los impactos, que pueden desequilibrar una población. En el Archipiélago de las Hawaii, existían 67 especies de aves no migratorias. Quedan 14 (20,9%) sin riesgo, 28 (41,8%) en peligro de extinción o raras y 25 (37,3%) se han extinguido. Centenares de especies de tortugas terrestres y de aves no voladoras, se han extinguido en las islas del mundo a medida que la expansión humana las ha ido colonizando. El camachuelo de las Azores (*Phyrrula murina*), endémico de la isla de San Mi-

guel, se convirtió en plaga de los cítricos, cuyas flores consumía, lo que llevó a su persecución, dándose por extinguido en 1927. Desde 1997 se conoce una pequeña población superviviente. Es el ave portuguesa más amenazada.

Las islas son laboratorios para la Ecología y para la Evolución y en la historia de ambas ciencias han ofrecido ejemplos iluminadores. Actualmente en paleontología Humana uno de los mayores enigmas es la supervivencia del pequeño *Homo floridensis* en la Isla de Flores donde cazaba entre otras presas, especies pequeñas de elefantes y rinocerontes endémicos de la isla.

Confinamiento

Las islas son un ejemplo de confinamiento espacial. La Vida se ha organizado mediante el confinamiento de subunidades funcionales y las fronteras mantienen (y crean) las disimetrías y con ellas las heterogeneidades, las estructuras, la organización, el control. Diversidad biológica a todas las escalas. Las proteínas de membrana materializan, al nivel de orgánulo celular, el confinamiento regulando, abriendo o cerrando los poros o conductos específicos que permiten los intercambios. Aislando o conectando su diminuta isla celular. La formalización de lo heterogéneo excede el ámbito ecológico. Kolasa y Pickett la subrayan en el trabajo que inicia la obra citada: *the heterogeneity of heterogeneity* (Kolasa y Pickett, 1991).

El confinamiento de los organismos es topográfico, espacial, porque cada individuo puede sobrevivir en algunos ambientes de la Biosfera. La limitación a un ambiente se debe a dos procesos. El primero es la especialización de las líneas evolutivas hacia un medio. El segundo es la necesaria incorporación a las especies de una comunidad insertándose en sus circuitos para conseguir la supervivencia obteniendo energía y materiales y organizando una parte del espacio.

El confinamiento, en resumen, se debe al compromiso de una estirpe evolutiva con un medio (y una comunidad) cuyos límites no puede transgredir y la confinan. Las relaciones de la población del organismo y su entorno o de la población y sus mutualistas en la comunidad se limitan (obviamente) al medio favorable. Imaginando la Biosfera como una matriz espacial, binaria, los mecanismos confinantes imponen muchos elementos 0, permitiendo aquí y allá (o ahora y luego), agregados de elementos 1. Los 0 vienen impuestos por el medio físico, por la ausencia de organismos mutualistas

favorables en la comunidad. Los 1 implican que medio físico (*biotopo*) y comunidad (*biocenosis*) sean favorables.

La reordenación del medio confinado admite varias configuraciones. Don Simberloff y E. O. Wilson ensayaron en pequeñas islas (10-25 m) de manglar rojo (*Rhizophora mangle*) en Florida la reorganización de sus comunidades. Para ello inventariaron cada isla y después las fumigaron para eliminar la fauna, siguiendo durante dos años la sucesión (Simberloff y Wilson, 1969, 1970). Las especies colonizadoras son las mismas, pues proceden del manglar no fumigado, pero la composición de las islas individuales había cambiado. Sucedió como si diferentes tipos de comunidad se instalaran en cada isla en lugar de mezclas azarosas de especies. El efecto fundador condiciona los bucles mutualistas (y antagonistas) regulando en alguna medida el proceso de regeneración.

La sucesión esta compuesta de regeneraciones locales y temporales. Pequeños enclaves pueden quedar vacíos ofreciendo claros donde la regeneración actúa con intensidad durante un intervalo. Claros (*gaps*) confinados por estadios más desarrollados, que a otras escalas (espacio, tiempo), son también claros confinados. Una estructura en mosaico de mosaicos, que se abren y desestructuran ocasionalmente.

No se saturan todos los claros ni la explotación de sus recursos. Esto es difícil de validar experimentalmente porque las comunidades cambian mucho de especies al pasar de un área geográfica a otra aunque las restantes condiciones permanezcan. D. H. Lawton (Lawton 1984) ha examinado las comunidades de insectos fitófagos sobre el helecho (*Pteridium aquilinum*) en diferentes áreas geográficas comprobando que en cada comunidad se explotan sólo una parte de los recursos tóxicos que ofrece la planta.

El confinamiento ofrece una imagen de la Biosfera organizada en celdillas que se abarcan. Chillida¹², el profundo explorador del espacio, ofrece en algunas esculturas representaciones que me parecen evocadoras de la organización de las comunidades. Combina el escultor diferentes elementos (prismas, arcos, cilindros, planchas) con espacios vacíos de su misma forma y los subordina a formas iguales de tamaño mayor, en un nivel organizativo superior. Efectivamente las comunidades se configuran jerárquicamente en el espacio con diferentes poblaciones que dejan huecos, que no saturan la trama de relaciones. Como en las esculturas de Chillida,

¹² Eduardo Chillida, 1924-2002.

permiten imaginar configuraciones alternativas en el tiempo (sucesión) y la transformación de los elementos existentes en otros nuevos (evolución).

Las relaciones entre especies y entre comunidades cambian de sentido con la escala, pasando de favorables a desfavorables, de positivas a negativas. Los medios favorables a cada especie están confinados por otros hostiles intercalados. El espacio ecológico, para el individuo, es anisotrópico en las variables físicas (o químicas), en la presencia de organismos, en funciones o procesos. El *espacio libre de enemigos*, expresión acuñada por Lawton (Jeffries y Lawton, 1984) para caracterizar en una comunidad la ausencia de insectos predadores especializados (parasitoides), espacio libre por el que compiten sus presas, ofrece un ejemplo de las propiedades del espacio ecológico.

Lawton, un gran estudioso de los ecosistemas terrestres, en particular de las interacciones de insectos y plantas, ha sido galardonado en 2006 con el Premio Ramón Margalef de Ecología y Medio Ambiente, en su segunda convocatoria.

Nodos de la Biosfera

Las comunidades son los nodos de la Biosfera. Se desenvuelven como islas ricas rodeadas de océanos pobres y sumideros aniquiladores. Y por tal motivo los organismos se presentan, han evolucionado, como dualidades:

- una forma dispersiva, viajera, que atraviesa el medio desfavorable (en el espacio) o lo sobrevive (en el tiempo);
- una forma instalada, insertable en una comunidad, capaz de obtener recursos, crecer y multiplicarse reteniendo espacio, materia y energía suficiente tiempo para producir la forma dispersiva y reiniciar el ciclo.

Las formas dispersivas suelen ser formas resistentes que se acumulan en repositorios, almacenes pasivos de organismos inactivos. Del repositorio pasarán algunos organismos a la comunidad. La comunidad alimenta el repositorio con formas dispersivas quiescentes.

Las comunidades son islas ecológicas activas que se ensamblan de acuerdo con las especies presentes y su abundancia. En una

perspectiva temporal mayor, la isla modifica su comunidad al recibir las formas dispersivas que aportan nuevos individuos, algunos de especies inexistentes en la isla. La comunidad puede perder todos los individuos de una población y extinguirse una especie. Los organismos transforman su entorno creando islas para otras especies por acumulación de materia orgánica, nutrimentos, agua u otros cambios. Janzen (1968) sugería que, cuando una especie acogía a otras que se le asociaban, se comportaba en cierto modo como una isla, que se enriquece en especies con la evolución.

Algunas comunidades de breve duración se comportan como activas islas efímeras: las colonias de cría de las aves, de mamíferos marinos, las concentraciones de langostas y otros acrídidos, los bloom del plancton que tiñen las aguas. Explosiones vitales que saturan un mosaico de la superficie, un volumen de la masa de agua o del océano y desencadenan una oleada de fenómenos cuya resonancia se extenderá en el tiempo y en la organización como *ecos del pasado*.

En una perspectiva temporal más amplia, las comunidades en su entorno físico, formando el ecosistema, son la sede y el mecanismo de la evolución biológica.

El medio físico es el marco ambiental de la Vida, la matriz confinante primaria de la Vida. En la Biosfera actual podría invertirse el orden de la frase porque la Vida es un proceso capaz de modular el medio físico: un bosque o un arrecife coralino ponen de manifiesto el vigor estructurador de los organismos. El oxígeno de la atmósfera o los depósitos de rocas calizas, los de carbón y petróleo, evidencian la capacidad de los organismos para modificar los procesos geoquímicos. La hipótesis Gea (o Gaia) de Lovelock (Lovelock, 1979) va más lejos, suponiendo que la Vida regula ahora el planeta mediante el nivel de emisiones de C en las erupciones volcánicas y de este modo la temperatura de la atmósfera fluctúa en el estrecho intervalo compatible con el agua líquida, el medio vital.

El *relojero ciego* de Dawkins (1985) no construye una máquina para hacer evolucionar especies. Siguiendo el paso de la energía y el ciclo de la materia, coloca muchas piezas de distintas propiedades y tamaños. El resultado no es mecanicista y parecido a un reloj o un autómatas. Se asemeja a un arroyo divagante en cuyos cauces entrelazados se mueven a distinta velocidad las partículas que transporta, desde micelas de arcilla a bolos de grava. A distinta velocidad pero todos se mueven en la estructura del cauce que reedifican sin cesar. Los ambientes de iguales características (duración, turbu-

lencia, tamaño y composición de las partículas circulantes), se generan una y otra vez en un patrón predecible que los organismos ocupan.

Es el Río de la Vida, alimentado por la energía y enriquecido por la evolución.

El significado ecológico de la memoria, referida a la organización contenida en el ecosistema, se usa en sentido histórico. Los estados funcionales han dejado un legado de material como secuencias de estructuras en los suelos, los fondos lacustres y oceánicos. La Estratigrafía, brillantemente presentada en el Discurso de Ingreso de Profesor Vera en esta Academia (Vera, *Discurso Ingreso*, 2004), ha sido capaz de interpretar los depósitos leyendo esta memoria.

Otro significado de la memoria ecológica sobre el que deseo articular esta parte del Discurso es la existencia de estructuras que condicionan la dinámica actual, esto es: que limitan los grados de libertad de las alternativas y hacen más probables unas configuraciones que otras. A nivel ecológico la arquitectura de la vegetación, la estructura del suelo, la estratificación de la columna de agua, se han originado como legado *histórico*. Pero son igualmente condicionantes de interacciones actuales y futuras. En este sentido actúan como una memoria, reduciendo el azar en la comunidad y el ecosistema a más de una escala. Poblaciones, individuos, órganos, células. En ecosistemas y comunidades no existe un equivalente a la memoria del ADN o el ARN como estructuras estables cuyo papel sea mantener la información inalterable, pero cada nivel controla la regulación de las estructuras propias y del nivel inferior y obtiene información del nivel superior. Las estructuras bioquímicas celulares integran información genética, información externa (y *sensing*), regulando el metabolismo celular.

No existen discontinuidades desde el ADN y las proteínas hasta las comunidades y ecosistemas en el continuo creador de estructuras a partir de información y conductor de la información por medio de estructuras. La regulación mantenida a lo largo del tiempo exige la reproducción de las estructuras que la codifican o soportan desde el nivel celular al del ecosistema.

Desde el punto de vista de la diversidad, de su génesis, conviene recordar aquí que los sistemas biológicos (desde la escala molecular a la ecológica) poseen mecanismos para reproducir la información recibida y mantenerla sobre el tiempo, corrigiendo los errores

o fallos. Y poseen mecanismos para modificarla, recombinándola a todas las escalas. La recombinación, la hibridación, la sucesión y fluctuación de la comunidad son ejemplos. La presencia de híbridos y su consolidación como líneas independientes, pese a su baja probabilidad de éxito, es un fenómeno muy general en la biosfera, y muy enriquecedor para su diversidad. Rieseberg (1997) estimaba que, en las floras, del 6 al 22% de las especies presentes se habían generado por hibridación. Peter Nonacs se preguntaba recientemente por el significado de la hibridación *...all manner of species appear to indulge in what seems likely to be a futile endeavor. It is just that the world is difficult and complex, and thus mistakes are made?* (Nonacs, 2006a, pág. 2141). La respuesta ecológica global sería que la hibridación es uno de los mecanismos esenciales de creación de diversidad y que posiblemente lo conocemos mal. Precisamente el descubrimiento de los mecanismos de hibridación entre especies próximas de hormigas para generar estirpes de obreras cuestiona los modelos convencionales integrando los niveles moleculares, ecológicos, evolutivos y etológicos (Nonacs, 2006b). Un sutil modo de compartir información entre las especies de una comunidad.

El análisis mecanicista de los ecosistemas ha permitido desenmarañarlos para comprender el funcionamiento de sus unidades. Otra cuestión diferente, de carácter holístico, es el ensamblaje de las unidades y el origen de sus elementos biológicos, la evolución que los ha forjado y los selecciona. De la información codificada a nivel molecular o ecológico y la disponible en los reservorios, sólo se expresa una pequeña fracción en cada momento. Solamente algunas de las proteínas codificadas, solamente algunas de las composiciones de la comunidad forman parte de la biosfera en un lugar y un momento determinado. Cabe preguntarse si esta información muda, que supera la que se expresa, constituye un mecanismo de la Vida para hacer frente a contingencias extremas (como los meteoritos) o a que no ha seleccionado mecanismos de borrado eficaces debido al bajo costo del mantenimiento de la información.

La evolución es un proceso histórico, acumulativo e irreversible. Irrepetible, improbable en su desenvolvimiento y muy largo, extendido quizá por un tercio de la duración de nuestro propio Universo.

3. ECOLOGÍA EVOLUTIVA

Para muchos autores la Ecología deja de ser funcional y se hace evolutiva cuando adquiere la perspectiva temporal, que se ha echado de menos entre los trabajos de los ecólogos ecosistémicos o de comunidades. Loehle y Pechmann 1988 señalaban: *Evolution: the missing ingredient in systems Ecology*. Orians había anticipado (Orians, 1962, pág. 262, citado por Price, 1993, pág. 26) *Evolution would seem to be the only real theory of Ecology today*. Algunos textos, como *Ecología das populações e das comunidades* de María Teresa Pité y Teresa Alvear, sólo abordan los componentes relacionables con la evolución. El origen cercano de la Ecología evolutiva puede rastrearse en los planteamientos de Lack de los años cuarenta sobre la evolución del tamaño de la puesta en aves, en los teoremas de la selección natural de McArthur (1962), en los principios unificadores de Margalef (1963). También estaban en la base de los mecanismos de coexistencia de numerosas especies afines, la *paradoja del plancton* que planteara Hutchinson en su *Homenaje a Santa Rosalía* (1959) y Hutchinson (1961) y que interpretaría correctamente Margalef (1967, 1974), explicando la utilización diferencial de los recursos variables en el tiempo y el espacio.

Como se indicaba más arriba, cada generación reemprende el camino evolutivo y una población, algunos individuos con otra combinación de caracteres o aislados en un nuevo territorio, pueden recorrer una línea de éxito, alejándose de sus caracteres y del medio de origen. En cada instante, en cada ecosistema de la Biosfera, tiene lugar este proceso que mantiene la diversidad biológica y ha evitado (hasta el presente) la gran extinción planetaria.

Al incorporar la dimensión temporal y las fases del organismo animal (haplonte/ diplonte/ huevo/ larva/ juvenil/ maduro/ reproductor), fase dispersiva/fase productiva, masculino/femenino, se hacen evidentes las estrategias en relación al medio físico, a los organismos de la comunidad o a la propia especie. Desarrollando su actividad en pautas y secuencias, los organismos optimizan la obtención de recursos, reducen los riesgos, o aumentan el éxito dispersivo y reproductivo. La descriptación de información exterior mediante sensores ha permitido el desarrollo de los seres vivos; el intercambio de información entre organismos les ha permitido cooperar o interferir, informar o falsear, asociarse o evitarse dando herramientas a la recombinación sexual, al mutualismo, a la predación y otras formas de relación cuyos bucles alcanzan a todos los organismos.

La aparición de los sexos, por ejemplo, permite combinar las modificaciones aparecidas en líneas diferentes y reducir la carga de

genes egoístas, ofreciendo un gran aumento de variabilidad genética sobre la que puede operar la selección (Ridley, 2001). A esta ventaja genética inicial ofrecida por los sexos, se fueron uniendo otras, mediante retoques de importancia evolutiva: la complementariedad ecológica entre los sexos, algo así como una recombinación funcional. Individuos haplontes y diplontes, como pies autónomos (como en las algas rojas) o con papeles diferentes en la colonia (como en los himenópteros). Gametos diferentes en actividad, tamaño, funcionalidad, número. Diferencias entre organismos femeninos y masculinos. Papeles complementarios en la reproducción que dan lugar a estrategias mutualistas basadas en las diferencias en tamaño, actividad, o la aparición de genes matadores en uno de los sexos. La comunicación entre los sexos, su intercambio de información, es lo que permite aumentar las posibilidades de encuentro sustituyendo el azar por la opción. Hormonas o feromonas han desarrollado un código, y con su apoyo, un lenguaje químico entre un individuo y los de otro sexo, y un desencadenamiento de pautas o fases que hace posible lo improbable. Maynard Smith (1998) Maynard Smith y Szathnary (1995) han profundizado en la significaci3n ecol3gica de la diferenciaci3n entre sexos.

Nuevas estrategias de cooperaci3n aumentan las posibilidades de supervivencia: el cambio de sexo a lo largo de la vida, la fecundaci3n interna, el cuidado de la prole, la defensa del grupo por individuos de un sexo. La regulaci3n de la proporci3n de pies en la dioecia, el paso al hermafroditismo, el control de la autogamia en plantas vasculares. La hibridaci3n y el mantenimiento de lneas hbridas y parentales en las hormigas.

Durante el perodo reproductor los individuos asumen, en muchas especies, estrategias o adquieren caracteres o tareas que implican riesgo (como los cantos nupciales, cortejo, plumaje o librea vistosa, concentraci3n en medios expuestos, floraci3n), reducci3n de la producci3n neta (reducci3n de la alimentaci3n o la fotosntesis, producci3n de esperma, 3vulos, polen, 3rganos florales, semillas y frutos, 3rganos de resistencia). Con frecuencia, la reproducci3n viene seguida de la muerte del individuo progenitor en aras de la poblaci3n (futura) en especies monocrpicas o en los machos muertos o consumidos por las hembras tras la c3pula. El llamativo ejemplo del *Mantis religiosa*, donde el macho es devorado por la hembra durante la c3pula, ha estimulado la imaginaci3n popular.

El 3xito a plazo largo est en la progenie, y a esta ventaja se subordina el 3xito del individuo, que sera su mantenimiento en el espacio (integridad) y el tiempo (longevidad). Uno y otro se subor-

dinan al bucle reproductivo formando parte de la estrategia del linaje evolutivo.

La Ecología fue asumiendo la complejidad del mundo natural en fases sucesivas, aplicando hipótesis que se ajustaban a la evidencia experimental ofrecida por cada grupo estudiado. Mecanismos externos de tipo ambiental, relaciones predador-presa, disponibilidad de alimento, competencia, ofrecieron sucesivas explicaciones. Modulación de la población descendente (top-down) causada por la predación, ascendente (bottom-up), causada por la limitación temporal de presas o recursos o lateral, causada por la competencia. Agentes biológicos o agentes ambientales como los climáticos, cambios en temperatura, humedad o sus secuencias, cambios de corriente o caudal, vientos, etc., han ofrecido explicación, cada vez más afinada, de los fenómenos ecológicos.

En ambientes extremos, las posibilidades de la evolución para seleccionar líneas que sobreviven a las condiciones de estrés, parecen difíciles. En los organismos termófilos podrían haber subsistido algunos primitivos, procedentes de una fase temprana de la Biosfera donde los medios acuáticos de temperatura elevada eran más comunes. El Phylum Crenarchaeota, de procariotas acidófilos propios de solfataras y vents, es el más termófilo con óptimos superiores a los 80° en muchos de sus géneros como *Pyrobaculum*, *Pyrococcus*, *Staphylothermus*, *Thermodiscus*, *Thermoproteus*, *Thermoplasma*, *Thermofilium*, que evocan en sus nombres las extremadas condiciones térmicas. El notable *Pyrodictium abyssi* tiene el crecimiento óptimo a 105°. *Cenarchaeum symbiosum*, otro Crenarchaeota, vive sin embargo en aguas marinas templadas en asociación con una esponja marina (*Axinella mexicana*, Preston *et al.*, 1996), sugiriendo que la termofilia del grupo puede modificarse. A los organismos antiguos se han sumando otros más recientes que secundariamente han desarrollado estirpes termófilas. Un artrópodo, el ácaro *Thermacarus nevadensis* de California en las fuentes termales donde se desarrolla soporta temperaturas de 80°. En ambientes muy fríos, como los lagos de la Antártida, los organismos más abundantes son los procariotas que se presentan en aguas desde extremadamente oligotrofas a hipersalinas y en condiciones luminosas u oscuras, a temperaturas rigurosas. Las cianobacterias, parecen ser dominantes en estos medios, pero también existen otros representantes de grupos inesperados en estos ambientes fríos donde los procariotas forman la base trófica de la productividad en los ecosistemas acuáticos (microbial loop). Su respuesta a los nutrientes, a la luz y por otro lado los efectos del zooplancton predador, condicionan el funcionamiento de los siste-

mas limnológicos antárticos, sometidos a un gran rigor térmico y bajo condiciones de virtual oscuridad durante medio año (Wynn-Williams, 1996).

La sucesión es una trayectoria de complejidad en el ecosistema con sustituciones parciales de especies bajo la presión de la eficiencia. Puede iniciarse desde diferentes coordenadas, configuraciones de medio físico y comunidad y detenerse en cualquier punto donde no se incorporen especies nuevas y el equilibrio dinámico mantenga las existentes, siempre que el medio sea estable o predecible (Dayton, 1971, Dayton y Tegner, 1984). No es raro encontrar que las comunidades de medios rigurosos contienen pocas especies y a veces de organismos primitivos. En algunos casos debe tratarse de comunidades muy antiguas, reliquias ecológicas de antiguos estados de la Biosfera. Conway y McInnes (Conway y McInnes, 2005) sugieren que las comunidades edáficas bajo líquenes que describen en la Tierra de Ellsworth (Antártida) muy poco diversas y con especialistas (Tardígrados), serían un ejemplo de estas reliquias ecológicas.

La Reina roja

Van Valen propuso en 1973 (Van Valen, 1973, 1974) una nueva ley evolutiva: en una comunidad, a medida que una estirpe evolucionaba hacia un ajuste mejor con su entorno y biocenosis, las restantes especies quedaban en igual medida, desajustadas. Cualquier avance de una estirpe tenía como consecuencia el retroceso relativo del resto. La hipótesis, es conocida como la Reina Roja, que acecha las poblaciones de las especies provocando su extinción. El nombre (y de alguna manera el personaje) está tomado de los mágicos relatos de *Alicia* de Lewis Carroll¹³. En el mundo de los negocios ha tenido gran éxito *¿Quién se ha llevado mi queso?*, de Spencer Jonson¹⁴ que desarrolla el mismo tema en clave de fábula.

¹³ En el capítulo «El jardín de las flores vivientes» de *Alicia a través del espejo*, Alicia sigue a la Reina Roja en una desenfrenada carrera que las deja en el mismo lugar. La Reina le explica: *Lo que es aquí, como ves, hace falta correr todo cuanto una pueda para permanecer en el mismo sitio. Si se quiere llegar a otra parte hay que correr por lo menos dos veces más rápido*. En el contexto evolutivo sólo seguirían el juego ecológico de la comunidad los que corrieran como el que más.

¹⁴ Spencer Jonson, 1998, *Who moved my cheese?* G. P. Putnam's Sons, Nueva York, ha tenido un éxito mundial, con millones de ejemplares vendidos. Cuatro personajes (dos ratones y dos liliputienses) rastrean un laberinto en busca de recursos (queso) y ante su pérdida presentan actitudes contrastadas que los llevan al éxito o fracaso. El texto destaca como uno de sus principios (empresariales): *si no cambias, te puedes extinguir*.

La actuación de la Reina Roja en las comunidades que coevolucionan daría lugar a la extinción progresiva de sus componentes, lo que no se cumple en los sistemas naturales, como ya había señalado Maynard Smith (1976). La Reina Roja no actúa debido a que las interacciones entre especies son discontinuas en el tiempo y el espacio y este tipo de equilibrio ofrece un modelo muy simplificado del sistema natural. El entono siempre fluctuante desarticula la trama de relaciones y, como Alicia al final del relato, sacude al medio, eliminando el poder de la Reina.

El interés de la Reina Roja ha sido poner en evidencia que la presión de competencia entre las especies concurrentes en una comunidad se modifica en el tiempo y pueden conducir a extinciones locales o regionales de los organismos que no se modifiquen. La Reina Roja, reduce la diversidad ecológica por competencia; otras formas del mutualismo, la incrementan.

Los efectos causados por las perturbaciones como los ciclos Niño-Niña, temporales, incendios, episodios de vertidos de residuos, condicionan la composición y rejuvenecen la comunidad dando oportunidad a recolonizaciones. El conjunto de manchas o teselas del mosaico, que varían en el espacio y el tiempo, mantienen mayor diversidad tanto en número de especies como en reparto del espacio (Dayton y Hessler, 1972). Los organismos desarrollan estrategias para sobrevivir en un territorio en mosaico y para optimizar su explotación pasando de una a otra tesela y de una presa a otra (McArthur y Pianka, 1966).

El sistema ecológico, asiento de la evolución

Los procesos ecológicos admiten al menos dos tipos de interpretación, que a veces se etiquetan Ecología funcional o ecosistémica y Ecología evolutiva:

- La Ecología funcional, también llamada Ecología ecosistémica y microecológica, ofrece interpretaciones instantáneas de los patrones observados explicando las interacciones en términos de abundancia de los componentes de la comunidad, su diversidad y los rasgos del ambiente.
- La Ecología evolutiva o macroecológica ofrece interpretaciones históricas, evolutivas, para organismos y comunidades explicando las interacciones en un contexto secuencial que abarca el medio físico y los organismos. Las interaccio-

nes existen porque los bucles pueden acoplarse. Y las interfases se han generado en linajes evolutivos seleccionados por la dinámica del ecosistema.

Price y colaboradores (Price *et al.*, 1991) se refieren a la causalidad local como paradigma de la descripción microecológica que oponen al paradigma de la Ecología evolutiva. Presentan los caracteres del individuo como expresión de las estrategias evolutivas. Junto a los ejemplos que describen se conocen muchos otros de coevolución entre pares de organismos o entre grupos pequeños de líneas evolutivas como predadores-presas, polinizadores-flores, dispersores-frutos, predadores-frutos o semillas. Este nivel descriptivo de la Ecología evolutiva queda todavía lejos de interpretar la coevolución compartida por los elementos de la comunidad como un proceso común y regulado que sería imposible (o no tendría éxito) independientemente en cada línea evolutiva representada por la población de cada especie aisladamente.

La supervivencia de una especie sólo es posible en una comunidad regulada y un ambiente mantenido dentro de un rango de fluctuación.

La supervivencia es azarosa porque el organismo no puede incorporar la capacidad para soportar todas las futuras interacciones y el medio es un mosaico heterogéneo con teselas de distintas características e historia (García Mora *et al.*, 2000). El azar es limitado a ciertas variables ya que muchas otras serán constantes o su rango de variación, muy reducido.

Las interacciones del organismo con los medios y con otros organismos en su fase de crecimiento y su fase de dispersión, difieren. Las probabilidades de enfrentarse a un valor de intensidad de cada interacción configuran un hiperespacio probabilístico que se modula en el tiempo y cambia de localización. La supervivencia requiere que la integración en el tiempo que hace el organismo durante su existencia no se enfrente a interacciones que excedan su umbral destructivo y se hayan alternado otras favorables para su desenvolvimiento.

Experimentalmente, Carlos Herrera Maliani (Rey *et al.*, 2006, Sanchez Lafuente *et al.*, 2006) estudiando 15 poblaciones de *Helleborus foetidus* observa que la comunidad de sus insectos polinizadores (especies, tamaños, dominancias), condicionan diferentes selecciones de caracteres florales en las poblaciones de la planta. La dirección cambia de signo al modificarse las poblaciones de

polinizadores a lo largo de varios ciclos anuales. Cambios significativos tienen lugar de modo continuado en las poblaciones de heléboro creando un mosaico de grano fino, abigarrado. Cada tesela, representada por una pequeña población, puede tomar un rumbo propio y el conjunto mantiene una heterogeneidad elevada de sus caracteres (y genomas) y en sus interacciones con insectos (y presiones de selección).

Este movimiento browniano evolutivo se ordena bajo presiones más enérgicas como la desaparición de algunas especies de polinizadores o la incorporación de especies nuevas. También por cambios en el suelo, el clima o la comunidad vegetal a la que el heléboro pertenece. Y de otras cadenas causales, actuales y experimentales, antiguas, quizá muy antiguas, eco de presiones evolutivas remotas que tardaremos en asimilar.

La selección continuada de caracteres conduce a la especialización que permite la supervivencia en un medio concreto y en interacción con otras especies. Con frecuencia se denomina al conjunto de caracteres síndrome o síndrome adaptativo y en un contexto más amplio, como se indicó más arriba, estrategia. La acumulación de caracteres refuerza la relación favorable por medio de nuevos bucles.

Propiedades emergentes

Los ecosistemas, comunidades, asociaciones de organismos, poblaciones, individuos, son expresiones jerárquicas de la Biosfera dándose en cada nivel unas *propiedades emergentes*. Como subrayan López de Briñas y colaboradores (López de Briñas *et al.*, 2003), es razonable considerar la aparición de propiedades emergentes como consecuencia de los procesos de organización. Para tomar alternativas en su comportamiento (o función) dentro de los circuitos regulatorios, los organismos combinan información interna, estructural y externa de su población, sus organismos relacionados, la comunidad y el entorno no vivo. Y sus interacciones alcanzan de modo inmediato estos niveles de población, comunidad y entorno. De modo mediato, lo harán al integrarse en unos u otros circuitos regulatorios. La aparición de propiedades emergentes favorables dentro de la agrupación regulada, favorece su persistencia mejorando la explotación de recursos y la competencia con otras agrupaciones no pertenecientes al circuito (Vrba, 1989).

El ecosistema puede ser considerado como *un canal que proyecta información hacia el futuro* (Margalef, 1968). Salt (1979) lo

expresaba en clave negativa en su comentario: *an emergent property is one which is wholly unpredictable from observation of the components of that (ecological) unit*. La expresión parece encubrir una falta de comprensión de los mecanismos que operan en la comunidad. Cualquier componente del circuito, aisladamente, es incapaz de regular. La regulación es una propiedad que aparece, emerge, a otro nivel de integración.

Las redes que conectan a las especies se resuelven en interacciones discontinuas en el tiempo y ubicadas en el espacio, en una trama de metacomunidades. El comportamiento de las comunidades no es simétrico para los componentes del bucle favorable: la mayor parte de las especies estructurales, dependen de condiciones ambientales adecuadas para su desenvolvimiento. Las especies intersticiales dependen además de la presencia de las estructurales. Las de niveles tróficos superiores tienen todavía la restricción de requerir los niveles inferiores. Las interacciones entre pares de especies se distribuyen de modo muy sesgado: pocas especies interactúan con muchas y por el contrario hay una larga cola de especies que mantienen escasas, a veces una sola interacción. La estructura de la trama mutualista es anidada (Bascompte *et al.*, 2003).

Podría establecerse un paralelismo entre especies de muchas interacciones/pocas interacciones y las especies estructurales/especies intersticiales. Las especies de muchas interacciones (como las estructurales), garantizan la estabilidad del conjunto siendo poco sensibles a la fragmentación o extinción local. Las especies de pocas interacciones (como las intersticiales), resultan afectadas intensamente por algunos cambios. La fragmentación del espacio (o la pérdida de conexiones entre las metapoblaciones) afecta al funcionamiento de los circuitos mutualistas (Kearns *et al.*, 1998). Dunne *et al.* (2002), y Jordano *et al.* (2003) han abordado la construcción de modelos para explorar los efectos de la fragmentación y la pérdida de especies en el funcionamiento de los bucles mutualistas. La trama mutualista es sensible y frágil (Toya *et al.*, 2006).

Los circuitos y los grupos que los forman, son ecológicos. Los linajes que los originan y el efecto de los circuitos, son evolutivos. Cuando se amplía la escala estudiando patrones biogeográficos amplios o grupos biológicos superiores a la especie, la distinción se hace borrosa y la macroecología converge con la macroevolución.

De la doble filiación evolutiva y ecológica, una se acentúa con la escala y el intervalo del proceso analizado en la Biosfera. Quizá es impropio de este discurso, oral, traer a colación una represen-

tación artística sin mostrarla. Se trata de un óleo tardío de Van Gogh¹⁵ donde representa un paisaje de sembrados con horizonte de colinas sometido a una doble organización: lineal en el primer plano convergente en un punto de fuga se transforma en la distancia en circular, organizada en torno a un sol dominante. Me ha parecido una metáfora gráfica de la Biosfera, sometida a la doble filiación.

Ecología y Evolución compiten por explicar plenamente la expresión y el origen de la Vida. Quizá se comportan como circuitos científicos en conflicto, que compiten por los organismos. Pero se necesitan mutuamente y los avances en una ofrecen evidencias o sugieren hipótesis a la otra. Cuando ecólogos, genéticos y bioquímicos formen asociaciones mutualistas podrán acrecerse a la Vida y comprender su voz multiforme. Pero tarda en instaurarse un mutualismo cooperativo y en estos campos científicos nos desempeñamos en una competencia, a veces esterilizante.

La fase oscura de la evolución biológica, donde la evidencia de los fósiles es apenas existente, empieza a iluminarse a través de la biología molecular que reconstruye los pasos de la evolución a nivel genético y posee argumentos para estimar sus intervalos y fijarlos en el tiempo. Dvornyk y colaboradores (Dvornyk *et al.*, 2004) establecen un modelo de pasos de la aparición de los genes que controlan la formación de relojes biológicos en las cianobacterias, los organismos más primitivos que los poseen. Medida del tiempo, clave en los procesos de acoplamiento a procesos externos y posteriormente clave de su anticipación. Posiblemente derivan del gen *sasA*, regulador ancestral de los procesos de entrada y salida de señales, de la información del entorno (Iwasaki *et al.*, 2000). Dvornyk, a la vista de su árbol filogenético extendido hasta los 3.800 Maños, encuentra un cambio en el modelo de regulación con la aparición del gen *kaiA*, que dio lugar a una divergencia evolutiva entre grupos de Cianobacterias.

Se pregunta Dvornyk al final de su artículo (pág. 1475): *What happened to cyanobacteria 1000 MYA to make kaiA gene appear? How does the circadian system without this gene work? Answering these and other questions will give further insights into the mechanisms of evolutionary and physiological processes, which make cyanobacteria such highly successful generalists.* Los biólogos moleculares plantean cuestiones directas a evolucionistas y ecólo-

¹⁵ *Campo cercado con trigo verde a la salida del sol*, óleo sobre lienzo, 71 × 90,5 cm. F373 del catálogo de la Faille y JH 1862 en el de Jan Hulsker. Pintado en el Sanatorio de Saint-Rémy en diciembre de 1889. Colección particular.

gos y en este ejemplo, son cuestiones mayores: la regulación del tiempo, la información del ambiente, la crisis antecedente de los metazoos, la capacidad de persistir con éxito en los ecosistemas acuáticos durante miles de millones de años.

Ecología funcional, Ecología evolutiva

La Ecología funcional interpreta en el espacio la interacción que la Ecología evolutiva interpreta en el tiempo geológico. Las divisiones entre una y otra dependen de la escala del fenómeno. Darwin al final de su iluminador *On the Origin of species* sintetiza la trama de la vida como regulada por cinco grupos de leyes que operan en nuestro entorno: Crecimiento y reproducción; Herencia; Variabilidad; una tasa de crecimiento tan alta que implica Lucha por la existencia y con ella la selección natural; y por ella, la Divergencia del Carácter y la extinción de las formas menos adecuadas.

Para Price, un fecundo ecólogo de las relaciones entre insectos y plantas ...*the macroevolutionary basis of a taxon is essential for understanding the fundamentals of ecology* (Price, 2003, pág. 1). Price (Price, 1994, Price y Carr, 2000) denominará hipótesis de la limitación filogenética (*Phylogenetic constraint hypothesis*) al hecho de que un carácter o un conjunto de ellos, ya adquiridos, limitan las posibilidades evolutivas del grupo en algunas direcciones y por tanto su valencia ecológica. La hipótesis es una expresión negativa (limitativa) de la toma de opciones descrita anteriormente: de alguna manera la comunidad otorga apoyo pero exige fidelidad; o en otros términos, los bucles de realimentación favorables se cierran dentro de la comunidad; fuera de ella se abren o pueden operar otros bucles de realimentación adversos. La acumulación de cambios en las líneas evolutivas que la constituyen, puede recuperar opciones funcionales que parecían abandonadas. La hipótesis de Price expresa la limitación de alternativas pero no prejuzga las propiedades emergentes, desarrolladas con el apoyo de otros elementos, en las comunidades futuras. Los ejemplos de las especies de hormigas híbridas cambiando el control de la generación de castas de ambiental a genético, o el de *Retama* bloqueando la transcripción, muestran cómo se produce la innovación que libera las líneas evolutivas del principio de limitación filogenética.

La Ecología ha sido individualista con los animales concediendo a la autonomía del organismo animal una carga interpretativa excesiva que oscurecía el papel regulador de otros componentes menos móviles como son las plantas y los microorganismos. Actualmente

se impone una visión más amplia, por una parte comunitaria, incorporando interacciones mutualistas de plantas, microorganismos, descomponedores; por otra parte histórica, incorporando el antecedente cercano (siglos a milenios) de la formación de la comunidad o ecosistema; y no menos evolutiva, tratando de explicar la procedencia de los linajes evolutivos presentes en la comunidad y el desenvolvimiento de sus relaciones en coevolución.

La visión holística es tan propia de la Ecología como la reduccionista, aunque ha tardado en incorporarse a los textos, más orientados al análisis de los ecosistemas. Evolución se percibe entre los ecólogos como una alternativa muy diferente. En España, quizá debido a la orientación netamente ecosistémica de Ramón Margalef, Fernando González Bernáldez, Miguel Morey y Francisco García Novo, se ha desarrollado poco el estudio de la evolución o la etología en los primeros departamentos universitarios de Ecología (Sevilla, Barcelona, Madrid, Santiago). Cordero Rivera (2003) pone de manifiesto en España el sesgo ecosistémico en la denominación de los Departamentos y en la orientación de las publicaciones en el último tercio del siglo XX.

4. ECOLOGÍA HUMANA E HISTORIA ECOLÓGICA

El recorrido a grandes saltos sobre el devenir de la ciencia ecológica, no ha mencionado el *medio ambiente*, que nuestra sociedad occidental suele identificar con la Ecología. No son equivalentes.

Desde antiguo (Forbes, 1922) se ha pedido a la Ecología interés en la solución de problemas sociales, que hoy calificamos como ambientales. Las revistas prestigiosas de Ecología han ido incorporando trabajos aplicados y posteriormente, han creado publicaciones paralelas destinadas a los aspectos ambientales, precisamente para diferenciarlos de los ecológicos básicos. El *Journal of Applied Ecology* se ha separado del *Journal of Ecology* publicados ambos por la British Ecological Society. *Ecological Applications* surge desde *Ecology*, órgano de la Ecological Society of América, el *Applied Vegetation Science* desde el *Journal of Vegetation Science* editado por la International Association of Vegetation Science, y se pueden multiplicar los ejemplos. Han aparecido revistas técnicas dedicadas al medio ambiente y un enorme conjunto de publicaciones *grises* que satisfacen la avidez del público por los temas ambientales y sirven de medio de expresión a las sociedades ecologistas y otras ONG. Publicaciones que difunden, pero no crean, conocimiento científico.

Los contenidos del medio ambiente se han generado por aluvión en la segunda mitad del siglo XX y no poseen estructura coherente. Incluso la conservación presenta un abanico extremo de actitudes, desde las pacifistas (afortunadamente predominantes), a las violentas (García Novo, 1997). En el Medio Ambiente se sitúan los problemas de la sociedad ante la explotación de los recursos, la utilización de los sistemas naturales, el agotamiento de las poblaciones silvestres y de los paisajes naturales, la contaminación de atmósfera, aguas, suelos y océanos y la percepción de estos aspectos que se han incorporado gradualmente como temas ambientales.

La Iglesia Católica, bajo el pontificado de Juan Pablo II, nombró a San Francisco de Asís patrono de la Ecología el 29 de noviembre de 1979, reconociendo su profunda sensibilidad hacia la Naturaleza que lo llevó a un *hermanamiento* con astros, animales y plantas y al respeto para cualquier forma de vida. Sustituyó la visión alienante, enemiga y subordinada de la Naturaleza por otra cercana, amiga y afectiva. El episodio del lobo de Gubbio simboliza este nuevo paradigma que ha persistido con las ilustraciones populares, ingenuas, de las *Floreccillas de San Francisco*. Para las sociedades agrícolas y ganaderas, las divinidades protectoras han sido las de cultivos y ganados, y su percepción del ambiente, inseparable del logro de cosechas y rebaños.

Actualmente el interés ambiental se amplía hacia fronteras alejadas de la Ecología, como la etnografía, la arquitectura y el paisaje rurales, el urbanismo, la agricultura y ganadería tradicionales, las energías renovables, la sostenibilidad o las nuevas formulaciones de economía de los recursos. Las técnicas para llevar a cabo las tareas anteriores o para evaluar su estado, se han incorporado como una seña de identidad de la sociedad, alimentando un sector creciente de los servicios. La *evaluación de impacto ambiental* o la *auditoría ambiental* son procedimientos administrativos y las infracciones ambientales pueden tener consideración penal.

La Ecología no trata estos temas. Pero les ofrece herramientas, conceptos, modelos e información. Además, los ecólogos profesionales han asumido personalmente tareas de conservación, de divulgación y enseñanza ambiental, de evaluación de impactos, de restauración, y la formación de técnicos en estas materias. Las figuras más destacadas de la Ecología en España, que han sentado las bases de su desarrollo, han sido Ramón Margalef (1915-2004), Fernando González Bernáldez (1933-1998) y José Antonio Valverde (1923-2003). Los tres han sido ejemplo de labor académica e investigadora pero también de actividad social, impulsando la divul-

gación científica, el estudio del medio ambiente, la percepción de la naturaleza y la conservación.

La Ecología, como ciencia, se orienta de preferencia hacia sistemas donde la presencia o la actividad humana son marginales. Los sistemas intervenidos suelen ocupar un apéndice en los textos o los cursos universitarios, con mínima presencia en las lecciones dedicadas a conceptos, principios o ecosistemas. Cabe plantear si los temas ambientales se pueden abordar desde la *Ecología humana* estudiando la actividad de la especie humana con las herramientas conceptuales de la Ecología.

Los contenidos de la *Ecología humana* se han elaborado hasta la actualidad desde planteamientos antropológicos, genéticos, evolutivos, sociobiológicos, etnográficos y sociológicos, pero escasamente ecológicos (Hardesty, 1979; Harrison *et al.*, 1989; Harris, 1968, 1995, 1997; Eibl-Eibesfeldt, 1993, Cavalli Sforza y Cavalli Sforza, 1994), o las revistas *Human ecology* (Kluwer) o *American Journal of Human Biology* (Wiley Interscience) *Human development, Economics and Human Biology* (Elsevier), *Annual Review of Anthropology* (Annual Reviews).

Antropología y Etnografía han documentado las culturas humanas, sus transformaciones y el grado de desenvolvimiento social que permitieron. Edward B. Taylor (1832-1917) y Lewis Henry Morgan (1818-89) formulan un evolucionismo histórico de resonancias darwinistas a partir de estudios etnográficos en Norteamérica. Las teorías de Morgan las recogen Marx y Engels en su historia de las instituciones. Franz Boas (1858-1942) se opone desde 1900 al evolucionismo planteando su Particularismo histórico.

Un trabajo muy adelantado en el tiempo, pero que no fue seguido por los antropólogos (ni por los ecólogos) es el de Ekblaw sobre los Eskimo (Ekblaw, 1921). El grupo humano, sus relaciones tróficas, su dependencia ambiental y supervivencia, son incorporados en esta avanzadilla de la Ecología Humana.

Bronislaw Malinowski (1939, 1944), físico y matemático, crea el funcionalismo, planteando la cultura como el mecanismo que sirve a la sociedad para encontrar respuesta a sus problemas, en especial la obtención de los recursos. Harris (1995, 1987) llevará más tarde el funcionalismo a la clave de la interpretación antropológica, en obras polémicas que, si bien utilizan argumentos ecológicos, se sitúan fuera de la organización de los ecosistemas. La interpretación funcionalista de Claude Levy Straus no es relevante a esta discusión.

En los años treinta del siglo XX, Leslie A. White retoma las ideas evolucionistas frente al particularismo cultural y considera la cultura como un sistema para capturar energía por la comunidad humana, estableciendo su Ley de la evolución cultural como la raíz cultural de la expansión humana: *Other factors remaining constant, culture evolves as the amount of energy harnessed per capita per year is increased or as the efficiency of the instrumental means of putting the energy to work, is increased* (White, 1949). La crítica a su ley es múltiple: el planteamiento físico, mecanicista, es insuficiente para explicar porqué las culturas muestran tasas distintas de desarrollo en igual contexto, o porqué unas prosiguen su transformación y otras se estancan. Tampoco podía abordar relaciones ecológicas más sutiles: qué mecanismos explican la influencia de los ambientes sobre las culturas. Más tarde Marshal Sahlins y Elman Service (1960) integran las precedentes ideas presentando dos escalas de evolución cultural, la local y particular donde una cultura se adapta al contexto local ambiental o *specific evolution* y la general que impulsa a todas las culturas o *general evolution*.

Este rápido repaso señala puntos de contacto entre las interpretaciones de los sistemas culturales y los ecológicos, la alternancia entre modelos mecanicistas y holistas y el intento de algunos autores para integrar los aspectos ambientales y propiamente ecológicos en los modelos de evolución cultural.

Un análisis energético y funcional lo ofrecía Meggers (1954) mostrando cómo las limitaciones en la productividad y la tecnología limitaban el acceso a los recursos y con ellos, el desenvolvimiento cultural hacia etapas más complejas. Julian H. Steward percibe la importancia del ambiente. En *The concept and method of Cultural Ecology* aborda el tema, señalando que debía separarse la Ecología Cultural de la Ecología. Steward (1955) separa tres modos de interpretación evolucionista de la cultura. Unilinear, universal y multilinear. Morgan sería un *unilinear* y White un *universal*. Steward se dice un *multilinear*. Hay un trabajo de Andrew P. Vayda y Roy A. Rappoport (1968) donde tratan de integrar Ecología y Ecología cultural aplicando las leyes de la selección biológica a la cultural, discutiendo cómo reconocer en una cultura un rasgo adaptativo.

Son ensayos desde la Antropología para incorporar los avances de la ciencia ecológica al análisis de las comunidades humanas. El hombre se resiste a la equiparación con otras especies porque el componente cultural crea mecanismos originales de regulación y cooperación que no se encuentran fuera de la especie humana y que lo independizan del ambiente y de sus ecosistemas.

Kelso (1974) plantea que en los grupos humanos, la transmisión biológica es darwinista pero la cultural es lamarkista. El desarrollo cultural haría que el grupo expansivo quedara menos aislado, disminuyendo la variabilidad intergrupo y aumentando la variabilidad o varianza intragrupo. En un estudio pionero Beals y Kelso (1975) compararon el nivel de heterogeneidad cultural en cuatro estadios: bandas, tribus, jefaturas y estados, con la heterozigosidad de los grupos sanguíneos *Ab0*, *Mn* y *Cc* en 252 poblaciones, encontrando correlación positiva significativa entre ambas heterogeneidades. La diversidad del grupo humano a nivel molecular, se veía modificada por la cultural.

Fried (1967) sospechaba que, cuando aumentan los recursos en las sociedades (por ejemplo, en la implantación neolítica), se sustituía la reciprocidad por la redistribución y era entonces cuando se desarrollaban las jefaturas y desde ellas, la estratificación por el poder. Las jefaturas abren el camino a los reinos, templos, castas sacerdotales, ejército y finalmente a los imperios, que en el Medio Oriente y Egipto emergen desde el 4.º y 3.º Milenio a.C. Las sociedades hidráulicas, donde la gestión del agua multiplica la producción primaria, han sido más sensibles al proceso (Wittfogel, 1957). Un cambio social interno desencadenó enormes repercusiones sociales y culturales implicando transformaciones ecológicas trascendentes en los continentes.

Pese a estos y otros intentos, el tratamiento ecológico de la cultura, contando con las herramientas actuales de la Ecología, está por desarrollar. Probablemente el esfuerzo de síntesis más ambicioso desde la Ecología sea el de Howard T. Odum, con su *Ecología de Sistemas* (H. Odum, 1971, 1983) y su propuesta de usar *energía (embodied energy)*, energía almacenada, como medida de la retención de energía por los ecosistemas en el tiempo. Desde la Antropología, Allen W. Johnson y Tim Earle (Johnson y Earle, 1997) han trazado el paralelismo entre desarrollo social y explotación de los recursos naturales, abordando la emergencia de los progresivos niveles tecnológicos de la explotación como parte del cambio cultural.

Quizá la preferencia por estos dos autores esté en parte sesgada por el interés que despertaron en mí sus obras. Tom Odum era una personalidad vigorosa que desbordaba el ámbito de la Ecología a la que había contribuido tanto. Tim Earle, en plena madurez, confío que siga avanzando en el significado de la cultura sobre la Biosfera¹⁶.

¹⁶ Compré en 1973 *Environment, power and society*, que me orientó hacia la Ecología de Sistemas y seguí la trayectoria de Tom Odum, como un discípulo a

Civilizaciones de Felipe Fernández Armesto (Fernández Armesto, 2002) relaciona las culturas con los marcos naturales que las vieron gestarse, pero no profundiza en los aspectos ecológicos de la relación. La literatura sobre el estado actual de los recursos, explotación, culturas, etc. es muy abundante. Muy conocida es *Población, recursos, medio ambiente* (Ehrlich y Ehrlich 1975 y ediciones posteriores), la de Burnett (Burnett, 1978), o las publicaciones anuales sobre el estado mundial de los recursos (*Worldwatch*, Informes anuales).

La paradoja de la expansión homínida es su discontinuidad en el tiempo. La densidad de fósiles es todavía escasa pero sugiere la sucesión de oleadas de homínidos que abandonaban África y alcanzaron Eurasia en una secuencia de especies: *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. heidelbergensis/antecesor*.

Sus poblaciones biológicas, sus patrones culturales, sus herramientas, soportaban culturas que se instalaron en Europa y se repartieron por Asia donde aparentemente se extinguieron una y otra vez. Aguirre (2002) documenta este oleaje humano, tratando de insertarse en un continente que les fue hostil quizá debido a las extraordinarias fluctuaciones climáticas que jalonaron el Pleistoceno. Finalmente *H. neanderthalensis* y a finales de la glaciación Würm nuestra humanidad *sapiens*, se instala definitivamente y alcanza los continentes americano y australiano.

La aptitud cultural del género *Homo* otorga a sus especies insólita capacidad de colonización en ecosistemas bajo climas muy diferentes, llegando los audaces canoeros fueguinos a explotar recursos marinos pelágicos. La lenta maduración sexual, relacionada con el tamaño corporal y el del cerebro necesario para el aprendizaje, han hecho a los humanos vulnerables a cambios climáticos rápidos que desequilibran sus poblaciones pequeñas y no permiten una evolución cultural suficientemente rápida en comunidades muy reducidas.

La inserción cultural en la Biosfera se puede conjeturar que tuvo lugar con el intercambio de información entre los individuos de las hordas de homínidos, más tarde pertenecientes al género *Homo*. Las pautas codificadas para su transmisión en lenguaje sim-

distancia. En la Universidad de Florida (Gainesville) fundó el Center for Wetlands donde lo conocí en 1998. Me obsequió con una de sus «corbatas de sistemas», decoradas con sus símbolos para los diagramas de flujo. Tim Earle trabaja en Department of Anthropology de la Northwestern University, al N de Chicago, donde he realizado una estancia como profesor invitado.

bólico, modificarán el mutualismo biológico incorporando al agente humano. Probablemente pasaron centenares de miles de años antes de hacerse notar como actores en el teatro ecológico pero los bucles de realimentación soportados por el lenguaje, seleccionaron grupos humanos dotándolos de protoculturas que debieron conducir la evolución humana.

Una cuestión pendiente en el proceso de hominización es conjeturar el nicho ecológico humano y el de sus antecesores: vertebrados terrestres grandes, longevos, que viven en grupos y almacenan recursos: algunas aves, reptiles y bastantes mamíferos pueden compartir una definición tan general de nicho (Bermúdez de Castro *et al.*, 1995). El desarrollo de pautas culturales se ha visto favorecido por la excelente vista, bipedestación y manos libres dotadas de pinza prensil precisa, que habrán mejorado el acceso a ciertos recursos creando *nichos culturales* favorables al desenvolvimiento humano Serían el equivalente cultural del nicho de regeneración de Grubb (1977).

Se puede plantear la existencia de comunidades naturales dominadas por conjuntos de especies susceptibles de implantación cultural, lo que explicaría la aparición multicéntrica de las innovaciones culturales. Dicho de otro modo: en la base del Pleistoceno el establecimiento de circuitos de realimentación positivos entre hordas de homínidos y algunos ecosistemas, habría creando circuitos estables capaces de soportar la explotación humana sostenida de ecosistemas modificados. Una cuna ecológica de la humanidad. La secuencia de cambios climáticos de las glaciaciones, debió borrar las secuelas del hombre temprano en la Biosfera que sólo presenta los impactos ecológicos más recientes, correspondientes a este interglacial, aunque la explotación de recursos por medio de herramientas tenía lugar desde mucho atrás, en los antecesores homínidos de la base del Pleistoceno.

Aguirre (2002) utiliza la tafocenosis asociada a los restos humanos de los yacimientos como biocenosis culturales. Efectivamente son el reflejo de la interacción humana sobre la biocenosis real considerada como recurso. Estas investigaciones pertenecientes a la Ecología humana deben ofrecer, en el futuro, la composición y funcionamiento de las comunidades donde se asentaron nuestros antepasados con sus dotaciones de utensilios y niveles culturales. Y es allí donde podrá documentarse el eco de la emergencia humana en la Biosfera. Valverde (2006) anticipaba que la evolución reciente de los carnívoros félicos en África había estado orientada por la presencia humana. Algunas especies como el leopardo, ágil trepa-

dor, parecen una especialización para explotar las poblaciones homínidas: dura respuesta de la Madre naturaleza al nacimiento de su hijo homínido.

Aguirre viene insistiendo en la emergencia del grupo humano en sincronía con crisis ecológicas globales (Aguirre 2002, 2003a, 2003b). Subraya la diversificación del orden Primates a lo largo del Terciario y especialmente los grupos más recientes, durante el Mioceno, que desembocarán en los hominoideos. Las crisis ambientales, con clima estacional y aridización, pudieron favorecer la bipedestación en un ambiente de matorral y pastizal con bosques isla y recursos dispersos a combinar. Los homínidos más antiguos aparecen hacia -6,5 Ma y van a sucederse sus formas en un período de cambios que abarca desde el final de Mioceno y la crisis Messiniense, el Plioceno y las reiteradas glaciaciones que se han sucedido hasta este interglacial. Los cambios de clima incidieron en los ecosistemas y las fluctuaciones del nivel marino indujeron la apertura y cierre de los estrechos y los puentes intercontinentales y la transformación de penínsulas en islas y viceversa.

La herencia de estos cambios es la Biosfera, filtrada su diversidad por las extinciones que cada fluctuación realizaba en numerosos grupos. Pero permitiendo asimismo las invasiones por puentes y pasillos biogeográficos. Para algunos primates africanos de talla grande, bípedos y buenos andadores, con destreza manual, parece que los cambios ecológicos favorecieran la selección del cerebro grande, capaz de reorientar la obtención de recursos y la organización social en respuesta al cambio ambiental. De hecho fue así y oleadas sucesivas de australopitecos y hombres se extendieron por Eurasia.

En este sentido la aparición del grupo humano sería una secuela de los cambios climáticos¹⁷. No una consecuencia, sino una posi-

¹⁷ Redactada esta memoria aparece una publicación (van Dam *et al.*, 2006. Long-period astronomical forcing of mammal turnover, *Nature*, 443: 687-691) que documenta la existencia de ciclos de turnover de las especies de micromamíferos (de yacimientos españoles) durante el Plio-Pleistoceno. En sincronía con los cambios de alineación del eje terrestre en su movimiento de precesión y excentricidad de la órbita, se han producido cambios climáticos reflejados en avances y retrocesos de los mantos de hielos, que manifiestan buena concordancia con las oscilaciones en la aparición/desaparición de especies en ciclos de 2,4-2,5 Maños y 1 Maños. Homínidos, micromamíferos y otros grupos, quizá la mayor parte de la Biosfera, han evolucionado, han aparecido estirpes, o se han extinguido, han migrado acompañando su ritmo a los grandes cambios del funcionamiento planetario.

bilidad de cambio, seleccionada en la evolución. Pasados 2 Ma, la causalidad ha invertido su dirección y es el hombre la causa el cambio climático que desencadena una nueva crisis de diversidad en la Biosfera.

La aculturación de la Biosfera

Cuando se acumula biomasa consumible en un ecosistema (producción primaria o secundaria), es común que los consumidores o los predadores sincronicen sus ciclos para explotarla, realizando migraciones y, en algunas especies, creando almacenes de recursos. Las carroñas enterradas, o las pequeñas presas empaladas de los alcaudones. Los almacenes de semillas, granos y frutos de los roedores, las acumulaciones de semillas o de restos de insectos en los hormigueros, los depósitos de miel y polen en panales, y muchos otros. El pito bellotero (*Melanerpes formicivorus*) de Norteamérica almacena bellotas en grietas de los árboles o en los agujeros que perfora, quedando todo el tronco insertado de bellotas, pudiendo sumar decenas de miles en un solo árbol. Los depósitos de semillas y frutos de nuestras ardillas, ratones de campo y topillos son el ejemplo cercano.

González Bernaldez (1992) describe la *frutalización* del bosque mediterráneo, el incremento de frecuencia de árboles de fruto comestible en los bosques de la cuenca mediterránea. La frutalización sería una respuesta a la recolección y transporte humano de los frutos, reduciendo la presencia de especies no comestibles y acelerando la tasa de renovación del ecosistema con su extracción de biomasa. Al favorecer la producción de fruto, debió aumentar la biomasa de consumidores silvestres de frutos como el oso pardo o el jabalí, el tejón, el ciervo, el corzo, quizá el de roedores como topillos, ratones, lirones y el de ardillas, conejos y aves de pico robusto capaces de consumir frutos. Indirectamente la frutalización habrá incrementado la biomasa de predadores como lobo, zorro, lince, gato montés, rapaces y estrígidas o rapaces nocturnas.

Los homínidos recolectores, desde sus estados culturales más toscos, pueden haber alterado de modo duradero la estructura, funcionamiento y diversidad de los ecosistemas que explotaban. Más tarde, los cazadores pudieron exterminar a presas sensibles, en áreas confinadas o con tasas bajas de reproducción y explotárlas hasta la extinción. Si poseen recursos alternativos en el espacio o el tiempo, emplean el almacén o el intercambio con otros grupos

humanos. El uso del fuego desencadena cambios irreversibles aunque su recurrencia sea muy baja (Cumberland, 1962).

La teoría ecológica predice que ninguna especie de la comunidad se independiza de ésta y de sus cambios. Las poblaciones modulan la comunidad estructurándola (bottom-up) y la comunidad a las poblaciones, produciendo presiones selectivas (top-down). La Biosfera humanizada, seleccionó grupos humanos que resistieron mejor o peor al cambio mediante el desarrollo cultural.

La interacción comunidad-población conduce la evolución de entrambas y las islas son laboratorios fascinantes de la evolución y la modulación de la diversidad. El hallazgo en la isla de Flores de fósiles hominoideos de pequeña talla denominados *Homo floresiensis* (Brown *et al.*, 2004), cuestiona las filogenias humanas y quizá la teoría ecológica en general.

La abundancia de datos de las actividades, densidades e impactos de nuestra especie durante los últimos 10.000 años, permite establecer que cuando un grupo humano franquea un gran umbral cultural, como el paso a la recolección especializada, el confinamiento de rebaños o la explotación sistemática de árboles de fruto, el sistema natural manifiesta modificaciones perdurantes.

La regulación cultural se extiende más allá de los grupos humanos, en un proceso que se podría calificar *aculturación de la Biosfera* (García Novo, 1993). Los efectos se pueden rastrear, gracias a la Arqueología, en las etapas finales del proceso, como la implantación de la agricultura primitiva o la selección de rebaños sometidos a pastoreo que desembocarán en sociedades nuevas, más complejas, en lo que Gordon Childe (1936) había denominado *revolución neolítica*. Hoy hablaríamos más bien de convergencias culturales desde varios focos de sociedades avanzadas epipaleolíticas que extenderán culturas neolíticas que terminarán por complementarse e imponerse a las preexistentes.

La neolitización puede ser el resultado final de estos procesos, pero parece haberse confinado a regiones favorables a la implantación humana con climas templados, estacionales y una combinación de paisajes variados, cuyos recursos podían combinarse.

La historia de las plantas cultivadas y los ganados se ha desarrollado en paralelo a las culturas que las han creado y empieza a estar documentada (Evans, 1997, Buxó, 1997). También los patrones de utilización de los recursos en el espacio, que permiten con-

jeturar los primitivos paisajes (Stoddart, 2000, Head, 2000). Pero la información sobre los cambios sufridos durante el Holoceno por las plantas no cultivadas y sus comunidades, por la fauna y la flora, en respuesta a la humanización, están por conocer. Apenas esbozamos la secuencia de estados de la sociedad y los sistemas naturales en un área pequeña y en los últimos siglos. La imagen emergente evidencia cambios profundos en la diversidad biológica regional. Pignatti (1995) afirma que ha existido una *coevolución* entre vegetación y sociedad en la cuenca mediterránea.

Falta construir la trayectoria de los sistemas ecológicos bajo la presencia humana: perturbación, recolección y forajeo diferencial, dispersión de propágulos. Más adelante, con mejoras en las herramientas, habrán aparecido efectos persistentes sobre la estructura de la vegetación y más tarde, extinciones en la diversidad ecológica de espacios confinados como islas, picos o lagos pequeños y en especies poco adaptadas a la predación, poco abundantes o muy especializadas.

Trazar la historia ecológica secular de una región o de un medio exige combinar fuentes documentales, biológicas, etnográficas y ecológicas. La documentación histórica se hace abundante cuando la transformación del territorio era ya profunda, lejos de los ecosistemas primitivos. Las fuentes escritas más antiguas sólo tienen unos 5.000 años y se desarrollan en culturas agrícolas. Frente a estas dificultades, las posibilidades de aplicar investigaciones históricas al desenvolvimiento de una comunidad pueden precisar los estados anteriores del sistema, la fecha de introducción o extinción de especies, la datación de eventos importantes, los antiguos modos de explotación, que la investigación ecológica no puede fijar con igual precisión.

La intensidad de cambio en la sociedad actual es tan alta que los paisajes culturales se alteran entre generaciones sucesivas y el *canon*, el modelo de explotación óptima, se abandona (Ruiz y González Bernáldez, 1983). Se carece de modelos sustitutorios a la explotación tradicional, dándose un colapso de la cultura tradicional (García Novo, 1998) y el abandono del paisaje natural, generándose discontinuidades ecológicas que los datos históricos pueden colmar.

La secuencia histórica se plantea desde la Ecología como un proceso sucesional con cambios de rumbo causados por intervenciones humanas identificables en el espacio, el tiempo y la tecnología. Los datos históricos no fijan una secuencia unitaria como

más probable. Falsan secuencias alternativas y, con frecuencia, precisan los intervalos de cambio frente a los períodos de estabilidad. La Historia ecológica ofrece profundidad temporal a la Ecología actualista, como aporta la Ecología evolutiva, operando a otra escala temporal.

Para Whitehead (2002) los contenidos de la Historia ecológica, descriptora de secuencias o procesos, se diferencian de la Ecología histórica, que mostraría cómo las culturas evalúan los recursos disponibles, tutelan el desenvolvimiento de la sociedad humana y orientan el conjunto sociedad-entorno natural en unas direcciones frente a otras. Worster (1989) había titulado Historia ambiental (*Environmental history*) al proceso de cambio que documenta en Estados Unidos. Guha y Gadgil (1992) han publicado una historia ecológica de la India, basada en las pautas de explotación cultural de los hábitats ecológicos. Sobre Iberoamérica Tudela (1991) edita una recopilación que incluye trabajos de Historia ecológica.

Las obras de Crosby o de Crumley (Crosby, 1972, Crumley, 1994), abrieron el camino hacia nuevos paradigmas que interpretan los actuales sistemas ecológicos o los paisajes, como respuestas funcionales de los ecosistemas antecedentes y de sus poblaciones. La creación de las *Nuevas Europas* sobre latitudes medias del resto del globo (Crosby, 1986) incorpora al cambio tecnológico de las sociedades el efecto de los organismos que acompañaron a los viajeros europeos (parásitos, comensales, cultivares, razas de ganado), en su implantación. Utiliza la expresión *imperialismo ecológico* para sugerir la implantación de los organismos distintos al hombre que forman parte de la sociedad humana. Turner II, Gómez Sal, González Bernáldez y Di Castri (Turner II *et al.*, 1993) vuelven sobre la interpretación ecológica del descubrimiento de América y matizan la oposición Historia ecológica-Ecología histórica. El volumen editado por Balée (Balée, 2002) se centra en este tema.

Merecen recordarse los esfuerzos de Robert Costanza para consolidar una disciplina científica que denomina Economía ecológica (*Ecological Economics*). Le ha dedicado numerosas publicaciones (Costanza, 1997, 2001) una revista especializada, *Ecological Economics*, creada en 1989 (Costanza, 1989) y ha tenido éxito entre economistas, acercándose al tema de valoración de activos naturales y especialmente los servicios que los sistemas naturales prestan a la sociedad. El estado funcional de los ecosistemas lo aborda como su salud, mostrando la dependencia entre el capital natural funcional para servicios ambientales y el desarrollo sostenible de las comunidades que los benefician (Costanza *et al.*, 2000, Rappo-

port *et al.*, 1998). Yendo más lejos trata de presentar la economía ecológica como un nuevo paradigma científico para abordar sociedad y naturaleza, cuyas relaciones están en crisis (Costanza, 2003, Pimm *et al.*, 2001). El trabajo sobre la contribución económica de los ecosistemas planetarios continentales, preparado por un equipo liderado por Costanza (Costanza *et al.*, 1997) ha sido el segundo trabajo de tema ambiental más citado en los últimos diez años. Fue seguido por un estudio de los servicios oceánicos (Costanza *et al.*, 1998). Las críticas a los planteamientos y metodología desarrolladas han llegado desde los campos económico y ecológico.

Las raíces de la Economía ecológica pueden encontrarse en Eugene Odum con su identificación de interacciones entre actividades económicas y ecosistemas, en Paul Ehrlich y su análisis de los recursos y su explotación, en los análisis sistémicos de sociedades y ecosistemas de Howard Odum. Han encontrado primero en Robert Costanza y ahora en Gretchen Clara Daily, brillantes seguidores (Ehrlich *et al.*, 1995). La lista de economistas, ambientalistas y ecólogos que se han interesado por el tema, es larga. Alguna de las publicaciones reseñadas más arriba, que son trabajos colectivos, incluye a muchos de ellos.

La Economía ecológica no aporta a la Ecología nuevas herramientas de análisis; más bien incorpora a la economía las herramientas para el análisis de los sistemas ecológicos que la ciencia ecológica había desarrollado durante más de un siglo, permitiendo una comprensión mejor de las relaciones entre la sociedad y sus recursos planetarios. Sus contribuciones a la gestión de los recursos, planificación económica y territorial, desarrollo sostenible, serán de importancia futura.

Retomando la Ecología histórica, se observa un creciente interés en España. González de Molina y Martínez Alier (1993) han editado *Historia Ecológica*, un conjunto de trabajos con perspectiva más económica que ecológica.

En la Universidad de Sevilla se han estudiado las transformaciones ecológicas y sus mecanismos desencadenantes en otras zonas de Andalucía (Gallego Fernández y García Novo, 1997; Gallego Fernández *et al.*, 2004 y 2005, Lamrani, 1998, Coca, 1998, Martín Vicente y Fernández Alés, 2006) y Extremadura (Gallego Fernández *et al.*, 1999) y el Rif marroquí (Lamrani y García Novo, 1997, 1999, 2006). Otros grupos de investigación han comenzado a publicar secuencias ecológicas en otras áreas como Almería, Pirineos, o estudios de síntesis de bosques, especies y paisajes (García Novo, 1999).

Los Parques Nacional y Natural de Doñana han sido objeto de estudios detallados desde los registros polínicos (Stevenson, 1984), isotópicos y geomorfológicos, hasta los historiográficos (Ojeda Rivera, 1987). En una serie de trabajos se han documentado los cambios ecológicos como consecuencia de los cambios de clima y las intervenciones humanas (Granados Corona *et al.*, 1984, 1986, 1987, 1989, García Novo, 1996, García Novo y Marín Cabrera, 2005; García Murillo y Sousa Martín, 1992, 1997, 1999, Sousa Martín y García Murillo, 2005).

El hombre aparece como agente diversificador de la Biosfera creando localmente facies sucesionales o degradativas. Y realidades nuevas: estructuras como edificios y obra civil; islas ricas, gradientes de concentraciones de productos. Y entidades inéditas en la Biosfera como moléculas nuevas, comunidades de nuevo cuño u organismos con genomas imposibles para la evolución.

El análisis de la Biosfera humanizada, integrando las poblaciones humanas con su tecnología, los asentamientos urbanos e industriales, las infraestructuras y las modificaciones sufridas por atmósfera, océanos, continentes, Biosfera y especie humana, desborda a la Ecología y a la Economía, a la Economía ecológica y la Ecología histórica. Actualmente es un desafío inabordable desde cualquier disciplina aisladamente. Como sucede en los ecosistemas, el éxito depende de integrar información de diferentes disciplinas. Robert Costanza y Sven E. Jørgensen adjetivan estos problemas globales de *wickedly complex*, inaccesibles a nuestras herramientas conceptuales. Proponen (Constanza y Jørgensen, 2002) desarrollar una nueva disciplina integrada que tentativamente denominan *Hard problem science* (*op. cit.*, págs. 1-3). ¿Quizá *Hard Ecology*? ¿O mejor *Wicked Ecology*? Desde luego, no será ciencia ecológica.

Acercándome a la Ecología he presentado frentes tan separados que, en lugar de una disciplina organizada, aparece una constelación de campos científicos.

Puede deberse a que la Ecología explora la presentación de la vida sobre el planeta, desde sus formas primitivas hasta el hombre y su cultura, y la formalización en leyes sencillas, comunes, no es posible (Lawton, 1999).

Puede deberse, como sugiere Barbault (Barbault, 2002), a que la Ecología es la menos biológica, de las ciencias biológicas.

Puede deberse a que, como a otros navegantes en la Naturaleza, la maga Circe me ha retenido en su isla, encantándome con sus misterios.

La Biosfera

Esta es la Biosfera que conocemos, una de las posibles, repartida en multitud de organismos pertenecientes a especies diferentes que se organizan localmente en comunidades y dentro de ellas en grupos que tienden a diverger. Podrían concebirse biosferas de menor diversidad y, sin duda, la Biosfera terrestre ha pasado por fases de menor número de formas biológicas antes de la aparición de los eucariotas de los metazoos o el desarrollo de comunidades mutualistas. Las catástrofes debidas a la caída de meteoritos grandes supusieron cambios irreversibles; la aparición del hombre tecnológico adquiere dimensiones de nueva catástrofe biológica.

El ecólogo Ramón Margalef, tantas veces citado, imaginó una Biosfera sin diversidad biológica, compuesta por un solo individuo (y única especie) que se diferenciaba bioquímicamente para asumir todas las funciones de incorporación y liberación de energía, absorción, transporte y eliminación de agua y materiales... algo parecido a un sincitio planetario o un protoplasma del tamaño de los océanos. Un *Planeta Verde*.

La Vida es tan estructural como funcional. Ha jugado con las escalas del espacio, del tiempo y de la organización. En un intervalo muy pequeño de temperaturas (coincidentes con el campo del agua líquida) bajo radiación débil y sometida a campos gravitatorios y magnéticos poco intensos. La evolución alimenta el proceso ensayando formas biológicas nuevas. Recibe en cada instante los resultados del ensayo como supervivencia preferente de unas formas frente a otras que construyen así el camino seguido por la filogenia de las líneas que compartimos la diversidad planetaria, abandonando en el proceso a un número mucho más elevado de formas extinguidas.

Un rasgo propio de la Vida, quién sabe si la raíz de su origen, es la interacción. La Vida interactúa hacia fuera de los organismos regulando los intercambios de materia y energía que le resultan favorables para saltar sobre la flecha del tiempo y alcanzar el futuro. Repone la energía que se degrada en los organismos al mantener sus estructuras disipativas, recupera los materiales que se pierden y los ordena. Hacia dentro, entre organismos, la Vida es cooperativa y su frondosidad en el planeta se ha mantenido gracias a la creación de redes donde se trasmite información, materia y energía. Redes que en su complejidad recuerdan a las neuronales.

Tantas interacciones hacen que la Vida pueda ser calificada de sistema mutualista por excelencia ya que el proceso de interacción

está regido por bucles de realimentación y las fuentes de información genética, bioquímica, estructural y ecológica, donde los organismos se orientan y pueden cerrar su ciclo y así tener alguna probabilidad de transmitir su información al futuro.

La trama, densa y activa, se reconfigura a cada instante en cada sistema, en las escalas temporales de los orgánulos o los órganos, de los individuos, de las estaciones, de las poblaciones, de la incorporación de nuevos individuos, estirpes o especies, de las fluctuaciones de los procesos de los sistemas no vivientes. En cada cesura temporal hay una distribución de estructuras, biomasa, genomas, individuos, poblaciones, también de energía, de materia, de interacciones que condicionarán el instante posterior y como un eco duradero, los momentos sucesivos.

La trama de la Vida se reescribe en el palimpsesto de la Biosfera donde coexisten en igualdad las poblaciones, estirpes o patrones recién aparecidos con otros gestados en un pasado medible en cientos, miles o millones de años.

El hombre, la especie mutualista por excelencia, ha incorporado la cultura a los sistemas del planeta y ha aculturado la naturaleza. Cada día, con la tecnología a su disposición, reescribe el palimpsesto y ahora es capaz de borrar la mayor parte de su escrita superficial.

En este pergamino de la Vida pueden leerse historias evolutivas, parentescos y movimiento de las estirpes acompañando la historia geológica de la Tierra. Puede también estudiarse en las comunidades, cómo se perciben (*sensing*)¹⁸, cómo se ensamblan y cómo o por qué pierden sus elementos e identidad. Añadiendo los sistemas no vivientes, aguas, sustratos, fluctuaciones ambientales, o puede abordarse el análisis de los ecosistemas, la materia y la energía, la información que se intercambia y la detección de señales que permiten el mantenimiento de su identidad gracias a la regulación. El año 2005 ha sido fecundo en estos hallazgos. La revista *Science*, en su evaluación, ha destacado los avances evolutivos como la mayor contribución científica de 2005. Excelente contexto para abordar

¹⁸ *Sociomicrobiología* titulan Matthew R. Parseg y E. P. Greenberg (2005) su trabajo sobre la percepción de comunidad en los biofilms bacterianos. El nombre imita a otro de gran éxito, *Sociobiología*, acuñado por E. O. Wilson (1975), al que no mencionan. Los autores sugieren que los microorganismos poseen diferentes pautas sociales que ahora comienzan a comprender. Mecanismos mutualistas, dirían mejor, que deben encontrarse entre los más antiguos de la biosfera.

la biodiversidad que desde Darwin ha sido la evidencia de la evolución y su prueba biológica.

Para presentarme ante ustedes, ilustres Académicos, he elegido precisamente el tema de la biodiversidad. Los protagonistas de la Vida que, en número sorprendente de formas, nos acompañan en la Tierra. Parece que la biodiversidad se ha generado en el mismo proceso que ha forjado nuestro cerebro, y gracias a él, nuestra personalidad individual, permitiéndonos la paradoja que hoy protagonizamos, aquí y ahora:

Somos parte de una especie que reflexiona sobre el conjunto de las restantes, que toma conciencia de su futuro y lo encuentra ligado a nuestras opciones de intervenir en la Biosfera.

Trataré en mi Discurso de la diversidad de la Vida a varias escalas, sus tasas de aparición y extinción y el peso humano en su futuro, para terminar con una reflexión sobre nuestro papel como personas, instituciones, como científicos, en la gestión del legado evolutivo de la Diversidad.

5. LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA

En la Medalla de la Academia se lee: *observación y cálculo*, una síntesis del método científico. Lord Kelvin la glosa en su famoso párrafo: *I often say: when you can measure what you are speaking about, and express it in numbers, you know something about it; but when you cannot express it in numbers, your knowledge is of a meagre and unsatisfactory kind; it may be the beginning of a knowledge but you have scarcely in your thoughts advanced to the stage of Science, whatever the matter may be* (William Thompson, 1883).

La Ecología se ve entusiasmada por la observación pero no olvida someterla a cautelas y explicarla con hipótesis verificables mediante el cálculo, para incorporarlas al conocimiento. La diversidad es un ejemplo de la actitud.

La perplejidad ante la abundancia de formas vivas da paso a la medida de su heterogeneidad, investigando el número, la heterogeneidad genética de sus poblaciones, su distribución espacial y biogeográfica o su coexistencia en una comunidad (Kolasa y Pickett, 1991). La heterogeneidad es un rasgo esencial de la Biosfera, de-

bida al flujo energético que la organiza y se podría considerar el sustrato de la diversidad biológica. En los sistemas ecológicos la heterogeneidad medida en las comunidades, examinadas por especies o por individuos, sustenta el concepto de diversidad biológica. El concepto puede extenderse a niveles de organización inferiores, como el individuo o la célula, estudiando la diversidad genética, bioquímica o histológica.

En sentido ecológico, la diversidad biológica de un ecosistema se refiere a la abundancia de las especies en las comunidades e incluye su heterogeneidad o uniformidad, dominancia o equitatividad, en un punto o entre puntos, a escala local o regional, regulada a nivel de comunidad o inducida externamente.

Los problemas de cuantificación y clasificación de los seres vivientes se proyectan en la diversidad biológica, como el conocimiento de los elementos biológicos, sus límites, las categorías taxonómicas aplicables. El ámbito, los límites del conjunto de elementos naturales sobre los que se mide la diversidad, puede extenderse desde una mínima parcela a la totalidad de la Biosfera. La diversidad biológica aborda la organización ecológica haciendo un corte en el tiempo que deja fuera la génesis de la materia prima, la creación de las formas biológicas que la evolución renueva en una cascada temporal.

La voz biodiversidad la acuña el Doctor Rodrigo Gámez de Costa Rica, en 1988, para denominar al *Instituto Nacional para la Biodiversidad* de Costa Rica, una institución emblemática dedicada a la investigación de la riqueza natural (Gámez, 2006). Wilson y Meter editan un simposio sobre diversidad biológica en 1988 (Wilson y Meter, 1988) y abrevian el título *Biological diversity* a *Biodiversity*, biodiversidad, que se incorpora a la literatura científica. La presentación del Convenio de Biodiversidad de la Cumbre de la Tierra en Río de Janeiro en 1992 dará popularidad mundial a la nueva expresión.

Algunas cuestiones previas

La presencia de un colectivo de seres vivos en una comunidad permite deducir rasgos sobre su origen y funcionamiento aunque se desconozca la proporción de individuos de cada especie. Esta información cualitativa, la lista de especies o inventario, se denomina también *riqueza específica* y constituye una medida de la diversidad de la comunidad.

Muchos autores distinguen en el tratamiento de la diversidad biológica la *riqueza específica*, reservándole en exclusiva la denominación de *biodiversidad*. Con este significado se empleará aquí.

Ramón Margalef, nuestro ecólogo más ilustre y un lúcido estudioso de la diversidad (Margalef 1957, 1974, 1991a, b, 2001), planteaba una atractiva analogía con el lenguaje: en los textos, las palabras se presentan con distintas frecuencias. Los textos equivaldrían a las comunidades; las palabras, a las especies y el estudio de su abundancia sería el de su diversidad. El diccionario, que contiene todas las palabras posibles, sería el equivalente de la riqueza específica y para Margalef sería la biodiversidad. Con el paso del tiempo, la lengua enriquece el diccionario con nuevas voces que se incorporan a los textos, derivadas de otras o como préstamos desde lengua ajenas. Su símil biológico sería la incorporación de especies nuevas por evolución de los grupos existentes o por introducción desde otras áreas biogeográficas. Las palabras que dejan de usarse, equivaldrían a las extinciones biológicas tras las cuales las especies perdidas no volverán a formar parte de los sistemas biológicos. Los cataclismos, los meteoritos que han señalado los cambios de Era en la historia de la Tierra, han arrancado de golpe muchas páginas al diccionario de la Vida.

En un área, las comunidades poseen una parte de las especies presentes que se encuentran en interacción. Otras especies no están activas, persistiendo como repositorios inactivos en el banco de esporas, semillas, quistes, bulbos, rizomas o individuos dormantes. Una biodiversidad activa y otra pasiva. Una que actúa y caracteriza la comunidad y su funcionamiento, y otra que puede expresarse en el futuro en respuesta a cambios ambientales. La reserva de biodiversidad *bombea* información para construir la comunidad (Margalef, 2006). Ésta le devuelve individuos en fase dormante como reservas de información para abordar el futuro.

Las estimas numéricas de la diversidad biológica sirven para comparar, permitiendo la clasificación de comunidades, el estudio de estructuras en los ecosistemas, el análisis de secuencias temporales, etc. Las limitaciones de esta aproximación se deben al carácter adimensional, que exige fijar previamente los límites de la comunidad examinada y las categorías biológicas a incluir. El distinto concepto de especie biológica entre los Reinos naturales, con rangos muy diferentes de tamaño, masa o longevidad, hace difícil considerarlos como equivalentes en cualquier medida cuantitativa de su abundancia, necesaria para la estima numérica de la diversidad. Para el cálculo puede sustituirse el número de individuos de la

especie por la suma de otras variables de su población como la masa, longitud, superficie, volumen o contenido energético, obteniendo expresiones alternativas de la diversidad biológica.

Propiamente la diversidad es una medida de heterogeneidad de un colectivo, y no un índice biológico; Margalef (1968) lo subrayaba: *diversity may be applied to the distribution of the elements of any set in subsets.*

Existen tres escenarios principales para la diversidad biológica: la composición de la comunidad, la heterogeneidad frente a otras comunidades y la heterogeneidad del conjunto de comunidades. La composición puede estimarse a partir de un contacto o pequeño fragmento del organismo, de una medida del volumen (superficie) que ocupa, de la presencia en un colectivo de enclaves discontinuos (parcelas, islas, charcas, lagos, otros individuos), o de la presencia en áreas separadas de océanos o continentes.

El cálculo de la diversidad puede referirse a los organismos (biocenosis) de una comunidad (diversidad α) o a la comparación entre dos comunidades o colectivos (diversidad β). Un componente local y otro componente de diferencia o intercambio con las restantes estaciones. Combinando ambas puede definirse una conjunta o global, diversidad γ , por ejemplo, mediante la expresión:

$$\gamma = \alpha \beta$$

La comparación puede hacerse temporalmente enfrentando las variaciones de diversidad de la misma comunidad durante sus fluctuaciones o durante la sucesión biológica, fenómenos de reorganización que caracterizan a los sistemas ecológicos.

Si se incorpora la dimensión temporal, la composición de la comunidad puede seguirse en el tiempo y calcular funciones temporales de la diversidad biológica en la comunidad, de la diversidad entre comunidades o de la diversidad para un conjunto de ellas. La transición temporal, el cambio de las diversidades durante la fluctuación o la sucesión, ha ofrecido un campo fructífero a la investigación.

Sustituyendo la dimensión temporal por la espacial, pueden analizarse los cambios de la diversidad de una comunidad al considerar un área creciente. En la bibliografía las relaciones área-especies han atraído mucho interés desde antiguo; las primeras representaciones de tales relaciones aparecen ya en Watson (1859,

citado por Rosenzweig, 1995). La detección de fronteras o transiciones a otras comunidades, la existencia de agregados, claros o intervalos (gaps), los mecanismos de intercambio y colonización de áreas, con la teoría de islas, han contribuido a la teoría ecológica.

En la bibliografía se han definido además, otros tipos de diversidad. Más expresiva que la diversidad de individuos puede ser la de órganos, atributos o caracteres funcionales. En lugar de los taxones sistemáticos, que expresan parentesco evolutivo, pueden emplearse categorías ecológicas clasificando los organismos por sus atributos funcionales. Las clasificaciones a partir de caracteres asociados identificando tipos funcionales, grupos funcionales o síndromes, gremios, se han presentado en otros apartados. Las diversidades de base no taxonómica también permiten interpretaciones ecológicas coherentes y abren el camino a la comparación entre comunidades con rasgos o caracteres comunes, pero que no compartan especies.

Para medir la diversidad biológica es necesario llevar a cabo estimas cuantitativas de la abundancia de cada especie (taxón o tipo funcional). Los problemas metodológicos del muestreo de las biocenosis afectan a la estima de las diversidades: ¿cómo incorporar todos los organismos presentes? Los de baja densidad (o frecuencia) exigen una intensidad de muestreo mayor que los restantes. Los organismos que no se presentan en individuos discretos sino coloniales, como muchos hongos, plantas cundidoras o animales coloniales (briozoos, coralarios) o los insectos sociales, puede ser difícil cuantificarlos. Los simbióticos, estrechamente asociados por bucles mutualistas, no pueden considerarse como variables independientes. Cuando se incorporan las distintas fases del ciclo biológico del mismo organismo, ¿son sumables las formas de resistencia a las formas activas de la misma especie? ¿Y las fases haploides y diploides? Las formas dispersivas, como esporas, vilanos, larvas, a veces tan numerosos, y los almacenados en repositorios, expresan una diversidad potencial, diferente de la funcional, en interacción dentro de la comunidad. Esta distinción resuelve la distinción haplonte/diplonte, ya que en unos grupos el organismo activo es diplonte y haplonte en otros. ¿Pueden considerarse las estirpes de protistas identificadas bioquímicamente como equivalentes a las especies linneanas de otros grupos de organismos al estudiar diversidades? No son equivalentes, ni sumables; ofrecen, como los virus, otro modo de diversidad presente en la Biosfera. ¿Tiene sentido trabajar con diversidades calculadas sobre una fracción de los organismos de la comunidad, o es necesario considerar todos los grupos biológicos? En la práctica es imposible considerar

todos los grupos; funcionalmente tiene sentido estudiar la diversidad de los grupos con mayor importancia funcional o que se comportan como una comunidad organizada.

Los animales con individuos fácilmente reconocibles o las plantas presentan ventajas en el muestreo que explican su preferencia como objeto de estudio. Harper, botánico (1977) señalaba con humor: *Plants sit and wait to be counted*. Elton, zoólogo (1927) lo subrayaba con cierta envidia: *Plants do not rush away when you try to collect them*.

La bibliografía sobre la diversidad biológica es considerable, quizá por la facilidad para generar índices numéricos y la dificultad de interpretarlos en términos ecológicos. Una postura extrema es negarle validez como hacía Hurlbert (1971) calificándola de *non concept*, concepto vacío, una actitud poco científica. Un libro atractivo y muy bien escrito es *The diversity of life*, del Profesor Edward O. Wilson¹⁹ de la Universidad de Harvard, que desde su aparición en 1992 se ha convertido en un clásico de las Ciencias naturales.

En los párrafos siguientes se examinarán cuestiones relacionadas con el significado ecológico de la diversidad, de las diversidades medibles en la Biosfera. En una publicación reciente, *Diversidad Biológica y Biodiversidad* (2006) se reflexiona sobre el tema y se presentan numerosos ejemplos de su interpretación ecológica²⁰.

El significado ecológico de la diversidad

De los conceptos de diversidad enunciados, interesa aquí manejar el de patrones de abundancia de los organismos que forman una comunidad biológica: los ecólogos suelen referirse a éste cuando mencionan la diversidad en una comunidad. Como recordaba Pielou (1991), es un concepto *fácil de captar pero difícil de precisar*. Y de interpretación cautelosa, porque la diversidad (como las abundancias o presencias en las que se basa) cambian de significado ecológico con la escala (espacio, tiempo), el organismo y la interacción.

¹⁹ Edward O. Wilson ha recibido un premio Pulitzer por su libro *On Human Nature* y ha compartido otro con Bert Hölldobler por el libro común *The Ants*, espléndidamente ilustrado.

²⁰ La Fundación Ramón Areces ha patrocinado en su sede de Madrid tres ciclos de conferencias sobre diversidad biológica publicando: *Diversidad Biológica, Biological Diversity* (Díaz Pineda *et al.*, 1991) y *Diversidad Biológica y Biodiversidad* (García Novo *et al.*, 2006).

Las medidas de la diversidad en una comunidad son numerosas: en el Cuadro 1 se incluyen algunas de uso frecuente. Magurran (1989) presenta otros índices y hace una introducción a su aplicación.

CUADRO 1

Índices de diversidad biológica

<i>Diversidad</i> , Margalef	$D = S - 1/\ln N$	<i>Margalef</i> , 1974
<i>Diversidad</i> , Simpson	$\lambda = \sum p_i^2$; $D = 1 - \lambda$	<i>Simpson</i> , 1949
<i>Diversidad</i> , Shannon	$H' = - \sum p_i \ln p_i$	<i>Shannon y Weaver</i> , 1949
<i>Diversidad máxima</i>	$H'_{\max} = \ln S = H_{\max}$	
<i>Equitatividad</i> , Pielou	$J = D/(1-S)$	<i>Pielou</i> , 1966
<i>Equitatividad</i> , Shannon	$E = H'/H_{\max}$	
<i>Equitatividad</i> , Simpson	$E_{1/D} = 1/D/S$	

Siendo:

S número de especies en la muestra

N número total de individuos de todas las especies

p_i fracción de individuos de la especie i -ésima en la muestra

El índice D de Margalef no es sensible a los distintos efectivos de las especies. Cuando sólo está presente una, el valor de D se hace cero y la diversidad se hace nula.

El índice λ de Simpson suele utilizarse en la forma de la segunda ecuación, $D = 1 - \lambda$ o como $D = 1/\lambda = 1/\sum p_i^2$. Es una medida de la heterogeneidad y estima la diversidad como la probabilidad de que al extraer consecutivamente dos individuos de una muestra, pertenezcan a distintas especies. Esta medida, adimensional, comprendida entre 0 y 1, guarda relación con el reparto de individuos entre las especies de la comunidad. El índice D de Simpson es sensible a las especies más abundantes. Si cada individuo de la comunidad pertenece a una especie distinta, la diversidad es la máxima posible, $D = 1$; si todos los individuos pertenecen a la misma especie, $D = 0$.

El índice de Shannon y Weaver, H' , es la medida de diversidad más utilizada. Realmente es una medida de la entropía estadística y había tenido formulaciones equivalentes en termodinámica con Stefan-Boltzman, demografía con Volterra o teoría de la información con Brillouin. Si todas las especies de la muestra estuvieran igual representadas, la Diversidad de Shannon H' se transformaría en la *Diversidad máxima* H_{\max} .

Una función que relacione la abundancia de los grupos biológicos (taxonómicos o no) ofrece un valor numérico que, con frecuencia, es asimilable a un índice de diversidad. En la literatura biológica son abundantes los que combinan datos de abundancia de grupos indicadores para construir un índice de calidad sobre macroinvertebrados, sobre diatomeas, o sobre elementos del plancton y el bentos. Otros índices combinan medidas de abundancia (altura, cobertura, densidad), de la vegetación y asignan valores de *dominancia* o *abundancia* a una especie o grupo de especies, formas biológicas, etc. De nuevo son asimilables a índices de diversidad en casos particulares de la comunidad o el ecosistema. Las curvas de abundancia de las especies, expresadas como especies encontradas en un muestreo al incrementar la superficie, son transformables en índices numéricos, como se ha señalado en un apartado anterior.

El reparto igualitario de las abundancias suele denominarse Equitatividad y se contrapone al concepto de Dominancia. En el Cuadro 1 se incluyen tres formulaciones de la Equitatividad. La Equitatividad máxima se da cuando las proporciones de todas las especies son iguales; la Dominancia máxima, cuando todas las especies (salvo una) poseen la mínima representación en las muestras (un ejemplar) perteneciendo el resto de ejemplares a la especie dominante.

¿Qué significan los valores numéricos de la diversidad? Son expresión de la organización de la comunidad, de su complejidad, con independencia del tipo de organismos, de su tamaño o duración. Las dificultades de la información se han mencionado en un apartado anterior: las formas vivas se presentan con patrones muy diferentes y el concepto de individuo, las diferencias de masa, superficie, actividad o longevidad restan valor a las medidas de abundancia en la comunidad. A medida que los organismos son más comparables entre sí, el significado de su diversidad es más interpretable. Por esta razón los estudios de diversidad no tratan de todos los organismos y suelen referirse a taxocenosis: vertebrados, aves, insectos acuáticos. O a grupos ecológicos que comparten rasgos o medios: macroinvertebrados, bentos, zooplancton, micro-mamíferos, herbáceas, árboles.

Con estas salvedades, las medidas de la diversidad han ofrecido una vía para acceder a la complejidad de la naturaleza pudiendo comparar comunidades dispares: bosques, pastizales, grutas, suelos, lagos, mares, arrecifes, fuentes termales y también pesquerías, cultivos, prados o ciudades. La evolución crea la biodiversidad y los procesos ecológicos que la ordenan, la reparten, la multiplican o amortiguan regulando su valor en las comunidades.

Se presentan varios caminos para explorar esta medida de la complejidad ecológica.

El análisis de la biodiversidad, estudiando las especies presentes en una comunidad, desde el ejemplo elemental al planeta. La senda de los patrones espaciales, desde las unidades menores a las regiones biogeográficas. La composición estructural de la comunidad considerando las proporciones de especies, genomas, grupos funcionales o caracteres, por medio de índices que expresen el reparto entre los elementos, el desorden, la organización, la información contenida.

El hombre, alterando a la biodiversidad.

Seleccionaré entre las alternativas estos aspectos: *el camino de la biodiversidad, la biodiversidad planetaria, la regulación de la diversidad en una comunidad, la sostenibilidad de la biodiversidad.*

El camino de la diversidad

La esencia organizativa de la vida, origen de su biodiversidad y de su diversificación evolutiva, es la posibilidad de crear circuitos mutualistas entre organismos de la comunidad compartiendo información y descifrando las señales del medio para acoplarse a los intervalos favorables y evitar los desfavorables. Atender a la necesidad contando con el azar y procurando limitarlo.

La Vida en su evolución ha tomado el camino de la diversidad, repartiendo su estructura e información entre los seres vivos, articulando circuitos de regulación favorables. No opera un solo circuito, ni a una escala sola; muchos circuitos compiten en cada instante. La evolución sigue a unos u otros y en una localización o secuencia temporal predomina un proceso que en otra localización/secuencia, es otro distinto, causando diferencias que pueden persistir. Los textos de Ecología multiplican los ejemplos de especiación desde antecesores comunes, causados por aislamiento reproductivo de las poblaciones. Se han originado por la separación territorial, de recursos o por mecanismos más sutiles en poblaciones coexistentes como la coloración en peces, en mariposas o el canto en las aves.

Otro aspecto de la cuestión es la competencia entre los circuitos regulatorios que operan a nivel de comunidad, de población, de colonia o de individuo. Entre el funcionamiento a uno y otro nivel,

se desarrollan conflictos que se resolverán en cada ocasión y lugar. Maynard Smith y Szathmáry (1995) subrayan que cada transición jerárquica ha supuesto la superación del conflicto del nivel emergente con el antiguo, el regulado con el subordinado. Estos pasos parecen haber sido tan importantes como los bioquímicos para la diversificación de la vida, que combina con oportunismo un organismo adecuado y un medio propicio para innovar, con pequeños retoques sobre los elementos existentes, otorgándoles un papel nuevo. Francois Jacob (1977) denominó *tinkering* este continuo ensayo que impulsa la evolución y rehace comunidades y ecosistemas.

El paso de individuos uni a multicelulares, de éstos a individuos especializados perdiendo algunas funciones (como la reproductiva), evidencia la operación de circuitos que compiten y finalmente subordinan unos a otros. La colonia subordina al individuo que se relega a células de un organismo integrado con tejidos y órganos, hasta la compleja integración de los organismos superiores como insectos o vertebrados (Wolpert y Szathmáry, 2002).

El paso a la multicelularidad se ha dado varias veces en la evolución de los eucariotas (Kaiser, 2001). En el género *Volvox* desde el antecesor común *Chlamydomonas reinhardtii* ha tenido lugar el paso al menos en dos ocasiones durante los últimos 50 Maños (Kirk, 2000). *Volvox carteri* especie de ciclo simple en forma de colonia globosa, desarrolla dos tipos de células (haploides): en el estrato periférico la colonia presenta unas 2.000 células flageladas pequeñas forman una capa esférica en cuyo interior existen 16 células claramente mayores, sin flagelos, que crecerán unas 1.000 veces y formarán los gonidios reproductores. Terminado el ciclo de 48 horas, la colonia se desorganiza, las células flageladas mueren y se liberan los gonidios internos que inician sus propias colonias.

Las ventajas de la división de trabajo se relacionan en primer lugar con el movimiento, más eficaz para la colonia, que se desplaza a mayores distancias para alcanzar la zona eufótica en la columna de agua y mejorar la fotosíntesis, o para reducir la presión del zooplancton predador. Otra ventaja colonial es producir gonidios reproductores muy grandes y dispersarlos. La desventaja es perder la capacidad reproductora de la mayor parte de las células. El estroma que llena la colonia representa una fracción de la productividad neta y un depósito de nutrimentos, afectando también a la densidad colonial.

Se evidencian aspectos favorables y desfavorables de la organización colonial frente al alga unicelular y cómo la ventaja emergen-

te de la colonia depende del contexto ecológico: nivel de predación, estabilidad de la columna de agua, transparencia, turbulencia, persistencia, disponibilidad de nutrientes (como P y N solubles), temperatura, bicarbonato... Los modelos numéricos del ciclo de *Volvox carteri* (López de Briñas *et al.*, 2003) sugieren que, diferencias pequeñas en el tiempo de crecimiento, la longitud del ciclo, la ventaja de la cooperación colonial, la tasa de mutación de células altruistas/egoístas, pueden producir escenarios de alta o baja presión selectiva hacia la multicelularidad.

Otro ejemplo sugerente se encuentra en las películas microbianas (también denominadas biofilms) y los tapetes microbianos. Ya en 1978 Costerton (Costerton *et al.*, 1978) señalaba que la forma de crecimiento microbiana en ambientes naturales era la película microbiana y que bajo las (excepcionales) condiciones de cultivo en laboratorio predominaban otras formas, como las libres, consideradas entonces normales. Efectivamente el crecimiento en películas está generalizado en la naturaleza y la mayoría de los procariotas son capaces de crecer en forma de colonias enlazadas por filamentos, creando una superficie continua sobre un sustrato sólido o sobre otro organismo, a veces también en la superficie de una disolución, ocupando su interfase atmosférica.

Las películas se forman por la aparición de fibras de exopolisacáridos, como la celulosa, o de proteínas filamentosas que enlazan las células y le otorgan a la matriz de la película resistencia tensil. La generación de fibras parece ser también responsable de su capacidad de adherencia a sustratos y organismos, facilitando el papel como agentes infecciosos comensales, patógenos (como en enterobacteriáceas) o simbioses (como en *Rhizobium*). La regulación genética y los mecanismos bioquímicos de la producción de celulosa y de fibras de proteína se conocen; *Azotobacter xylinum* (= *Gluconacetobacter xylinus*) es el modelo de organismo (Rornling, 2002, O'Toole *et al.*, 2000).

Es interesante notar que la producción de fibras se encuentra regulada a nivel celular, con oposición entre la aparición de flagelos (que facilitan la motilidad) y la formación de colonias (que facilitan la persistencia sobre un espacio). La disponibilidad de nutrientes, concentración de oxígeno, pH, osmolaridad y temperatura, son algunas de las variables ambientales que condicionan la producción de celulosa y la formación de películas microbianas (Gerstel y Romling, 2000, Solano *et al.*, 2002). En *Salmonella typhimurium* la síntesis de celulosa está mediada por un cruce de caminos bioquímico en un dominio de la proteína STM1987, al

que llega (de algún modo) información ambiental (García *et al.*, 2004) que conduce al metabolismo por una u otra ruta.

La presencia de celulosa en las biopelículas actúa como protector frente a los agentes oxidantes, favoreciendo la supervivencia de la salmonela o del vibrio colérico en agua clorada. La presencia de celulosa en la matriz colonial se comporta como una característica favorable a la supervivencia en el medio acuático. Las repercusiones ambientales son grandes porque sitúan la colonia en una interfase (sólido/atmósfera o líquido/atmósfera) que resultará modificada en provecho de la colonia y la protege frente a ciertos agentes. La inserción espacial facilita la competencia por el espacio frente a otras especies y la fijación a sustratos sólidos puede facilitar la dispersión. Los agentes patógenos con capacidad celulósica (como *Staphylococcus aureus*) representan un desafío sanitario por su resistencia al lavado, siendo difíciles de eliminar en cánulas, agujas o equipo quirúrgico.

La respuesta del microorganismo creando biopelículas tiene sentido ecológico y posiblemente ha constituido un antiguo mecanismo para enfrentarse a las variaciones del medio. No se han investigado de modo suficiente las ventajas ecológicas que podrían ofrecer los diferentes tipos de colonias: lisas, rugosas, laxas o densas, con una u otra coloración. Los microbiólogos describen de un modo pragmático las estirpes con un acrónimo en inglés referido a sus capacidades funcionales o al aspecto de sus colonias en los medios de cultivo (*rdar*: red, dry and rough, *pdas*: pink, dry and smooth, etc.). Los niveles de diversidad genética y de su expresión en las formas de agregación, exclusivas de procariotas, no son comparables a los de eucariotas e ilustran diferentes formas de la diversidad biológica.

La formación de una película confiere al conjunto bacteriano propiedades diferentes de las células aisladas. Si se superponen varias películas se desarrolla un tapete: una acreción estratificada verticalmente de colonias de microorganismos. Posiblemente el primer modelo de comunidad estructurada.

Los tapetes microbianos son comunidades, principalmente de procariotas, que se organizan sobre una superficie que les sirve de sustrato y generalmente en un medio acuoso. Lo más singular es la fina estratificación desde la superficie en capas submilimétricas, cada una dominada por un tipo de microorganismo. Las capas, asimilables a películas, muestran polaridad estando más iluminadas y oxigenadas al exterior, oscuras y reducidas al interior. Los

gradientes son muy intensos a través del perfil de esta comunidad, permitiendo a los organismos fotosintéticos situarse al exterior para interceptar radiación. Dentro de la capa fotófila, los organismos oxigénicos, como las cianobacterias, se situarán en la capa externa y los anaerobios (como las bacterias fotosintéticas del azufre), más al interior, protegidos del oxígeno. La producción de materia orgánica por incorporación fotosintética de la capa externa permite el desarrollo de organismos mixotrofos o quimiotrofos más al interior del tapete.

Los tapetes son por tanto comunidades muy estructuradas, relativamente diversas y acumuladoras de materia orgánica. Otros grupos de organismos eucariotas pueden superponerse a los procariontes del tapete como algas diatomeas, rotíferos, nemátodos o tardígrados, incrementando la diversidad. Productos de la actividad de los organismos, como sus restos o depósitos de carbonatos, sulfatos, hidróxidos de hierro, partículas minerales de silicatos procedentes de los limos y arcillas en suspensión, se depositan en el tapete, que se desarrolla como un ecosistema estructurado. Los procesos o interacciones organizativos del entorno crean gradientes que sirven de pauta al ensamblaje de la comunidad, que amplifica los gradientes donde se ordenan las especies. Por ejemplo, la fotosíntesis de las cianobacterias se concentra a unos 2 mm bajo la superficie del tapete (máximo profundo de clorofila) induciendo durante las horas de luz una concentración de oxígeno que alcanza la sobresaturación. Algunas algas, las cianobacterias y los animales, se pueden desplazar en la trama orgánica para situarse en el nivel más favorable del tapete.

Ecosistemas estratificados, con acusados gradientes verticales, comparables a los tapetes, se encuentran en las costras de algas, hongos y líquenes sobre sustratos duros, en la superposición de organismos marinos en sustratos duros de litorales batidos o en los fondos someros bien iluminados de los arrecifes coralinos. En los ecosistemas terrestres con plantas vasculares, la estratificación es común en la parte aérea a varias escalas: desde estratos de pocos centímetros en vegetación herbácea de porte pequeño a estratos de decenas de metros en el bosque desarrollado.

Las estructuras laminadas, donde se ordenan organismos con diferentes demandas, son una antigua expresión de las comunidades biológicas, que se encuentran fosilizadas desde los primeros registros de la Biosfera. La presentación fósil de los tapetes bacterianos, los estromatolitos, sugieren que la Biosfera primitiva de procariontes ha estado dominada por ellos, constituyendo los eco-

sistemas más primitivos de los que poseemos evidencia, desde hace unos 3.500 M años (Schoppf, 2000). Debió comenzar en los tapetes de procariotas fotosintéticos la emisión de oxígeno libre hacia el agua, lentamente acumulándose en la atmósfera. Ecosistemas tan modestos, cuyos ejemplos han sobrevivido, desencadenaron el mayor cambio ambiental del teatro biológico transformando la atmósfera y el océano en oxidantes, reduciendo la concentración de otros elementos disueltos (como el Fe), permitiendo más tarde la aparición de animales y la colonización continental una vez reducida la intensidad de UV por el ciclo del ozono.

Las películas bacterianas, en ocasiones verdaderos tapetes, se localizan en los suelos, donde las comunidades de procariotas adquieren gran importancia. Se encuentran recubrimientos de películas de microorganismos en los depósitos de materia orgánica, en la interfase entre horizontes de suelos y rodeando los microconductos de percolación. Rodeando las epidermis de las raíces, los tegumentos de la fauna edáfica. En el digestivo, donde pueden jugar papeles esenciales. Y su presencia no se limita a la fauna edáfica. Tallos, troncos, hojas; pelos, plumas, tegumentos, aparato digestivo y reproductor de animales terrestres y acuáticos, poseen con frecuencia microorganismos procariotas asociados, como comensales o jugando papeles importantes (digestión, producción de vitaminas u otras sustancias, mantenimiento del pH).

Los eucariotas, especialmente los de talla mayor, son (somos) simbiontes asociados a decenas, quizás centenares de estirpes de procariotas, sin los que nuestra vida sería distinta... o imposible. La Biosfera y su biodiversidad se encuentran apoyadas en los microorganismos, sus asociaciones, películas, tapetes, colonias, que iniciaron la vida, oxigenaron la atmósfera y dan soporte a la Vida en la Tierra.

Los microorganismos en general, y los procariotas en particular, están menos afectados por las barreras biogeográficas que los eucariotas y los organismos de mayor tamaño. El tamaño pequeño (10^{-6} μg) permite la dispersión aérea en una escala tan elevada que los hace casi ubicuos. Las turbulencias atmosféricas son capaces de resuspenderlos del suelo o de la superficie de otros organismos y transportarlos a miles de kilómetros de distancia. También a los microorganismos acuáticos, ya que en las aguas naturales las concentraciones son elevadas (10^3 a $10^9/\text{ml}$) y las pequeñas salpicaduras, con volúmenes 10^{-3} o 10^{-4} ml contendrían centenares o millares de organismos de tamaño bacteriano. Las gotículas pueden ser transportadas por las turbulencias o desecadas, persistiendo una

pequeña partícula orgánica o una sal inorgánica donde el microorganismo (si resiste la desecación) puede desplazarse a escala global.

La importancia del proceso de intercambio es muy grande ya que la colonización de superficies expuestas es posible por la continua precipitación de microorganismos. De hecho esta recolonización frena la divergencia genética de las poblaciones locales y permite alcanzar a las especies menos abundantes sus medios especializados y escasos.

Volviendo a la perspectiva ecológica, cambios en el modo de agregación de los elementos celulares para construir colonias, permiten la aparición de propiedades emergentes en la colonia que pueden darle ventajas en la explotación de los medios o en la dispersión: supervivencia y reproducción, las claves ecológicas de los seres vivos.

El papel del escenario, la comunidad, el ecosistema, es primordial. En un período, el circuito que favorece un nivel organizativo frente a otro puede quedar seleccionado y posteriormente extinguirse la población, revertirse la selección o quedar fijada y compitiendo con regulaciones menos eficientes puede consolidarse como carácter propio. La Biosfera en cada lugar y en cada momento ensaya, con los elementos de la generación presentes, la diversidad de mañana.

Cualquier mecanismo que incremente la variación entre grupos o la haga más heredable o perdurable, favorecerá la selección del grupo y su consolidación (DS Wilson y Dugatkin, 1997). Los autores citados se refieren al nivel poblacional, pero la validez del principio parece general a comunidades o ecosistemas y está en la base de la concepción actual de los mecanismos evolutivos como resultado de varios procesos de selección operando a distintos niveles (DS Wilson, 1997). Quizá también se extiende a selecciones estructurales en otras categorías organizativas donde de un grupo heterogéneo pueden separarse otros más homogéneos internamente a condición de que puedan diferenciarse de los restantes y mantener sus rasgos. Posiblemente los estratos verticales del bosque, las manchas y rodales de matorral, bosque, pastizal, líquenes rupícolas, organismos de fondos marinos duros, etc., se estructuran de acuerdo con este principio, en dimensiones temporales cortas (años a siglos). Los caracteres más importantes a este nivel no serán los estructurales y morfológicos de cada taxón sino los caracteres funcionales que cierran circuitos mutualistas y los caracteres denominados *modificadores de conflicto* (Michod 1997a, b). La interfe-

rencia de una especie en el crecimiento o la reproducción de otra, la concurrencia de ambas por recursos comunes, la competencia entre individuos de la misma especie, forman parte de la *struggle for life* darwiniana.

En la escala microscópica, un mecanismo que favorezca la asociación estable entre dos microorganismos, por ejemplo un procarionta y un eucariota, podría crear una entidad estable que evolucionara hacia un organismo binario de «síntesis» que se podría denominar *síntesis 1*. Si las condiciones fueran favorables, igual mecanismo podría asociar un nuevo procarionta y estabilizarse el conjunto que se podría denominar *síntesis 2*. Y este organismo ternario entrar en mutualismo con un eucariota grande, por ejemplo como comensal de su digestivo, formando una red mutualista de organismos *síntesis 3*, *síntesis 4*, en mutua dependencia. Estos casos muestran el confinamiento funcional de la Biosfera, la cooperación entre los organismos y el modo en que comparten su información genética, y las posibilidades que tienen los circuitos mutualistas para consolidarse en los procesos evolutivos generando entidades nuevas.

Mixotricha paradoxa

Mixotricha paradoxa en una primera aproximación, es un protozoo ciliado que vive en el intestino de la termita australiana *Mastotermes darwinensis*, el termes gigante, una especie primitiva que hoy aparece restringida al territorio en torno a la ciudad de Darwin (Australia), de donde ha tomado su denominación específica. El ciliado, piriforme y de tamaño inusualmente grande, posee bacterias endosimbiontes (que se comportan de un modo comparable a mitocondrias de las que carece) y en superficie presenta tres tipos de espiroquetas del complejo *Treponema* que le confieren movilidad. Las espiroquetas son numerosas (250.000-500.000) y están fijadas por un extremo sobre una parte de la superficie de *Mixotricha* más elevada que el resto, comportándose como orgánulos locomotores (Wenzel *et al.*, 2003). Se ha descrito la espiroqueta más abundante y de tamaño menor como un género nuevo *Canaleparolina darwinensis*, que sobrevive a la muerte de su hospedador durante algunas horas (Wier *et al.*, 2000).

Mixotricha paradoxa es un organismo de síntesis mutualista, formado por cinco entidades biológicas diferentes, unos, simbiontes internos, presumiblemente tróficos, y otros externos, motores.

La asociación es posiblemente antigua. En un elegante trabajo un equipo científico del que forman parte Lynn Margulis y los profesores Ricardo Guerrero y Jorge Wagensberg, de Barcelona (Wier *et al.*, 2002), han obtenido muestras de termites fósiles miocenos muy parecidos al mencionado antes. Se trata de *Mastotermes electrodominicus* fosilizados en ámbar procedente del yacimiento americano de Santo Domingo (de ahí su denominación) que ofrece un grado excepcional de conservación. Extrayendo el interior del digestivo y comparando la microestructura de los endosimbiontes con los que aparecen en *Mastotermes darwinensis*, las imágenes ofrecen una similitud morfológica extraordinaria, existiendo un ciliado grande muy semejante a *Mixotrichia* forrado de una capa fina que recuerda las espiroquetas que se observan actualmente.

La antigüedad de los fósiles de ámbar no es grande en términos geológicos, pero la concordancia morfológica apunta a una relación ciliado-termita establecida de antiguo. El digestivo de la termita alberga un número elevado de microorganismos (10^{12} bacterias y unos 10^7 protistas) que descomponen la materia orgánica de la madera liberando azúcares, metano y otros gases. De hecho los fósiles encontrados en el ámbar estaban siempre rodeados de una burbuja gaseosa originada presumiblemente tras quedar aprisionados. La digestión progresiva de la lignina y la celulosa por microorganismos en el medio digestivo de carácter reductor, alterna con fases más aerobias cuando los excrementos salen al exterior antes de ser ingeridos por otro individuo. Los digestivos, confinan poblaciones parcialmente aerobias o aerobias estrictas a las que proveen de un medio estable y un flujo de material vegetal finamente desmenuzado. La fracción de azúcares es fácilmente absorbida por el insecto, pero la liberación de metano y otros gases debe mantener unas condiciones de oxidación restringida en las estrechas galerías de los termiteros.

Termes y microorganismos ofrecen un ejemplo fascinante de diminutas comunidades con elevada diversidad biológica, estrechamente dependientes entre sí, compartiendo su información hasta convertirse en cultivos móviles de microorganismos anaerobios, capaces de explotar el material de los troncos de plantas fotosintéticas, para cuya degradación no están genéticamente capacitados.

Se podría alzar la vista y ampliar el campo buscando nuevas interacciones: hongos que compiten (¿colaboran?) en la descomposición de la madera o en la muerte de las plantas, plantas que oponen una defensa química interfiriendo el desarrollo bacteriano en el digestivo del termita con aceites esenciales que impregnan la

madera (Alfazairy, 2004). El termitero encierra un gran número de individuos y los osos hormigueros han desarrollado una lengua larga y viscosa para atraparlos, un pelo muy espeso para defenderse y unas formidables patas con garras y el esqueleto modificado formando las clavículas, vértebras y esternón un anillo óseo para soportar una potente inserción muscular, capaz de abrir paso a las garras a través de la sólida pared del termitero.

Bacterias, ciliados, termes, hormigas, plantas leñosas, osos hormigueros y otras especies formicívoras se apoyan en el nivel trófico de los detritus y la materia no viva creando estructuras para su explotación. Para Lynn Margulis, una excepcional estudiosa de la evolución, la emergencia de los insectos sociales (prácticamente entre los himenópteros) ha supuesto traspasar uno de los cuatro grandes umbrales de la evolución biológica²¹. Las hormigas son un grupo de enorme éxito, por número de especies, de individuos, biomasa o papel ecológico (Hölldobler y Wilson, 1990).

Las asociaciones entre organismos, pares, tríos, cadenas, redes, de procariotas y eucariotas, son el rasgo común de la Biosfera, una explicación plausible de su diversidad y probablemente el sustrato de muchos procesos evolutivos.

Las asociaciones entre organismos

La asociación de bacterias y pulgones (Silva *et al.*, 2005) ilustra cómo las especies de una comunidad se asocian, adquiriendo el conjunto nuevas propiedades y las modificaciones que implica la asociación en su diversidad genética.

Los áfidos son insectos homópteros, un vasto grupo de unas 30.000 especies. Entre ellas los afídidos representan unas 4.000 especies, generalmente de tamaño pequeño, muy diversificadas en las comunidades terrestres. Dos rasgos singulares caracterizan a los pulgones: dieta y reproducción. Disponen de unas mandíbulas trans-

²¹ Para Lynn Margulis los cuatro umbrales evolutivos han sido: 1.º la aparición de las bacterias, 2.º la aparición de organismos nucleados, 3.º la aparición de los multicelulares (que se escinden en algas, hongos y animales) y, finalmente, la aparición de insectos sociales (Lynn Margulis, 1998, *Symbiotic Planet: a new look at evolution*, J. Brockman's Science Master Series Basic books). Creo que ha resultado mucho más trascendente el ensamblaje de comunidades por organismos con funciones complementarias cerrando bucles mutualistas que la aparición de insectos sociales.

formadas capaces de atravesar la epidermis de hojas o tallos vegetales para alcanzar una célula del haz floemático extrayendo el contenido. La savia del floema representa la producción neta foliar y corresponde a un fotosintato poco elaborado, con azúcares y escaso en contenido de aminoácidos y aminoras.

Muchas especies de áfidos poseen otros órganos especializados en el abdomen por donde segregan jugos azucarados, elevando la relación N/C de su ingesta. Esta secreción les facilita una relación simbiótica con hormigas, que la consumen ávidamente y defienden a los pulgones o los trasladan en la planta.

La reproducción sexual, con producción de huevos fértiles, tiene un complemento que facilita una enorme tasa de incremento poblacional: la partenogénesis, que se asocia al viviparismo y puede tomar un carácter singular (denominado telescópico): las hembras dentro del abdomen materno maduran sexualmente y comienzan en sus ovarios el proceso de formación de embriones cuyos ovarios maduran con rapidez. En una hembra pueden existir otras dos generaciones en formación. El resultado es una fácil multiplicación si las condiciones fueran favorables, lo que hace a los áfidos plagas temibles para los vegetales, con densidades de hasta 10^5 m^{-2} . Sus poblaciones son el arquetipo de poblaciones explosivas, con aumentos independientes de la densidad, separados por hundimiento de efectivos causados, generalmente, por las condiciones ambientales (Andrewartha y Birch, 1954).

La asociación a microorganismos es muy obvia en un insecto que produce gotitas de líquido azucarado y consume jugos vegetales. Los microorganismos simbiotes más interesantes se localizan en su medio interno, en bacteriomas, donde bacterias del género *Buchnera* proliferan consumiendo fuentes de carbono y aquellas moléculas que no pueden sintetizar, como nucleótidos, algunos aminoácidos y vitaminas. Excretan o liberan otras vitaminas y aminoácidos que el áfido no puede sintetizar y están ausentes en su dieta. Ambos organismos reciben beneficios tróficos de la asociación, de modo que el áfido sin bacterias crece con dificultad y deja de reproducirse y la estirpe bacteriana es imposible o difícil de cultivar *in vitro*. Hay microorganismos simbiotes sólo conocidos en áfidos (como *Buchnera afidicola*) y otros de espectro amplio presentes en diferentes invertebrados artrópodos o no, como las especies de *Wolbachia*.

La asociación requiere una regulación de los bacteriomas en tamaño y posición, que no se conoce bien, pero parece controlar el

hospedador mediante enzimas proteolíticas. Requiere igualmente un mecanismo de transmisión que alcance el medio interno con suficiente rapidez para difundirse en un período de explosión poblacional por partenogénesis y también pasar al huevo en un ciclo sexual.

Al parecer (Silva *et al.*, 2001), las hembras reciben su infección en los oocitos, y los embriones son infectados en blastodermo, progresando la infección en cascada hacia las futuras hembras en la partenogénesis o hacia el huevo en la reproducción sexual. El número de bacterias que pasan al huevo es bajo, estimado entre 850 y 8.000.

Se conoce la secuencia de al menos cuatro estirpes de *Buchnera afidicola* y sorprende el pequeño tamaño de su genoma, conociéndose una estirpe de 450 Kb con 206 genes. Parece que conserva los genes relacionados con aminoácidos o cofactores del metabolismo de sus hospedadores pero ha perdido muchos, entre otros, los genes de recombinación o inserción, que le permitirían reparar su genoma. Se trata por tanto de un resto de genoma, que debió ser mucho más amplio en los antecesores de vida libre. Savater y colaboradores (Savater *et al.*, 2001) comparan *Buchnera afidicola* con *Escherichia coli*, ya que se dispone de secuencias de ambas. 97% de los genes de *B. afidicola* tienen sus equivalentes (ortólogos) en *E. coli* aunque ésta posee un genoma mucho mayor, 4,6 Mb, 4.404 genes para la estirpe K-12.

El endosimbionte *Buchnera* parece ser el resultado de una profunda simplificación de su antepasado de vida libre con pérdida del 90% del genoma. La incorporación al sistema áfido-*Buchnera*, con dotación genética muy superior, le permite la supervivencia y el establecimiento (al conjunto áfido-bacteria), de mutualismos con otra escala de organismos (hormigas, plantas vasculares), fuera de las posibilidades del microorganismo.

Para Savater *et al.* (2001), la transformación del genoma ha tenido lugar en dos etapas; una antigua, datada entre 86 y 164 M años donde tuvieron lugar transformaciones muy intensas del genoma y su profunda reordenación. Ha sido seguida de una etapa de estabilidad extrema con pérdida acumulativa de genes aislados y algunas deleciones. Para la bacteria, el modelo poblacional de expansión numérica en los bacteriocitos y extrema reducción en la colonización del huevo (poblaciones en cuello de botella), limita mucho la capacidad de recombinación.

Se ha comparado el patrón evolutivo de *Buchnera* con el de los áfidos. Los afidoideos modernos tienen una antigüedad de 100-

250 M años. Tras un período, que quizá cubrió la mitad del intervalo, se debieron asociar a *Buchnera* que ha venido reduciendo desde entonces su genoma. Cabe especular que, en el intervalo previo, otro microorganismo, hoy extinguido, haya ocupado el papel de *Buchnera*. Y que el especializado microorganismo actual, de genoma tan reducido y carente de mecanismos de reparación, se acerca a su agotamiento genético y a la extinción. Para mantenerse en la Biosfera, el áfido deberá incorporar un tercer microorganismo simbiote.

Se conoce apenas esta vasta área del mutualismo donde concurren varios endosimbiontes y otros microorganismos simbióticos. Al estudio de su diversidad en los bacteriomas de los pulgones se pueden aplicar los mismos principios que a otros problemas de la biodiversidad que relacionan número de especies y estabilidad (Tilman, 1999). En una colección de microorganismos concurrendo sobre el mismo órgano, podría avanzarse que resultará favorecido el más eficiente en la explotación de los recursos para su crecimiento y que sufra menos los efectos desorganizadores del medio. Al parecer lo que controla la proliferación bacteriana son las lisozimas que el áfido segrega en el bacterioma: de ser así, la resistencia a esta enzima, o a otra enzima de papel equivalente, sería diferencial para la persistencia de la estirpe frente a otras proteobacterias en la estirpe de áfidos.

Las diatomeas de agua dulce de los géneros *Epithemia* y *Rhopalodia* poseen cuerpos intracelulares con doble membrana y tilacoides. *Rhopalodia gibba* es capaz de fijar nitrógeno bajo la luz, lo que ha llevado a sospechar que los cuerpos intracelulares (2 a 4, según las condiciones de cultivo) fuesen responsables de esta singular característica (Floener y Bothe, 1980). Los cuerpos intracelulares no se multiplican en cultivo. *Climacodium frauenfeldianum* es una diatomea marina que asimismo posee cuerpos intracelulares que se ha sugerido pueden fijar nitrógeno (Carpenter y Janson, 2000).

Julia Prechtl (Prechtl *et al.*, 2004) han demostrado que los cuerpos intracelulares de *Rhopalodia gibba* son orgánulos fijadores y que su genoma se relaciona con un grupo de cianobacterias del género *Cyanothece*, frecuentes en los mares tropicales, siendo cercana a la estirpe ATCC 51142 de vida libre y lo que es más interesante, al esferoide de *Climacodium frauenfeldianum*. Antiguos procariotas se han asociado a eucariotas integrándose como un orgánulo celular, como las mitocondrias o los cloroplastos, reproduciéndose verticalmente con las diatomeas a las que permi-

ten disponer de nitrógeno orgánico. *Cyanothece* es fijadora nocturna en tanto que los orgánulos son fijadores diurnos, lo que implica cambios en el origen y acumulación de intermediarios bioquímicos de la reducción del N_2 .

En plantas superiores la asociación está muy bien conocida de antiguo, pero cuando se ha verificado, la capacidad de fijación no corresponde a las células vegetales sino a los procariotas asociados. Una integración íntima con Cianobacterias se da en especies de *Gunnera* que presentan heterocistos de *Nostoc* con capacidad fijadora formados por invasión de glándulas en los tallos de la planta (Bergman y Osborne, 2002). Los nódulos de las raíces de leguminosas, capaces de fijar N_2 se pueden considerar también el resultado de una infección de *Rhizobium* en el tejido vegetal.

Jeffries (Jeffries, 1997) resume así la asociación de eucariotas y procariotas: *Every eukaryote is a bacterial homunculus* (pág. 21). Y un reservorio de diversidad, se podría añadir.

La biodiversidad en los endosimbiontes del bacterioma, la diversidad en los genomas de los microorganismos, la diversidad en la comunidad de insectos de la planta hospedadora, la diversidad de la comunidad vegetal, la diversidad en el ecosistema. El mismo concepto adquiere en cada escala una interpretación propia, enlazando los niveles de complejidad de la Biosfera.

Los ejemplos precedentes ponen de manifiesto que los mutualismos están extendidos de los procariotas a los eucariotas y favorecen en cada caso el mantenimiento de la biodiversidad.

El pleno significado del mutualismo tiene lugar en eucariotas para la construcción de comunidades ecológicas combinando las funciones de diferentes organismos en un todo funcional regulado. La imposibilidad de supervivencia aislada, se hace posible en la comunidad. Las asociaciones entre pares, trios o número corto de especies por medios de bucles regulatorios, posibilita un enorme progreso evolutivo. La Biosfera de eucariotas accede a otros niveles de diversificación, que explican la elevada biodiversidad.

La existencia de eucariotas multicelulares, de tamaño grande, impide su dispersión pasiva por la atmósfera, facilitando una evolución local. Quedará ligada a las placas litosféricas o a los océanos que estas confinan, impulsando una separación de las líneas evolutivas en cada continente, que ofrecerá en lo sucesivo un bioma propio. Los mutualismos reflejan desde asociaciones muy anti-

guas, a otras recién adquiridas, combinando en un bucle de realimentación favorable a todo tipo de procesos.

Se ofrecen tres ejemplos donde la biodiversidad local de la comunidad esta favorecida por procesos de relación donde participan insectos, que van desde la predación al mutualismo.

Euura lasiolepis

En los insectos es frecuente una forma de herbivoría consistente en la inducción de la formación de una agalla o cecidia de tejido indiferenciado donde la hembra pondrá su huevo. La larva avivará en la agalla, donde se alimenta hasta pupar y salir más tarde como imago. El órgano vegetal ofrece al insecto alimento, protección de la desecación y frente a muchos predadores. La protección no es completa; insectos predadores como los ichneumónidos (himenópteros) pueden detectarlo dentro de la cecidia y situarle encima un huevo cuya larva lo devorará. Pupará en la agalla y saldrá como ichneumónido adulto libre.

Euura lasiolepis es un pequeño tentredínido (himenóptero) de Estados Unidos que induce agallas en ramas jóvenes del sauce *Salix lasiolepis* donde deposita un huevo. La agalla se produce por una reacción del tejido vegetal ante una secreción del oviscapto, de naturaleza no conocida. El insecto depende en exclusiva de su planta nutricia y hospedadora y requiere para tener éxito en su puesta numerosas condiciones favorables: una población de sauce cercana, con ramas de dos a diez años de edad, brotes vigorosos en crecimiento activo pertenecientes a clones favorables a la formación de agallas y que tengan durante ese ciclo anual un suministro apropiado de agua. Si el potencial osmótico del brote se eleva, la larva no sobrevivirá. Otros agentes externos afectarán a *Euura lasiolepis* como *Lathrostizus euurae*, un ichneumónido predador, o los roedores que abren las agallas para capturar la larva, o los saltamontes y ramoneadores como el ciervo y el venadito de cola blanca que consumen las ramitas del sauce.

Price y su grupo han estudiado durante dieciséis años en Flagstaff, Arizona, las poblaciones de *Euura lasiolepis* (Price, 2003), combinando el seguimiento de poblaciones naturales con la experimentación, llegando a explicar la mayor parte de la fluctuación poblacional. Resulta llamativo este ejemplo porque hasta un 70% de la variabilidad está condicionada por la precipitación a través del crecimiento del sauce, comportándose el insecto *casi como un órgano vegetal*, como una parte de la población de agallas.

De los numerosos agentes que actúan, pese a la interacción de predadores y a las difíciles exigencias reproductivas, *Euura lasiolepis* sobrevive si *Salix* produce anualmente un número de brotes suficiente para la nueva generación de insectos. Los efectos de la sequía se aprecian como ecos, como mínimos de la población del insecto, hasta dos años más tarde.

La línea evolutiva de estos himenópteros tentredínidos dotados de un oviscapto largo con un borde en forma de sierra es muy antigua y durante decenas de millones de años han estado asociados a sus plantas nutricias siguiendo sus poblaciones al cambiar los climas y desplazarse las placas continentales. También han respondido a los cambios de los tejidos vegetales, que se han hecho más resistentes para desgastar el oviscapto que necesita serrar un corte para depositar cada huevo. O que han producido un parénquima poco nutritivo frenando el crecimiento de la oruga, o han incorporado mecanismos de defensa química. Los antepasados de *Euura lasiolepis* han acumulado los caracteres fisiológicos y etológicos suficientes para superar las nuevas limitaciones aparecidas: al hacer la puesta la hembra, por ejemplo, parece estimar con precisión la capacidad de crecimiento del brote que explora, decidiendo la puesta (optativa) de un huevo de hembra en un brote mejor, destinando los de macho para los peores brotes. Al parecer (Roinien *et al.*, 1999), es la concentración en el brote del glucósido tremulacina la señal que le sirve a la hembra para estimar (acertadamente) el potencial de crecimiento.

La relación entre planta e insecto no es simétrica. El insecto, en su fase de crecimiento, recibe la energía y puede completar su ciclo gracias a la planta, transformada en un condicionante riguroso, en condición necesaria de su existencia, pero no suficiente. *Euura lasiolepis* pasa por un mínimo poblacional en cada período de sequía y sus poblaciones pueden ser incapaces de producir individuos de fase dispersiva en número suficiente, extinguiéndose localmente. Su reintroducción tiene lugar desde individuos dispersores procedentes de poblaciones supervivientes en *Salix lasiolepis*, su único refugio en la Biosfera. La relación es de supervivencia para el insecto y tan marginal que no resulta medible, para el arbusto.

Para *Salix lasiolepis*, el pequeño predador no tiene apenas efecto: la disponibilidad de agua en la sequía, la modificación de los depósitos y canales del álveo fluvial en las avenidas y la competencia con otras especies vegetales por la luz y el agua, son las interacciones predominantes del vegetal. Su línea evolutiva, es igualmente antigua. El género *Salix* con unas 300 especies tiene una distribución

mundial y con el género *Populus* (boreal) forma el orden Salicales, de rasgos primitivos y filogenéticamente aislado. Los pies femeninos producen semillas muy numerosas dotadas de un penacho plumoso que favorece su dispersión amplia, implantándose en superficies descubiertas del álveo. Al género *Salix* pertenecen nuestros sauces, mimbreras, sanguíños y zaragatillos de los bosques y matorrales de ribera. El porte es variado, generalmente arbustivo y con muchas ramas, desde el diminuto *Salix herbacea* que no supera los 10 cm (y Linneo denominaba el *árbol más pequeño de la Tierra*), hasta especies de algunas decenas de metros. *Salix lasiolepis* presenta crecimiento modular en ramas horizontales que brotan al quedar enterradas produciendo nuevas plantas por expansión vegetativa, creciendo rápidamente para entrar en senescencia hacia los diez años. Mantiene una copa con intensa renovación de ramas y en sus poblaciones los individuos, efímeros, ocupan un medio inestable y no soportarán la competencia por la luz o los nutrimentos, propia de comunidades vegetales maduras.

Ampliando la perspectiva a la familia del insecto, los tentredínidos boreales presentan en Norteamérica 824 especies y 795 en Europa, siempre fitófagas y en su mayoría consumidoras de hojas. Se pueden encontrar diferentes tipos de asociación a especies de *Salix* con transformaciones progresivas de sus hojas para una protección creciente de la larva que probablemente documentan una larga coexistencia: hoja sin modificación, hoja enrollada, agalla en la superficie foliar, en el peciolo, en las yemas y finalmente en el tallo, donde ofrecen la mayor defensa, verificable estadísticamente por la intensidad de los ataques causados por depredadores de la larva en unas u otras localizaciones. Se han propuesto filogenias que explican los sucesivos pasos (hipótesis de Price-Roinien de radiación adaptativa de los tentredínidos), confirmadas posteriormente por el análisis de caracteres (Nyman *et al.*, 2000).

Este ejemplo de evolución de una línea de insectos poseedores de un órgano singular, vinculado a un tipo de puesta en tejidos vegetales vivos, podría ser más común o quizá ha sido general en la Biosfera y futuras investigaciones lo pondrán de manifiesto. Considerada la comunidad de *Salix*, el papel de *Euura* es marginal. El agente principal es el arbusto capaz de formar poblaciones casi puras que durante algunos años estructuran vertical y horizontalmente el espacio sufriendo los pulsos de las inundaciones que desorganizan parte de la copa y la disponibilidad de agua que frena su productividad. Otras especies de plantas herbáceas crecen bajo el dosel de *Salix* y algunos arbustos y árboles se incorporan a la comunidad en etapas sucesivas compitiendo con *Salix* al que final-

mente desplazan. Insectos consumidores (como *Euura*) y de otros órdenes como ortópteros, coleópteros, lepidópteros, consumen hojas y ramas, inflorescencias y polen. Aves y mamíferos, algunos reptiles, pertenecen a la comunidad, utilizando al *Salix* como alimento, área de caza, soporte o refugio. La construcción de presas por los castores favorece el crecimiento de *Salix* y su acceso a los nutrimentos debido a la deposición de sedimentos. La presión de los ramoneadores, como el ciervo (*Cervus elaphus*) y el venadito de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), son capaces de modificar el hábito de crecimiento de *Salix*, y afectar a la población (Peinetti *et al.*, 2002). La superposición de efectos adversos del castor y el ciervo se ha propuesto como el mecanismo responsable de la regresión del *Salix monticola* en el Parque Nacional de las Montañas Rocosas (Estados Unidos) (Baker *et al.*, 2005).

Las avenidas del cauce ponen en contacto la biocenosis acuática y la terrestre y las algas o protozoos, el zooplancton, se superponen temporalmente a la comunidad de *Salix*, quedando posteriormente sus restos incorporados a la materia orgánica de los sedimentos depositados. La apertura y cierre de canales por el agua, la erosión o depósito de los sedimentos fluviales, destruyen mosaicos y crean otros en la comunidad; ofrecen islas colonizables y aniquilan otras donde la comunidad había madurado, reconstruyendo el bosque de ribera siguiendo los dictados del clima.

Las poblaciones de ciervo-venadito-castor, las avenidas, los ciclos climáticos, modulan la población de *Salix*, la forma de sus individuos, la longitud y número de sus brotes y por estos mecanismos causales, las poblaciones de tentredínidos asociados. Al ampliar la escala temporal descubriendo el marco de las relaciones *Euura-Salix* la Ecología ha descubierto que las interacciones están ordenadas y jerarquizadas obedeciendo a principios que permiten explicar el funcionamiento del medio físico, de los bucles mutualistas de la comunidad, de sus poblaciones y esbozar las estrategias seguidas por sus especies en la evolución. En suma, cómo se origina, amplía y mantiene la diversidad y cómo puede amortiguarse en una comunidad.

La capacidad de detección, localización, acoplamiento a un sistema físico, a los individuos de otra especie, pueden iniciar una diversificación hacia hábitats no colonizados, territorios no alcanzados o al establecimiento de nuevos mutualismos. Como ejemplo de un solo carácter, la mejor visión de las mariposas diurnas (ropalóceros) frente a las polillas (heteróceros) se ha propuesto como el mecanismo básico de su radiación permitiendo a las primeras

distinguir con precisión las plantas nutricias donde hacer la puesta, las flores productoras de néctar y también orientarse espacialmente en la trama vegetal, favoreciendo su monofagia frente a las nocturnas que tienden a la polifagia y ofrecen menor especiación.

Entre los ropalóceros existen muchas especies y subespecies de área biogeográfica reducida, limitada a veces a un pico o macizo montañoso (como en el género *Apollo*) y estrechamente dependientes de una o pocas especies vegetales o de mutualismos más complejos que incluyen otras especies. La diversidad que ofrece el grupo es alta, y por eso, de las más amenazadas.

Plebejus argus

En el Parque Nacional de Doñana, mi equipo, en colaboración con el del Profesor Fernández Haeguer de la Universidad de Córdoba, ha estudiado una asociación de insectos clásica en la literatura ecológica: la de licénidos (lepidópteros) y hormigas del género *Lasius*. *Plebejus argus* (licénido) presenta en Doñana una población singular, aislada a la orilla del mar bajo un clima mediterráneo con un período estival duro, muy seco, estando las poblaciones más cercanas en áreas montañosas separadas por centenares de kilómetros. Las orugas de la pequeña mariposa consumen las hojas del jaguarzo, *Halimium halimifolium*, un matorral pirófito muy bien estudiado en el Parque (Díaz Barradas *et al.*, 1999). Las orugas pasan el día refugiadas en los hormigueros que *Lasius niger* excava al pie de los jaguarzos. Una feromona de la oruga confunde a las hormigas que, lejos de atacarla, le brindan protección. Anochecido, las orugas ascienden por la planta para consumir las hojas, donde las hormigas de nuevo las protegen. Las orugas reaccionan a los ataques de ichneumonidos u otros predadores evaginando unos órganos que transmiten una señal de alarma a las hormigas. Como recompensa ofrecen por pares de glándulas situadas a lo largo del cuerpo una secreción azucarada y rica en aminoácidos que las hormigas consumen ávidamente.

Antes de clarear descienden las orugas para refugiarse en el hormiguero, repitiendo la pauta cada noche hasta completar su crecimiento. En el hormiguero pupan y cuando la crisálida se abre, la mariposa es ayudada por las hormigas para salir. La nueva generación revolotea sobre plantas de jaguarzo grandes, donde se aparean. Las hembras fecundadas examinarán cuidadosamente las poblaciones de jaguarzo seleccionando la planta en cuya base harán la puesta sobre la hojarasca. Los huevos pasarán el otoño y el

invierno, sufriendo la predación de otras especies, el ataque de hongos y otros procesos desfavorables. Los supervivientes avivarán para recomenzar el ciclo en primavera (Rodríguez *et al.*, 1991).

Aunque se trata de una especie polífaga en Doñana selecciona sólo ejemplares grandes de jaguarzo. Aparentemente detectan la presencia de la hormiga *Lasius niger* que para construir sus hormigueros selecciona plantas grandes ubicadas en una situación favorable de humedad del suelo, muy arenoso (Jordano *et al.*, 1992). Son localizaciones donde la inundación es improbable y el movimiento de la arena superficial en un período de sequía, no es de esperar. La presencia de la hormiga es un buen predictor de la presencia de la mariposa (Gutiérrez *et al.*, 2005).

Lasius, *Plebejus*, *Halimium*, interactúan, intercambian información. Se encuentran jaguarzos sin los insectos. Pero no *Plebejus* sin *Halimium* y *Lasius*. El origen de la asociación es antiguo y lo comparten otras regiones biogeográficas, con especies de hormigas y licénidos, sobre diferentes plantas nutricias (Hölldobler y Wilson, 1990).

Cabe preguntarse si en Doñana el matorral de jaguarzo se beneficia de una asociación mutualista o se trata de un caso como el de *Salix* y *Euura*. La respuesta es afirmativa. Las orugas consumen las hojas del jaguarzo comenzando por las inferiores. En los primeros meses de primavera las hojas de invierno ocupan las posiciones inferiores y las hojas jóvenes aparecen progresivamente en los brotes terminales. Las hojas de invierno y de verano son dos poblaciones de comportamiento fisiológico diferenciado (Zunzunegui *et al.*, 2002, Ain-Lhout *et al.*, 2004). Las de invierno no soportan potenciales hídricos muy negativos y en situaciones de estrés hídrico entran en senescencia y caen. Bajo condiciones hídricas favorables continúan su actividad hasta el verano.

En los años lluviosos el consumo de hojas inferiores que hacen las orugas es pequeño en relación con el número de hojas de la planta en condiciones de crecimiento activo. En los años de escasez de agua, con poco desarrollo foliar de nuevas hojas, el consumo de hojas bajas pasa a ser cuantitativamente importante y afecta a las hojas de invierno, de peor regulación fisiológica. Podría decirse que las orugas actúan como un mecanismo defoliador antes que la planta aumente su estrés y se induzca la senescencia y caída de las hojas de invierno.

Para verificar esta hipótesis mutualista se ha examinado en condiciones naturales el potencial hídrico de poblaciones de ja-

guarzo sometidas a cargas crecientes de orugas en un ciclo húmedo y en otro seco, encontrando que las plantas más predadas mantenían potenciales hídricos menos negativos que las plantas poco predadas (Díaz Barradas *et al.*, en preparación).

El bucle mutualista de los insectos con la planta opera favorablemente en los años críticos, amortiguando los efectos de la sequía. Otras interacciones positivas se pueden conjeturar y servir de base a futuras investigaciones: *Plebejus argus* es una especie extraordinariamente abundante en el matorral de Doñana, suponiendo casi el 50% de los individuos de ropalóceros y su papel en la polinización del jaguarzo, sobre el que se concentra, puede ser significativo para la producción de semillas. *Lasius niger* excava sus galerías apoyándose en parte sobre la raíces de *Halimium halimifolium*. Es muy probable que el transporte de materia orgánica hacia el hormiguero y su posterior mineralización mejoren la disponibilidad de nutrimentos para la rizosfera de la planta en este suelo arenoso tan pobre en materia orgánica (1-2%) y de baja capacidad de cambio (Clemente Salas, 1998).

Las pequeñas maripositas azuladas dependen de su información... y de la información que otros organismos de la comunidad poseen y utilizan para crecer y reponer las hojas nutricias consumidas o ser atendidas por las hormigas durante la forzada inmovilidad de su crisálida. Y dependen de la presencia de mantos eólicos donde el jaguarzo encuentra su única área biogeográfica y de un clima mediterráneo que con pulsos de sequía/inundación, mantiene una comunidad abierta denominada Monte blanco, que puede reorganizarse en un entorno cercano siguiendo los cambios climáticos de matorral y la explotación de recursos de Doñana que desembocó en ese tipo de vegetación (Granados *et al.*, 1987). Sin esas fuentes informativas y estructurales, *Plebejus* desaparecería en una generación. Si no fuera por esa historia secular conocida, no hubiera logrado instalarse y constituir una importante población.

El elemento de diversidad que constituye la mariposa se apoya en otros (hormiga, jaguarzo), que se elevan a condición necesaria de su existencia en Doñana. Los datos disponibles sugieren que las otras especies muestreadas han establecido bucles positivos entre sí y con la mariposa, que no es neutral sino favorable al jaguarzo. Los circuitos mutualistas mantienen en los matorrales arenosos de Doñana una especie que, lejos de extinguirse, es la más abundante del Parque Nacional (Fernández Haeguer, 2004).

Los ejemplos de asociaciones entre insectos y plantas son abundantes por el elevado número de los primeros. Sin embargo la

asociación entre las plantas, sesiles y productivas y los animales, móviles, ha permitido en la evolución establecer una densa trama de bucles mutualistas más allá de los insectos. El papel de los vertebrados como dispersores de frutos y semillas ha sido destacado y pueden descubrirse las etapas de una larga coevolución (Herrera 1982, 1984).

Para terminar el apartado mencionaré una línea de investigación reciente en Ecología (2002), que se ha citado ya en el texto: la hibridación en hormigas, una interacción mutualista entre estirpes que producen híbridos de significado ecológico.

Hormigas híbridas

Con pocas excepciones, en los himenópteros, los machos son haplontes y las hembras, diplontes, producen sin fecundación huevos de machos y con fecundación huevos de hembras. En los himenópteros sociales (hormigas, y algunas avispas y abejas), se desarrollan castas, con una división de actividades en la colonia: obreras, hembras reproductoras y dispersadoras y machos reproductores. En este modelo general, el destino de los huevos diploides hacia obrera o hacia hembra reproductora viene generalmente controlado por agentes externos durante su desarrollo, como temperatura o alimentación y en algunos casos, concentración hormonal en el entorno. Las larvas bien provistas de recursos producen hembras fértiles; las otras presentan poco desarrollo de los ovarios, ausencia de alas, menor tamaño y funcionarán en la colonia como obreras estériles. Este modo se denomina determinación ambiental de la casta.

En su vuelo nupcial, las hembras fértiles que abandonan la colonia se aparean con machos de su especie, reiniciando el proceso en las colonias que funden o en la colonia a la que se agreguen. Si los machos coespecíficos escasean, pueden aparearse con los de otra especie cercana y, en ciertos casos, producir huevos híbridos viables que dan hembras híbridas estériles que se comportan como obreras y como hembras híbridas fértiles. Los machos sin embargo sólo serán de la progenie de la fundadora. La colonia surgida de un apareamiento interespecífico tendrá una hembra fértil con obreras híbridas estériles. Si el acoplamiento es múltiple, también con machos coespecíficos, aparecerán obreras y hembras fértiles del mismo gen tipo que la hembra fundadora.

En la naturaleza se han observado en América del Norte colonias híbridas de *Acanthomyops* (subgénero de *Lasius*) fundadas

por hembras de *A. latipes* fecundadas por machos de *A. claviger*, pero no colonias recíprocas. Tampoco se ha observado que las colonias híbridas se reproduzcan, poseyendo hembras fértiles. En este caso las colonias híbridas son una subpoblación de *A. latipes* que parasita esperma de los machos de *A. claviger* (Uhmphrey, 2006). Existen colonias de una y otra especie, colonias híbridas y colonias mixtas con *A. latipes*. Un fenómeno similar tiene lugar en Gran Bretaña entre las hembras de *Lasius alienus* y los machos de *L. niger* con producción de colonias híbridas. En hormigas de fuego (*Solenopsis*) se ha observado asimismo la presencia de colonias híbridas. Muchos pares de especies de hormigas han sido investigados y Seifert (1999, citado por Uhmphrey 2006, pág. 2149) concluye que 17 de las 164 especies investigadas en Europa Central, muestran evidencia de hibridación.

¿Qué ventajas ofrece la hibridación para estar presente en más del 10% de las especies? Se han propuesto modelos sugiriendo que las situaciones marginales de mala calidad del hábitat, de perturbaciones reiteradas o de cambio climático favorecen las opciones de las colonias híbridas y alivian la presión de competencia debida a las especies parentales. Si el híbrido presenta caracteres propios diferenciales en vigor o comportamiento, mejoraría la eficiencia de sus colonias y podría llegar a competir con éxito sobre las colonias parentales. De hecho puede tener lugar un aislamiento suficiente para favorecer la persistencia de colonias híbridas.

Cahan *et al.* (2006) han estudiado un caso de esta naturaleza en *Pogomyrmex* en Arizona donde *P. rugosus* y *P. barbatus* coexisten. Se han documentado colonias híbridas de morfología *P. rugosus* (líneas H1 y H2) y de morfología *P. barbatus* (líneas J1 y J2). Las líneas H1, H2 y J1 son de origen híbrido antiguo; J2 no se conoce con precisión. En *P. rugosus* la regulación de castas es de tipo ambiental. Por el contrario en las líneas es de tipo genético: para producir obreras, las reinas de una línea deben aparearse con machos de la otra línea. En el nido las obreras no se reproducen y atienden larvas intra-línea para producir hembras fértiles y machos haploides, manteniéndose una casta híbrida (obrero) y líneas puras reproductivas. En el mismo nido coexisten por tanto las líneas J1 y J2 que se reproducen separadamente para dar individuos reproductores y se hibridan (con otra colonia) para producir las obreras. Otro tanto sucede con las líneas H1 y H2; el sistema puede persistir si conserva sus dos líneas independientes.

Cahan *et al.* (2006) observan que no existe flujo medible de genes desde las poblaciones de parentales de *P. rugosus* a las po-

blaciones híbridas con líneas H1 o H2, lo que evidencia un aislamiento genético. En el territorio, el cambio de unas a otras es abrupto, sugiriendo el desarrollo de mecanismos alopátricos con el parental y simpátricos entre las colonias H1 y H2 donde las obreras son consistentemente híbridos H1/H2.

Aisladas genéticamente, segregadas espacialmente, las colonias H1/H2 y J1/J2 son entidades biológicas autónomas ecológica y evolutivamente. Merecerían ser identificadas como especies. ¿Especies dobles? ¿Especies entrelazadas? Son elementos propios de la diversidad planetaria y un elegante ejemplo de un modo inusual de mutualismo, donde queda patente cómo unos organismos, para persistir, necesitan compartir su información (en este caso a nivel genético) con otros.

La información compartida es el mecanismo fundamental del sostenimiento de la Vida en la Biosfera, la raíz de su diversidad.

La Biodiversidad planetaria

Barnes, al frente de un equipo de taxónomos (Barnes, 1998) ha revisado el conjunto de formas vivas aceptando la existencia de 89 phyla. Se reparten en 14 phyla de bacterias, 32 de protistas, 3 de hongos, 2 de plantas y 38 de animales. Las aproximadamente 1.800.000 especies descritas se concentran sobre algunos phyla que dominan la Biosfera en tamaño, biomasa o individuos. Algunos phyla están apenas representados como *Chlorarachnida* (amibas verdes) con sendas especies de los géneros *Chlorarachium* y *Cryptochlora*.

El número de especies del planeta es desconocido y desde el punto de vista científico lo será por mucho tiempo. La comunidad científica carece de la masa crítica de taxónomos para explorar el Planeta a un ritmo que permita acercarse a un nivel de precisión aceptable: el 0,9 o al menos 0,8 de su riqueza específica, en un plazo de diez o quince años. No será así. La tasa de descripción de especies nuevas sigue dominada por artrópodos y algas y no ha variado mucho en los últimos diez o quince años. Se sitúa en unas 13.000 anuales, algo más de 1.000 mensuales, o 35 al día... de mantenerse el ritmo actual de exploración, ni a finales del siglo XXI se conocerá la biodiversidad planetaria.

Esta situación desfavorable es heterogénea. En primer lugar las estimas de biodiversidad gravitan sobre las especies linneanas, de

base morfológica, a las que corresponde la cifra indicada de 1,8 M. El número de especies moleculares de eucariotas, y las de procariontas, no es abordable, ni estimable en nuestro estado de conocimiento. Las razas y cultivares agrícolas, los de ganados, y los microorganismos de las fermentaciones industriales (vinos, cervezas y bebidas alcohólicas, lácteos, zumos, embutidos, medicamentos, depuración de aguas y otras), forman un capítulo de la diversidad biológica sobre el que se carece de estimas. Sólo puede hablarse de indicios, ofrecidos por los ejemplos conocidos en cultivos y ganados, para sugerir que su número debe ser del mismo orden de magnitud que las especies silvestres conocidas: 10^6 .

El mapa del conocimiento de la Biosfera posee territorios bien explorados en los medios accesibles y en los grupos biológicos con organismos grandes, conocidos de antiguo y poco numerosos en especies y situados cerca de los laboratorios que estudian la biodiversidad (Levin *et al.*, 2001). Las colecciones de referencia de ejemplares conservados, pieles, esqueletos, muestras, los zoológicos, herbarios, colecciones de germoplasma, jardines botánicos, ofrecen una infraestructura sólida y tales grupos se llevan estudiando cerca de tres siglos. Los vertebrados (52.000 especies, un 49% peces), son el mejor ejemplo; apenas se describen especies nuevas de aves o de mamíferos y un número corto de reptiles. Las novedades son más numerosas en los anfibios y peces de medios tropicales donde son abundantes y sus hábitats están mal estudiados.

Las plantas vasculares (270.000 especies) están razonablemente conocidas en latitudes medias y climas templados, procediendo las novedades de los climas tropicales y de áreas poco herborizadas. En vertebrados y plantas vasculares se puede conjeturar un nivel de conocimiento cercano al 0,9 de las especies linneanas si bien el número de criptoformas morfológicas, detectables a nivel molecular, podría exceder al de especies linneanas.

Alejándose de estos grupos privilegiados por los taxónomos, el nivel de conocimiento desciende: menos especialistas, falta de colecciones de referencia, pocas claves, inexistencia de revisiones regionales... Musgos y hepáticas, hongos, comparten este perfil de dificultades a su conocimiento. Los hongos descritos se estiman en unos 75.000. Las algas, sin incluir las verdeazuladas o Cianobacterias, que propiamente son bacterias, suponen unas 40.000 especies.

Los Protozoos tienen muchas especies descritas varias veces debido a la heterogeneidad de medios donde se presentan: acuáticos continentales y oceánicos, libres, de sedimentos, parásitos y simbioses. Por otra parte, sólo es conocida una fracción de su

representación planetaria. Finlay y Esteban (2001) estiman las especies conocidas en unas 12.000 (morfoespecies) repartidas en 6.570 ameboideos, 2.260 flagelados y 3.060 ciliados. Citan otras estimas algo superiores (Corliss, 1999, 19.000 especies). Destacan que las especies morfológicas encubren otros niveles (*layers*) de heterogeneidad genética o funcional que multiplicarían la estima de biodiversidad mencionada.

Cuando se trata de Procariotas, el número conocido de especies es muy bajo, unas 4.900. Se trata de las Cianobacterias, de otros grupos de bacterias y de otros microorganismos y de formas biológicas muy simplificadas, como virus. En ellas el significado morfológico pierde entidad frente a la caracterización molecular y carece de sentido hablar de especies morfológicas y los linajes evolutivos son escasamente conocidos. La exploración es lenta porque la aplicación de técnicas genéticas está limitada por la posibilidad de conseguir cultivos axénicos.

El número de células procariotas en la biosfera se ha estimado en 4-6 10^{30} (Whitman *et al.*, 1998) con una biomasa que debe ser equivalente al resto de formas vivas, eucariotas. Este mundo microbiano de formidables dimensiones ocupa en un 90% los suelos, y también los sustratos minerales superficiales y las masas oceánicas (aunque su densidad sea baja en este medio).

Las comunidades de medios acuáticos poseen biomasa semejantes en cada clase (logarítmica) de tamaño, lo que implica que el número de organismos en cada una es inversamente proporcional a su tamaño. En una masa de agua continental, una gota (10^{-1} ml), típicamente puede contener unas 10^5 bacterias y 10^2 protozoos flagelados. En los medios terrestres la relación entre tamaño y densidad es log-log y la pendiente de la regresión log densidad por m^2 sobre log masa en μg , es aproximadamente 1 sobre un rango de unos 20 órdenes de magnitud. Esta relación corresponde a unas densidades de $10^{-5} m^{-2}$ para mamíferos medianos (1/10 ha) y de unos $10^5 m^{-2}$ para protozoos (1/10 mm^2) (Finlay y Esteban, 2001). Hay una relación bien establecida entre densidad y tamaño de los organismos en un territorio, escaseando los de mayor talla. La correlación negativa entre la masa del individuo y la densidad de su población en un territorio se mantiene para el conjunto de animales y para los principales grupos de organización por separado, con pendientes mayores para los niveles tróficos superiores y para los grupos terrestres frente a los acuáticos (Peters, 1983).

La biomasa vegetal suele situarse uno o dos órdenes de magnitud por encima de la animal en ecosistemas terrestres: las densida-

des de la vegetación terrestre encajan en el rango de densidades descrito, con valores de 100 a 1.000 árboles por hectárea para bosques, 10^{-2} a 10^{-1} m⁻², 10.000 pies de matorral por hectárea en matorral, y 10^0 m⁻² y 1M de pies de herbáceas por hectárea (10^2 m⁻²) en pastizales, aunque pueden encontrarse valores dos órdenes de magnitud más elevados, hasta 10^4 m⁻² pies (Alves Palmeiro, 1998).

Estas diversidades ecológicas de la comunidad activa, ¿cómo se comparan con las biodiversidades pasivas de los repositorios de semillas, quistes y epífitos? El aporte al banco de semillas del suelo es pequeño en árboles o matorrales, comparado con los vegetales herbáceos.

Los organismos pequeños son más abundantes: los muy pequeños, abundantísimos. Los invisiblemente pequeños, son abrumadoramente numerosos, pero ocultos a nuestros sentidos forman la materia oscura de la biodiversidad, apenas explorada.

Las diversidades de procariotas no son equiparables a las calculadas sobre eucariotas, ni los números de unas y otras especies descritas admiten comparación: los procariotas se sitúan en el 0,3 al 0,4% de la biodiversidad descrita. Se ha utilizado como indicador el RNAr 16S para explorar los medios naturales. El muestreo en los suelos arroja valores de 1.000 genomas distintos de procariotas por muestra de 30-100 ml (Torvisk *et al.*, 2002). El análisis genético descubre un nivel de enorme diversidad en procariotas, muy superior al de eucariotas.

El pobre conocimiento microbiológico de la Biosfera se debe a que la investigación ha estado dominada por objetivos sanitarios y quedan sin explorar muchos medios. El nanoplancton oceánico, tan poco conocido, emerge en los últimos años como un gran subsistema que condiciona el ciclo de los nutrientes y la producción de los océanos. El bucle bacteriano (*microbial loop*) juega un papel clave en la producción en comunidades acuáticas.

Los *Archaea*, el gran grupo de microorganismos primitivos, ha sido marginal en la Microbiología hasta que se han comenzado a explorar medios ecológicos singulares, extremos, donde los organismos extremófilos se habían refugiado: fuentes termales, aguas muy mineralizadas, medios endolíticos, han ofrecido una nómina creciente de microorganismos que parecen corresponder a los albores de la organización biológica.

Retomando una observación sobre la diversidad biológica surgida en torno a los tapetes microbianos, se abre paso la idea de que

numerosos artrópodos poseen en el digestivo poblaciones específicas de microorganismos simbiotes. En los vertebrados, en particular los herbívoros, las poblaciones de microorganismos están asociadas al proceso de digestión y son transmitidas por la madre al recién nacido. Se trata de un universo apenas atisbado que podría formularse como la biodiversidad de procariotas simbiotes de eucariotas. Siendo tan diferente la definición de especies en unos y otros, no es posible hacer comparaciones de base morfológica como las que ahora disponemos. Considerando descripciones genéticas moleculares, puede imaginarse un reconocimiento molecular de estirpes microbianas de un orden de magnitud igual o cercano al de especies eucariotas. De ser cierta la hipótesis, y aceptando que existen unas 10^6 especies animales conocidas (y 10^7 estimadas), podrían estar acompañadas de un número de formas distintas de procariotas de 10^5 - 10^6 . Un reparto de las diversidades planetarias a mitades entre unas y otras formas vivas, semejante al de sus biomásas.

Una evidencia que apoya esta hipótesis es que protistas y microorganismos en general presentan distribuciones ubicuistas y también confinadas. El carácter ubicuista es compatible con la explotación de un medio, existente en vastas áreas planetarias aunque sea especializado y de baja densidad, como los medios acuáticos salinos continentales, o las fuentes termales. Los intensos mecanismos de dispersión permiten el intercambio genético entre poblaciones y limitan la deriva local y la especiación. El resultado es una baja diversidad taxonómica de protistas aunque las especies conocidas engloben diferencias genéticas y fisiológicas.

Analizando las relaciones entre tamaño del organismo y modo de distribución planetario, se observa (Finlay y Esteban, 2001) que en cada grupo, al excederse un tamaño crítico, la distribución ubicuista deja paso a la confinada. El acoplamiento a la difusión global, dependiente de la dinámica atmosférica, deja paso a otros patrones de dispersión de ámbito local o a mecanismos confinantes. Al parecer, la evolución ha seguido ambas orientaciones, con protistas de gran talla que acceden a la distribución confinada y eucariotas de grupos con tamaño grande que han simplificado una fase dispersiva para hacerla muy pequeña y liviana (como las esporas o el polen) y acceder a mecanismos de dispersión no confinada. La biodiversidad estaría necesariamente asociada a grupos de mayor talla y distribución confinada.

Las distribuciones confinadas fácilmente conducen a la especiación. Si el confinamiento sigue la especiación de otros grupos de la

Biosfera, podría multiplicarse el efecto. Si los microorganismos simbioses o comensales de una especie de artrópodos se dispersan en episodios de contacto entre individuos de la especie, o durante la puesta, el confinamiento podría aislar al microorganismo de otros ambientes o poblaciones. Si el artrópodo portador se diversifica en nuevas líneas independientes, el proceso se podría multiplicar en sus microorganismos. Y el argumento sería extrapolable, al menos, a los metazoos (Hawthorne y Vila, 2001).

Considerados como medio de procariotas, los eucariotas al diversificarse han desarrollado orgánulos, órganos, sistemas, dotándolos de regulación y ofreciendo nuevos medios especializados para los procariotas que los explotan. El digestivo de los herbívoros puede ser muy grande (jirafa, 70 m de longitud; hipopótamo, 50 m; rinoceronte blanco, 17 m). A plazo largo el proceso ha conducido a un gran número de formas microscópicas acopladas a la superficie o al medio interno de las formas de tamaño mayor.

En un apartado anterior se mencionaba la asociación entre pulgones y endosimbioses del género *Buchnera* que se comportan como estirpes de microorganismos confinadas en otros específicamente: una estirpe en una especie de pulgón. Posiblemente el caso sea general y evidencia una elevada diversidad microbiana confinada. Los medios confinados, como los tubos digestivos de metazoos, han ofrecido a la evolución condiciones apropiadas para la especialización de líneas evolutivas de eucariotas comensales y parásitos y probablemente, numerosos procariotas.

Esta hipótesis será resuelta por la investigación futura dando a conocer las dimensiones de esta diversidad microbiana, ahora casi ausente de nuestras cuentas de la Vida. Sabremos entonces si se ajusta al modelo ubicuista o confinado, si las compartimos la mayoría de los metazoos o si los procariotas no nos han seguido en el camino evolutivo.

Los phyla evolutivos han conocido en la historia geológica períodos de auge seguidos de extinción, sustituyéndose en el dominio de océanos y continentes. Hasta la actualidad han llegado representantes de casi todos los grupos animales documentados por la Paleontología, ofreciendo ventanas para atisbar la vida y los ecosistemas de biosferas pasadas. La reconstrucción de los paisajes mesozoicos dominados por dinosaurios, ha sido un tema favorito en la literatura y el cine. Otras imágenes evocadoras de las biosferas extinguidas serían los bosques carboníferos con artrópodos de enorme tamaño y sus aguas con peces acorazados o los océanos mesozoicos, con ammonites pelágicos.

Comparando océanos y continentes, los primeros poseen 32 de los 35 phyla animales conocidos²² y en exclusiva, aproximadamente la mitad. En especies la proporción se invierte, poseyendo los continentes el 80% de las conocidas, aunque esta diferencia refleja en parte, el menor conocimiento del océano. Cerca de la mitad de las especies de peces completan su ciclo en las aguas continentales que son, en vertebrados, mucho más diversas que las oceánicas por unidad de volumen o de superficie. La vida oceánica florece en el litoral y sobre la plataforma continental y está enrarecida en el resto. Los fondos oceánicos recuperan diversidad bajo mares productivos y sobre las dorsales mediooceánicas activas, donde el flujo térmico mantiene vents de aguas mineralizadas que permiten mantener la producción primaria mediante microorganismos quimiosintéticos.

Entre los invertebrados actuales hay grandes contrastes en la biodiversidad de sus grupos. Los Braquiópodos, recubiertos por dos piezas a modo de valvas, presentan una mínima fauna residual de lo que ha sido un gran grupo biológico con miles de especies. Los Moluscos, por el contrario, ofrecen una importante diversificación actual en medios oceánicos y continentales, terrestres y acuáticos, con unas 70.000 especies vivientes. Analizando en detalle, algunas líneas de moluscos (Poliplacóforos, Escafópodos), son residuales y con escasos representantes. A los Cefalópodos tetrabranquios pertenecieron los ammonites, muy numerosos desde el Paleozoico, de los que ha sobrevivido un solitario representante: el *Nautilus pompilius*. Bivalvos y Gasterópodos dominan las especies actuales, escaseando los primeros en aguas continentales. Los segundos han conquistado, gracias a los pulmonados, los medios terrestres.

Los gusanos son muy abundantes, aunque poco perceptibles, con muchas especies subterráneas o acuáticas: los Platelmintos, gusanos planos, suman 12.000 especies. De Nemátodos se conocen unas 12.000, aunque su número debe ser muy superior. Los Anélidos, gusanos segmentados, suponen unas 12.000 especies. Celentéreos (corales, medusas, actinias), conservan 9.000 especies. Los Cnidarios y Ctenóforos unas 9.000. Los Equinodermos (erizos, estrellas y cohombres de mar), con unas 6.100, y los Poríferos (esponjas), con unas 5.000 especies, son otros tantos grupos regresivos que han perdido su pasada importancia en los medios marinos. Otros grupos animales minoritarios suman aproximadamente 9.000 especies más.

²² El número de phyla depende de las fuentes consultadas. Barnes, 1998, lista 39 phyla animales, cifra que se ha usado en otro apartado.

CUADRO 2

Diversidades, como número de especies,
de los principales grupos biológicos

<i>Grupo</i>	<i>Número de especies descritas</i>	<i>Carácter del grupo</i>
Vertebrados	54.000	Expansión
Insectos	800.000	Expansión
Arácnidos	75.000	Expansión
Quelicerados (otros)	50.000	Regresión
Crustáceos	52.000	Expansión
Moluscos	70.000	Expansión
Anélidos	12.000	Regresión?
Nemátodos	12.000	Expansión
Platelmintos	12.000	Regresión?
Braquiópodos	12	Regresión
Cnidarios y Ctenóforos	9.000	Regresión
Equinodermos	6100	Regresión
Celentéreos	9.000	Regresión
Poríferos	5.000	Regresión
Protozoos	12.000	¿?
Hongos	75.000	Expansión
Algas	40.000	¿?
Plantas vasculares	280.000	Expansión

En el Cuadro 2 se resumen las especies de los principales grupos. Destacan sobremanera los artrópodos y en ellos los insectos: su peso en la diversidad planetaria es tal que suman tantas especies como el resto de los grupos juntos. En la Biosfera podría decirse que el organismo más común, en un medio oceánico o continental, es una bacteria. Y que la biodiversidad está dominada por especies con exosqueleto quitinoso y patas articuladas: los artrópodos, que suman cerca de 1,2 M especies. Un 70%, al menos, son insectos.

Entre los Artrópodos los Quelicerados presentan unas 50.000 especies sin sumar los Arácnidos de los que se conocen unas 75.000 especies.

El número de los Crustáceos se han estimado diversamente. Martin y Davis (2004) proponen 52.000 especies vivientes repartidas en 42 órdenes y 849 familias. Mencionan otras estimas superiores, que sólo para una parte de los crustáceos (Peracáridos), elevarían la cifra a 54.000. El número de formas actuales, siendo muy grande (el cuarto grupo animal más diverso), ha tenido a lo largo de la evolución una rica representación. Se conocen fósiles

desde las faunas precámbricas, persistiendo algunos representantes de grupos primitivos como los Branquiópodos, al que pertenece nuestro *Triops cancriformis*, una especie de gran tamaño (5-7 cm) de aguas continentales. El largo proceso evolutivo ha jugado con los órganos, su número y proporciones, generando el grupo de mayor diversidad morfológica de la Biosfera. Al profano le cuesta mucho trabajo reconocer además de los pares de apéndices articulados, patrones comunes entre representantes de los órdenes de crustáceos. Predominan en el grupo las formas pequeñas, frecuentemente microscópicas, como las del plancton. No obstante entre los decápodos (cangrejos) existen especies de sorprendente tamaño que no se alcanzan en los restantes artrópodos: casi 4 m entre la extremidad de sus patas en *Macrocheira kaempferi*; 46 cm de diámetro de caparazón en *Pseudocarcinus gigas*, cuyos machos poseen una pinza derecha de longitud similar al caparazón (Martin y Davis, 2004).

La diversidad de tamaños entre los organismos eucariotas obedece a modelos de organización y ciclo de vida. Los mamíferos, por ejemplo, muchos insectos, las plantas anuales, poseen mecanismos de envejecimiento, degeneración o muerte. No crecerán mucho en su intervalo de vida aunque las condiciones sean favorables. En otros grupos como moluscos, reptiles y peces, pueden darse individuos longevos y muy grandes si las condiciones les han sido favorables durante años, siglos... o miles de años en el caso de los mayores árboles (secoya, alerce). Estos viejos representantes morirán por accidente... o por las intervenciones humanas.

El famoso bristlecone pine WPN-114 (*Pinus aristata*) del Parque Nacional del Pico Wheeler de Nevada estimado en 4.767 años de antigüedad... apenas sobrevivió la llegada del siglo XXI. En las poblaciones de bristlecone pines (*Pinus longaeva*, *P. aristata*), con frecuencia se encuentran ejemplares de 1.000 años o más en localizaciones expuestas o sobre dolomitas. Los árboles más largos, medidos con precisión, que han excedido 100 m de longitud, han sido secoyas (*Sequoiadendron giganteum*), abeto Douglas (*Pseudotsuga taxifolia*) y eucalipto (*Eucalyptus regnans*) y sus estimas de edad son milenarias. El kelp (*Macrocystis pyrifera*), alga laminaral de la costa de California, supera los 100 m de longitud, con una duración de vida de pocos años.

Los animales mayores son mucho más cortos y menos pesados que los grandes árboles. Entre la fauna marina es raro encontrar organismos de longitudes superiores a 30 m. Alcanzan estas dimensiones un mamífero, el rorcual azul (*Balaenoptera musculus*), un

elasmobranquio, el tiburón ballena (*Rhynchodon typus*) y la medusa *Cyanea arcaica*: los tentáculos de un ejemplar alcanzaban 40 m. Entre los organismos fósiles, los reptiles terrestres *Diplodocus* y *Brachiosaurus* se acercaron a los 30 m de longitud.

En los insectos, la mayor especie conocida es la libélula fósil *Meganeura monyi* que alcanzaba unos 70 cm de envergadura alar. Entre las especie vivientes, los insectos de mayor longitud son el fásmido *Palophusa titan* de Australia y el longicornio *Batocera wallacei* de Nueva Guinea, que superan los 25 cm.

Comparados con los Crustáceos, predominantemente acuáticos, los Insectos son en su mayoría terrestres. Morfológicamente están muy poco diversificados, siendo fácilmente reconocibles por su patrón repetido de tres segmentos y tres pares de patas. Sin embargo su diversificación ha resultado abrumadora con un número de 800.000 especies descritas siendo, con diferencia, el grupo dominante de la biodiversidad. El acceso de los artrópodos al oxígeno atmosférico, mediante tráqueas, permite a los músculos desarrollar potencias elevadas que acopladas a un esqueleto liviano les han otorgado capacidad de caminar con soltura, correr y excepcionalmente saltar, a sus formas terrestres (quelicerados, insectos). El insecto de mayor aceleración en el salto es el escarabajo *Althous haemorhoidalis* que alcanza 400 g. La pulga, *Pulex irritans*, con un salto impulsado por sus patas, alcanza unos 200 g. La tensión de oxígeno atmosférico limita el tamaño de los artrópodos terrestres. Las formas gigantes carboníferas correspondieron a un máximo de oxígeno en la atmósfera.

La adquisición de alas por los insectos los ha dotado de una capacidad de dispersión activa inédita en los artrópodos, escapando al confinamiento del hábitat como los macroinvertebrados de larvas acuáticas con imagos voladores. Explotan recursos distantes o discontinuos, como las especies necrófagas o alcanzan el éxito reproductivo localizando las hembras a grandes distancias, como en los lepidópteros heteróceros.

El vuelo, el desplazamiento por el medio aéreo, supera el confinamiento del hábitat, permite acceder al recurso fragmentado, ofrece el establecimiento de interfases con organismos lejanos y evita riesgos locales. Con el vuelo dirigido, permite afinar las relaciones mutuales hacia organismos escasos y recursos puntuales. Para la especie humana que se desplaza caminando, el vuelo ha sido una sugerencia continua de poder y libertad, de creación e iniciativa.

La mariposa *Danae plexipus*, danaido, realiza un extraordinario ciclo migratorio de tres años de duración a lo largo del continente norteamericano desde los bosques de México a los pastizales de especies perennes de Canadá. Este y otros danaidos, son capaces de atravesar el océano cruzando el Atlántico hasta las Islas Británicas o Canarias y el Pacífico hasta Filipinas. Algunos esfíngidos llegan desde el Magreb a Gran Bretaña. Las plagas de langostas, acrídidos con fases migratorias masivas, se extienden desde el Sahel y alcanzan el Magreb, Canarias y pueden llegar sus enjambres a la Península Ibérica, como sucedió en el invierno 2004-05. El régimen de vientos juega un papel destacado en el desplazamiento de ortópteros y lepidópteros migradores. En otros casos, como el de los áfidos, el poco peso compensa la debilidad de los órganos de vuelo y pueden ser transportados a centenares de kilómetros, alcanzando las Islas Británicas desde el centro de Europa. Los vientos arrastran también insectos sin alas de tamaño pequeño y otros artrópodos, como los ácaros, a grandes distancias o considerables altitudes.

Los insectos, en asociación mutualista con las plantas vasculares y con muchos animales (vertebrados, invertebrados, incluidos otros artrópodos), se han diversificado ocupando la mayor parte de los medios continentales, acuáticos y terrestres aéreos y edáficos, bajo climas que al menos posean una estación templada o una fase húmeda. El número de ejemplares puede ser abrumador, lo que hace su biomasa importante y su papel ecológico, intenso.

Se ha estimado que las hormigas, unas 9.500 especies (Hölldobler y Wilson, 1984), poseen una biomasa del mismo orden de magnitud que la humana, $330 \cdot 10^6$ t aunque su número, 10^{15} , es seis órdenes de magnitud mayor. En el bosque tropical de Brasil la biomasa (en materia seca), de hormigas es unas cuatro veces superior a la de vertebrados (Gleich *et al.*, 2000).

La diversificación, la existencia de fases morfológicas muy distintas (como larva/imago), dificulta la investigación de los insectos y la gran mayoría de sus especies permanecen inéditas. Como evidencia del incompleto conocimiento del grupo en 2002, se ha publicado un nuevo Orden de Insectos: *Mantophasmatodea*, con dos especies de apreciable tamaño *Mantophasma subsolana* y *M. zephira* (Klass *et al.*, 2002). En los estudios sobre áreas poco conocidas es frecuente que en un solo trabajo se describan decenas de especies nuevas.

Permítanme recordar aquí una conocida anécdota sobre el predominio de los insectos en el planeta. En una cena oficial situaron

en asientos contiguos al Arzobispo de Canterbury y al Profesor Haldane²³, reconocido evolucionista. Para iniciar la conversación preguntó el Arzobispo:

—*What do your studies tell you, professor, about the nature of the Creator?*

Haldane, agnóstico militante, replicó:

—*He must have an immoderate fondness for beetles.*

Número de especies

El gran ecólogo Robert M. May discutía las relaciones entre diversidad y tamaño del organismo en un artículo que tituló: *¿Cuántas especies hay en la Tierra?* (May, 1998). Casi veinte años más tarde se ha documentado en la mayor parte de los grupos, que las especies de gran tamaño son menos diversas que las pequeñas, pero la cuestión permanece lejos de resolverse. Las estimas del número de especies desconocidas en la Biosfera se han basado en la tasa de especies nuevas descritas en cada grupo, en los medios investigados y las áreas geográficas exploradas. El *Global Diversity Assessment* (Heywood y Watson, 1995) estimaba un número plausible de especies biológicas de 13,6 millones, lo que situaría el nivel de nuestro conocimiento de la biodiversidad en torno al 0,15. Con esta cifra tan modesta de especies descritas, las estimas no pasan de conjeturas; las conservadoras reducen la biodiversidad planetaria a unos 7 millones y las estimas altas la elevan a 15 ó 20 millones.

Otras estimas extrapolan la biodiversidad mucho más lejos. Store (1988) encontró en un bosque tropical de Borneo 2.800 especies de artrópodos en diez árboles pertenecientes a cinco especies. Terry L. Erwin y sus alumnos en la Reserva de Tambopata de bosque tropical en Panamá fumigaron un pie del árbol tropical *Luehea seemannii*, recogiendo todos los insectos que cayeron de la copa. De Coleópteros hay descritas unas 300.000 especies; en el

²³ J. B. S. Haldane (1892-1964) genético, bioquímico, cofundador de la genética de poblaciones. Recogió sus importantes aportaciones numéricas al evolucionismo en *The causes of evolution* (1932). Haldane ha discutido agudamente el tamaño animal en relación con sus implicaciones para el modo de vida y la presencia de ciertos órganos. La anécdota se ha mencionado hacia 1951, pero probablemente es falsa y dramatiza un párrafo aparecido en uno de sus escritos polémicos.

árbol identificaron 9.000 ejemplares pertenecientes a 1.200 especies de las que 162 eran desconocidas. Es decir, el 13,5% de los coleópteros recolectados en un árbol de una sola vez, eran nuevos para la Ciencia. E. O. Wilson examinó las hormigas, que pertenecían a 43 especies de 26 géneros. Con varios pasos, Erwin (Erwin, 1982, 1988) estimó que el número de especies de escarabajos por hectárea en el bosque estudiado era de 18.000. Con sucesivos pasos estimó que el número de especies de la Biosfera podía elevarse a 100 M. Adis (Adis, 1990) discute las estimas de Erwin y la posibilidad de que las especies de artrópodos (insectos en su mayoría) se sitúen en torno a los 30 millones: Rosenzweig (1995) considera la estima de especies de artrópodos de Erwin claramente conservadora. Barnes, que ha explorado todos los grupos biológicos, afirma: *We firmly believe that 30-50 million species of organisms (are) still alive on this planet* (Barnes, 1998, prefacio ix).

El método de Erwin no es riguroso pero el ejemplo manifiesta lo fragmentario del conocimiento de nuestro legado evolutivo que alcanza, al menos, 3,8 Gaños. Bull y Stach (2004) discuten el número y conjeturan que debe situarse en torno a 10^7 especies. Lo más interesante de su discusión es que no encuentran argumentos ecológicos o evolutivos suficientes para rechazar otras estimas, como de 10^6 o de 10^9 especies en la Biosfera.

El número de razas de ganados y de cultivares, la diversidad agrícola, ganadera y selvícola, se debe añadir a las estirpes existentes en las colecciones científicas de los laboratorios: cobaya, rata, ratón común, *Arabidopsis thaliana*, *Phycomices blakesleeanus*, *Drosophila melanogaster*, *Escherichia coli*, *Sacharomices cerevisiae* y tantas otras especies han sido moldeadas por los científicos creando miles de líneas que han enriquecido la diversidad inicial de sus poblaciones silvestres. La biomasa de ganados supone aproximadamente el 15,5% de la biomasa animal ($0,4 \cdot 10^6$ t frente a $2,3 \cdot 10^6$ t). Los bóvidos, antes abundantes en forma silvestre, ahora son domésticos en su 99,9% (Gleich *et al.*, 2001).

Conviviendo con la población humana en el medio urbano, hay un gran número de animales domésticos, una biodiversidad prisionera. El *Worlds Conservation Monitoring Center* de Cambridge (GB) estimaba en 1996 su número en Europa (Occidental, entonces), en 102 M peces, 35 M aves, 47 M gatos, 41 M perros domésticos y 36 M de otros animales. 261 millones de prisioneros domésticos, algo menos de uno por europeo. El número de plantas en las viviendas es mucho más elevado que el de animales. Si se tienen en cuenta los 1.800 zoológicos, habría que añadir otras 20.000 espe-

cies de vertebrados en poblaciones confinadas y en ellas 30 especies ya extinguidas en la Naturaleza. En los Jardines Botánicos se conservan unas 80.000 especies vegetales a las que habría que añadir las colecciones de germoplasma y las colecciones de cultivares. Biodiversidad silvestre no domesticada sino aculturada, integrada en los asentamientos humanos.

Desde el punto de vista ecológico el número de especies planetarias es poco significativo. Evidencia la tendencia a la diversificación hecha posible por la complementariedad de funciones entre ellas y las condiciones de aislamiento biogeográfico. El cómputo planetario de especies es una abstracción enciclopedista ya que no se encuentran en interacción mutua, sino confinadas en sus comunidades.

Para la Ecología la cuestión fundamental es la organización funcional de la comunidad biológica y el papel jugado allí por la diversidad. No su curiosa presencia, sino su activo papel regulador, sus interacciones como agente mutualista, contexto en el que se ha presentado la diversidad biológica en este Discurso.

Si las especies conocidas entraran en interacción mutua, su número sería muy pequeño en cualquier tipo de ecosistema. La supervivencia de números tan altos se debe a la fragmentación de medios de la Biosfera, a que las especies están confinadas a ciertos territorios de los que son propias o endémicas. Algunas tendrían éxito fuera del área biogeográfica y cuando se ponen en contacto con nuevas áreas las colonizan, comportándose como invasoras. La mayor parte tiene pocas posibilidades de sobrevivir fuera de su comunidad y ecosistema donde la sostiene la trama de relaciones regulada. Los ejemplos de *Euura lasiolepis* y *Plebejus argus* son expresivos de esta situación de confinamiento y dependencia de otras especies.

La evolución produce constantemente nuevas líneas y la actividad ecológica elimina alguna de las poblaciones emergentes y muchas de las supervivientes de cada ecosistema en cada ciclo. Las poblaciones perdidas se rehacen con individuos que llegan desde otras poblaciones, hasta que la extinción es regional, continental y finalmente, global. La Vida recombina sus elementos recreando continuamente las diversidades de cada espacio de la Biosfera mediante evolución, extinción, intercambio y colonización. A lo largo de la historia geológica, las especies han cambiado de naturaleza, de comunidad, de área geográfica y de coordenadas en el Planeta.

Se conocen algunos centros privilegiados (unos 25, de superficie desigual), donde el número de especies es excepcionalmente elevado. Se denominan centros de megadiversidad (Cuadro 3). Nuestra península se sitúa en la Cuenca mediterránea, que es uno de ellos (Gaston, 1992, 2000).

CUADRO 3

Lista de Centros de megadiversidad biológica

-
1. Andes tropicales especialmente Costa Rica
 2. Cuenca Mediterránea destacando Grecia, Turquía y los Montes Zagros, el Líbano y Siria hasta Israel
 3. Madagascar
 4. Bosques tropicales de Suramérica, Los Tepuyes y Canaima de Venezuela; Centroamérica
 5. Caribe, Florida, islas
 6. Birmania
 7. Mata atlántica amazónica
 8. El Chaco
 9. Patagonia
 10. Filipinas
 11. Región de El Cabo
 12. Himalaya oriental, Bután y áreas limítrofes de China, NE de India
 13. Islas de Sonda
 14. Sabana y Cerrados de Brasil
 15. Sudoeste de Australia
 16. Polinesia y Micronesia
 17. Nueva Caledonia
 18. Daría, Chocó y Ecuador Occidental
 19. Sri Lanka y Ghats occidental
 20. California y Baja California, Sierra Madre de México
 21. Karroo
 22. Nueva Zelanda
 23. Chile Central
 24. Golfo de Guinea
 25. Islas de la línea de Wallace en el Sudeste Asiático
-

La superficie de excepcional diversidad es pequeña. Sumando los 17 enclaves más diversos conocidos, suman 1,3% de la superficie continental, pero albergan 40% de las plantas y 25% de los vertebrados (Conservation International, 1997).

La regulación de la diversidad en una comunidad

Se podría iniciar el apartado con cautela, dudando de que tal regulación exista. Pero al menos hay que aceptar que la presencia y la abundancia de las especies no es azarosa ni depende rigurosamente de la capacidad de cada especie.

En algunas comunidades una especie adquiere un papel muy preponderante, tanto que a veces su percepción se identifica con la comunidad y el lenguaje común denomina tales ejemplos a partir de la especie dominante: pinar, hayedo, robledal, juncal, almajar, jaral, tojal. Estos casos se pueden encontrar en medios acuáticos: manglar, pradera de fanerógamas, o el banco de ostras, la primera comunidad descrita por la naciente Ecología (Möbius, 1877). Se han propuesto fórmulas para medir la equitatividad, por ejemplo, las del Cuadro 4, ya presentadas, y que son debidas a Simpson y la derivada de Shannon, comparando la diversidad medida en la comunidad y el valor máximo, si todas las especies presentaran igual contribución.

CUADRO 4

Tres formulaciones de la equitatividad

<i>Equitatividad</i> , Pielou	$J = D/(1-1/S)$
<i>Equitatividad</i> , Shannon	$E = H'/H_{\max}$
<i>Equitatividad</i> , Simpson	$E_{1/D} = 1/D /S$

S: número de especies en la muestra

N: número total de individuos de todas las especies

p_i: proporción de individuos de la especie i-ésima en la población

La equitatividad mide el reparto entre especies de la variable que las cuantifica. Esta propiedad condiciona el funcionamiento del sistema y su estructura. Si el desarrollo estructural es acusado, como en el bosque, la mayor parte de la biomasa y la estructura corresponden a una o pocas especies que también puede regular el flujo de energía o de agua, la producción, el depósito de elementos. Los valores de la equitatividad están positivamente asociados a los índices de diversidad, como el de Shannon, sensibles al número de especies. La dominancia de pocas especies produce bajas equitatividades en la muestra.

El concepto de dominancia tiene un tinte antrópico y pareciera sugerir un modelo de dominio o hegemonía inhibitor. Puede ser

así y con frecuencia la especie dominante ocupa una gran fracción de la comunidad e impide la abundancia de otras especies al reducir su interceptación de radiación fotosintética o competir por otros recursos como agua edáfica, nutrientes, claros para la implantación, polinizadores o dispersores.

En los matorrales mediterráneos esta situación puede encontrarse con frecuencia: la jara pringosa (*Cistus ladanifer*), el lentisco (*Pistacia lentiscus*) pueden dominar la composición del matorral creando comunidades de leñosas que se acercan a composiciones uniespecíficas. Ampliando el espectro hacia otros grupos biológicos (por ejemplo edafofauna, insectos, vertebrados), estas comunidades dominantes en la biomasa matorral son diversas, pero el impacto de la dominancia afecta adversamente a la presencia de especies concurrentes. Pinares, y otros bosques de coníferas, a veces los hayedos, pueden presentar también sotobosques de escasa diversidad.

Los bosques mixtos templados o los bosques tropicales húmedos o con una estación seca breve, pueden contener grandes pies (30, 40, 50 m) de especies arbóreas que concentran la producción y la circulación de nutrientes y la transpiración. Estas especies se pueden denominar *estructurales* frente a las subordinadas que se denominarían *intersticiales*.

La dominancia estructural no es inhibitoria y el sotobosque ofrece una gran variedad de especies de porte menor, entre los vegetales, además de numerosas especies epífitas que acompañan a los árboles creciendo sobre troncos y ramas, que cuelgan de los mismos o trepan desde el suelo como lianas y bejucos. El número de aves puede ser elevado en especies y el de insectos es formidable. En bosques húmedos y cálidos es alto el número de anfibios y el de peces, que viven en charcas o regatos.

En este ejemplo, la dominancia de especies que crean la arquitectura y estructuran del sistema multiplica las estrategias capaces de soportar organismos diversos. En suma, multiplica la diversidad en la vegetación y en los demás grupos.

En las comunidades ambos papeles de la dominancia son inseparables: modulación de flujos y estructuración. La intensidad de flujos controla los recursos disponibles; la de soportes controla el reparto del espacio. Ambos procesos controlan el número de especies presentes y con ellas el valor de la biodiversidad.

Los valores más elevados de diversidad en sistemas continentales terrestres se encuentra en situaciones contrapuestas respecto a

la estructuración y estabilidad temporal: los bosques tropicales cálidos y los pastizales de terófitos anuales.

En América tropical, el número de especies de plantas vasculares se estima en 60-70.000. En España, que tiene gran diversidad, su número es de unas 8.000. Las floras y las faunas boreales de Eurasia y Canadá-USA son más homogéneas y mucho más pobres que las tropicales, muy ricas y además variadas entre continentes. Las comunidades de los bosques de coníferas, tan extensos en el norte europeo y americano, tienen pocas especies de árboles, a veces dos o una sola.

En los bosques tropicales el número de especies de árboles y arbustos puede elevarse a centenares, con rangos de 30-300 especies arbóreas para intervalos de 0,1-1 ha. Estos valores muy altos corresponden a baja altitud y gran precipitación en formaciones de pluviselva (selva alta perennifolia) sometida a precipitación continua y elevada (más de 2.000 mm anuales). La existencia de suelos profundos, bien drenados, favorece la presencia de muchas especies que se diversifican hacia un nivel del dosel vertical ajustando el ciclo de vida a esas condiciones.

Davies y Richards habían descrito en 1952 (Richards, 1952) los cinco niveles verticales que se pueden diferenciar en el dosel del bosque tropical en su máximo desarrollo. Representan un gradiente de radiación donde las copas de los árboles emergentes y las copas de los árboles de porte mayor reciben plena iluminación y al nivel del suelo sólo llega el 1% de la radiación. Otros factores varían con el gradiente vertical, por ejemplo la composición del agua de precipitación muy poco mineralizada en el nivel alto y progresivamente enriquecida hacia abajo en materia orgánica soluble (por ejemplo fenoles), iones (por ejemplo K^+) y materia particulada. Las opciones de cada nivel contraponen la ventaja de mayor radiación al costo de crear una arquitectura de ramas que soporte las hojas y conservarla frente a hongos, barrenos, termitas y otros descomponedores. El transporte de nutrimentos desde el suelo a las hojas y el retorno de fotosintato hasta la raíz requieren un sistema confinado y resistente a la presión hidrostática (hasta 0,6 MP). A los árboles se unen lianas y epifitos, especialmente helechos, aráceas y bromelias que se benefician de la luz pero disponen de nutrientes escasos y una dispersión problemática para implantarse en ramas y troncos al nivel de las copas.

A lo largo del gradiente vertical del dosel, el compromiso entre luz disponible, inversión estructural y duración del ciclo de vida,

acceso a los nutrimentos, desarrollo de las plántulas hasta implantarse como pies adultos, se resuelve en intervalos ocupados por comunidades diferentes. A las leñosas que dan soporte, se unen lianas y matapalos, epifitos y grupos animales asociados. En el subsistema edáfico, las especies de todos los niveles, dotadas de raíces, comparten la matriz del suelo que libera y recircula los nutrimentos. Las raíces de plantas aéreas, hifas de los hongos, tapetes microbianos y gran riqueza de organismos descomponedores o saprobios mineralizan la lluvia orgánica que cae de las copas.

Las termitas consumiendo la madera y las hormigas explotando múltiples recursos, juegan un activo papel. Pueden actuar (cortadoras de hojas) como consumidores y recolectores de semillas o de otros órganos vegetales, también como predadores de invertebrados. Son capaces de estructurar el territorio levantando en climas con estación seca hormigueros de decenas de m² de proyección que mullen el suelo y lo enriquecen en nutrimentos creando manchas de fertilidad colonizables por la vegetación. Los termiteros en climas tropicales con estación seca, pueden elevarse en construcciones de 1-2 m de altura, rara vez mayores, y aproximadamente columnares. Estructuran el espacio como posadero, por la presencia de otros invertebrados y la implantación de vegetación. Hormigas y termitas pueden compartir el termitero, aunque no compartan los nidos.

Este breve apunte destaca la relación entre heterogeneidad espacial, especialización en recursos y diversidad biológica en aquellos sistemas naturales, los bosques tropicales, donde alcanzan su máxima dimensión.

Si el bosque tropical ocupa un área mal drenada donde el agua se acumula temporalmente sobre el suelo, el número de especies vegetales se reduce. La fauna edáfica también, pero durante la inundación puede verse completada por fauna acuática. El ejemplo clásico es el igapó amazónico que sufre un largo período de inundación con niveles de agua de varios metros. Las especializaciones de los peces amazónicos que los explotan en aguas altas, incluyen la predación de frutos (muchas especies de árbol presentan allí caulifloria, creciendo los frutos sobre los troncos) y la captura de insectos posados en las ramas mediante lanzamiento de chorros de agua o saltando sobre la superficie para capturarlos (Granado Lorenzo, 2002).

En climas subtropicales los bosques inundados se vuelven monótonos presentando pocas especies como el ciprés calvo *Taxodium distichum* (Ewel y H. Odum, 1986) dotadas de órganos respiratorios en las raíces (neumatóforos) que sobresalen del agua.

En los estuarios de ríos tropicales el bosque se enriquece con especies que pueden mantener el sistema radicular permanentemente sumergido y donde penetra agua marina, con especies de mangle. Si la salinidad se hace persistente el bosque tropical se transforma en un manglar, bosque especializado de litoral marino que se desarrolla bajo climas tropicales en el Atlántico y Caribe, el Pacífico e Índico con algunas diferencias en sus especies, pero con estructuras ecológicas comunes.

Los mangles son un conjunto de especies de árboles o arbustos tropicales de bosque inundado, con singulares especializaciones a la anoxia del sustrato (donde la materia orgánica en descomposición puede crear condiciones reductoras) y a la inestabilidad. *Ceanothus*, *Rhizophora*, *Avicennia*, son géneros característicos, de porte arbustivo o arbóreo a los que se unen otros como *Pandanus* o el helecho *Achrosticum aureum*.

Destacan dos rasgos organizativos del manglar, la elevada estructuración y la baja diversidad vegetal. Ramas, raíces adventicias y neumatóforos crean una trama muy densa que soporta la parte aérea por encima del nivel de marea. Ofrece un excelente soporte a los invertebrados marinos que las tapizan. Además reduce la velocidad de olas y corrientes, favoreciendo la sedimentación y la progradación litoral o la formación de islas en los estuarios. La acción del manglar puede cerrar una bahía convirtiéndola en un lagoon litoral y rellenarla progresivamente dejando sólo canales orlados de levés y depresiones de pantanal. Las especies de mangle son eliminadas del pantanal ocupado por grandes herbáceas perennes graminoides o de hojas grandes y otras especies de hojas flotantes, libres o arraigadas. Persistirá el manglar sólo como orla externa de pantanal y canales. La comunidad del manglar incluye decápodos, aves, algunos peces como *Trochilus* de ojos saltones que camina sobre el fango con ayuda de las aletas pectorales y la cola.

El manglar es un ejemplo de comunidad donde la presencia de una especie estructural (como por ejemplo el mangle rojo, *Rhizophora mangle*), transforma el funcionamiento de la comunidad, crea un ecosistema diferente y modula rigurosamente la diversidad. En el litoral tropical hay otros ejemplos de amortiguación de la diversidad dejándola reducida a pocas especies vasculares o sólo una. Las playas arenosas suelen presentar bandas de cocoteros (*Cocos nuccifera*) sin otras especies. Mas atrás, puede aparecer otra banda de mínima diversidad dominada, por ejemplo, por la *Cocoloba uvifera*, un arbusto del litoral de copa densa.

La presencia de una estación seca, aunque la precipitación anual se mantenga y el régimen de temperatura sea parecido, también disminuye el número de especies arbóreas del bosque tropical. A medida que la estación seca se alarga, como en los climas monzónicos, la diversidad se reduce porque la estructura del bosque se simplifica. En el matorral puede existir una diversidad elevada regional debida a procesos evolutivos que han diversificado intensamente una familia o un género. Sería el caso, por ejemplo del *fynbos* de África del Sur, bajo clima templado de lluvia estacional semejante al mediterráneo y bajo régimen de fuegos. Contiene unas 8.000 especies de plantas vasculares de las que 5.000 son endémicas de la formación, con extraordinaria diversidad de proteáceas y del género *Erica*, con unas 600 especies.

Bajo el clima mediterráneo en España y Portugal se da un pastizal de especies anuales de pequeño porte y extrema diversidad. El matorral asociado es poco diverso y el bosque con frecuencia presenta sólo una o dos especies. De los cuatro tipos de plantas vasculares: anuales, perennes herbáceas, leñosas y arbolado, la diversidad alta del pastizal pertenece al primero, siendo en el último baja a muy baja.

Al alargarse el período seco en climas tropicales, la aridez se hace pronunciada y la vegetación perenne reduce su diversidad hasta quedar pocas especies, después una y con mayor aridez sólo geófitos y herbáceas que se desarrollan tras los episodios de lluvia. Por ejemplo, bajando las estribaciones del Atlas marroquí por la vertiente S, se pueden seguir los efectos de la aridez creciente que simplifica el bosque montano reducido al argán (*Argania frutescens*) al sur de Agadir y finalmente sólo a matorral. También éste se simplifica hasta persistir el *Zizyphus mauritanica* que cuando falta, marca el límite de la vegetación perenne (Benabid, 2003). La herbácea, espera bajo la superficie de apariencia estéril, la llegada de una precipitación suficiente para organizarse en una comunidad efímera.

Las sombras de lluvia de las cordilleras, como los Andes en la vertiente Argentina, presentan un gradiente de diversidad muy marcado, limitada hacia arriba por la baja temperatura y hacia abajo por la escasa precipitación. Por ejemplo en el Parque Nacional de los Alerces donde los inmensos *Fitzroya cupressoides* marcan el límite superior arbóreo al descender hacia Río Grande y el embalse de Futaleufú por la vertiente E, los árboles dejan pronto paso al matorral y éste al coironal de *Festuca*. En el lado chileno, al contrario, en el Parque Nacional de Tolhuca, la *Araucaria arau-*

cana alcanza el límite superior de la vegetación forestal. Al descender la vertiente cordillerana hacia el Pacífico la sustituyen otras especies arbóreas de *Nothofagus*, *Quercus* y *Prosopis* hasta alcanzar la llanura litoral.

En la diversidad la altitud tiene un efecto limitante comparable al descenso de precipitación. En las zonas tropicales con la elevación descende la temperatura media y a lo largo del año pueden aparecer masas descendentes de aire frío que restringen la presencia de especies sensibles. Típicamente desaparecen los helechos arbóreos y la mayor parte de las palmas que abundan en las cotas bajas, y la riqueza específica del bosque converge a pocas especies de pocos géneros. En América Central llama la atención que por encima de 1.500 m se inicia el predominio de los robles (*Quercus*) que llegan a formar hacia los 2.000 m bosques de una o dos especies con una reducción muy patente de la biodiversidad. En el Cono Sur la diversidad forestal se reduce de nuevo y las coníferas dejan de ser su componente principal, estando representadas principalmente por *Araucaria*. En Santa Cruz en la Patagonia o en la Isla Grande de la Tierra del Fuego el género forestal dominante es una cupulífera, *Nothofagus*, que presenta pocas especies. Los bosques de lenga o roble blanco (*N. pumilio*), recuerdan los hayedos de Europa. De ahí el género, que pronunciado en inglés *not-a-fagus*, avisa el engaño.

El mecanismo amortiguador de la diversidad es el filtro ambiental energético, que limita alguna fase de la implantación vegetal, el ciclo animal o la colonización microbiana. La diversidad máxima aparece en bosque tropical de cota baja, con lluvia alta y continuada, temperatura elevada y suelo profundo, bien drenado. Cualquier desviación desde este óptimo (conductividad del agua edáfica, encharcamiento prolongado, descenso de temperatura, limitación hídrica), reduce la diversidad en la comunidad.

Un ejemplo gráfico de operación del filtro ambiental lo ofrecen los depósitos de materiales flotantes que se acumulan en los estuarios tropicales sobre las márgenes de la bocana. Tallos, ramas, cortezas, algunos troncos, se amontonan mezclados con una cantidad enorme de frutos y semillas. Los más grandes son reconocibles, como los frutos de *Inga*, las «castañas» de *Billia*, bellotas de *Quercus*, semillas de *Persea* que han perdido el pericarpo carnoso, los frutos de las ollas de mono, *Lecythis*, los grandes frutos globosos de *Pachira*, los cocos, los pequeños frutos redondos de *Coccoloba*, los de *Chrysobalanus icaco*, los frutos germinados de mangle rojo (*Rhizophora*) con una gran raíz que al clavarse en el fango los

puede implantar... y centenares de otros frutos y semillas algunos capaces de germinar o implantarse, otros que han perdido la facultad. Al encontrarlos juntos se hace patente la diversidad de los propágulos, que filtrados por el ambiente, darán elementos a la comunidad en formación.

Los mecanismos de amplificación y de amortiguación de la biodiversidad operan continuamente en la comunidad haciéndola variar en el tiempo, en el espacio y en los grupos biológicos que la constituyen. El proceso no puede alcanzar equilibrios duraderos en el dinámico marco planetario. El clima cambia con los ciclos solares y los movimientos terrestres, y el nivel marino inunda o abandona los márgenes continentales con los cambios eustáticos. Durante el Pleistoceno los cambios climáticos han adquirido una amplitud extraordinaria, remodelando las comunidades globalmente.

Las placas litosféricas modifican su extensión, se fragmentan o colaescen y se desplazan latitudinalmente. La evolución hace aparecer nuevos organismos y las extinciones los suprimen continuamente.

La biodiversidad fluctúa a todas las escalas y las causas para un área o región no las conocemos en suficiente grado. Por ejemplo la diversidad de los árboles y la vegetación en Asia es mayor que en África o América. La hipótesis de Quian y Ricklefs (2000), proponía que en el E de Asia los bosques se habían extendido durante los períodos álgidos glaciares sobre la plataforma continental, dejada libre por el mar, enlazando China, Corea y Japón quedando como islas de diversidad interglaciar. Los datos polínicos (Quian y Ricklefs, 2001) no validan la hipótesis, mostrando en los períodos fríos una amplia estepización que atravesando longitudinalmente el continente alcanzó Grecia. Desde refugios pequeños se han extendido de nuevo las comunidades y sus especies sobre vastas superficies.

En la Península Ibérica, el margen W con sus zonas montañosas cercanas, ha servido de refugio para la diversidad peninsular durante los períodos glaciares, agrupándose hacia el NW las especies boreal-atlánticas y hacia el SW las mediterráneas, con elementos macaronésicos y subtropicales. En el ángulo SE de Murcia y Almería las condiciones térmicas y áridas han permitido ofrecer un refugio a los componentes sarmáticos y norteafricanos, incluso elementos muy antiguos de la vegetación africana árida de Rand, también refugiados en las Islas Canarias.

Desde los refugios glaciares de diversidad los componentes se han expandido cuando el cambio climático ofreció situaciones fa-

vorables. Las comunidades aisladas, las poblaciones de especies relictas y los círculos de especies asociadas, son jalones de las intensas fluctuaciones en la diversidad de la península y los continentes durante las reiteradas convulsiones del Pleistoceno. En los árboles peninsulares las especies de *Pinus*, *Juniperus* y *Quercus* ofrecen buenos ejemplos de subespecies y especies aisladas como el *Quercus alpestris* de Willkom en la Sierra de las Nieves y el *Juniperus oxycedrus* ssp. *macrocarpa* del litoral del Golfo de Cádiz. Las poblaciones relictas de *Pinus mugo* y *P. uncinata* del Sistema ibérico, o las elegantes poblaciones de *Pinus silvestris*, pino de Valsain, en el Sistema Central. En los peces ibéricos los géneros *Barbus* o *Chondrostoma*, con especies y subespecies propias de las principales cuencas hidrográficas peninsulares, evocan los períodos de aislamiento debidos a los cambios del clima y los caudales fluviales.

Ortuño (2002) describe en la Península Ibérica un ejemplo de especiaciones, produciendo un círculo de especies en los coleópteros carábidos del género *Nebria*. En las estribaciones montañosas que rodean la cuenca del Duero por el N y el S se han diferenciado, presumiblemente durante la última glaciación, poblaciones de *Nebria* que al quedar disyuntas se han especiado formando un gran círculo con diez especies en torno a la Meseta norte, ocupando *N. urbionensis* la posición más oriental y *N. bellotii* y *N. galiciana* las localizaciones más occidentales de la rama septentrional del círculo, posición ocupada por *N. punctostriata* y *N. pazi* en la rama meridional.

Ejemplos contrapuestos de generación de secuencias de especies, y de aislamiento extremo, los ofrecen los farallones rocosos de la Cordillera Cantábrica y los Pirineos y los *canutos* en las sierras que rodean Tarifa junto al Estrecho de Gibraltar.

A lo largo de la Cordillera Cantábrica, Pirineos y Prepirineos, en grandes escarpes rocosos con un microclima ventoso y desecante, se localizan hasta diez taxones del género endémico ibérico *Petrocoptis* (Sáinz Ollero y Moreno Sáiz, 2002). En el extremo occidental, *Petrocoptis grandiflora* de Rothmaler y en su extremo oriental, *Petrocoptis montsicciana* de Bolós y Rivas Martínez. Al S de estas áreas, en el Macizo Ibérico, se encuentra *P. pardoii* de Pau. *P. pyrenaica* ocupa buena parte de la Cantábrica y los Pirineos con tres subespecies de áreas disyuntas: *P. p. pyrenaica*, *P. p. glaucifolia* y *P. p. viscosa*. Ya en los Pirineos se localizan las áreas de *P. hispanica* de Pau y *P. crassifolia* de Rouy. Fernández Casas ha descrito algo más al E otras tres especies: *P. guaranensis*, *P. pseudoviscosa* y *P. montserrati*, dedicada al ecólogo Pere Montserrat

Recoder. Montserrat, gran estudioso de la vegetación y flora pirenaica, llamó tempranamente la atención sobre el significado biogeográfico y el contexto evolutivo de estos relictos terciarios (Montserrat, 1968, 1972).

En los canutos, los cauces excavados de los arroyos que bajan hacia el mar en el Parque Natural del Estrecho (Cádiz) se encuentra una población relictiva de *Psilotum nudum* (Valdés *et al.*, 1989)²⁴. Se trata de un helecho primitivo, que se conocía fósil en el Carbonífero y sobrevive en regiones tropicales de América y África. Su hallazgo europeo en Tarifa constituyó un acontecimiento científico (Molesworthy Alen, 1966). Evidencia la supervivencia de algunas especies en un microclima (probablemente la humedad del aire en este ejemplo), que actúa como protector. *Psilotum nudum* procede de comunidades ecológicas antiguas formadas por especies vegetales (y animales) de organización muy diferente. Actualmente comparte la comunidad con representantes de grupos biológicos que no habían surgido en el panorama evolutivo cuando ya el helecho formaba parte de la vegetación terrestre. En la península otros helechos de climas tropicales o subtropicales han sobrevivido en algunos enclaves de microclima favorable constituyendo poblaciones relictivas como *Osmunda regalis* o *Davalia canariensis*.

Cuando el aislamiento biogeográfico se une a la extinción de especies afines se dan taxones aislados, habitualmente géneros monoespecíficos, cuya historia evolutiva, ecológica y pasos biogeográficos previos, necesitarán una generación de estudios moleculares para documentarse. *Xatardia scabra*, *Euzomodendron bourgeanum*, *Detawia tenuifolia* son ejemplos en la flora ibérica. En *Naufraga balearica*, exclusiva de Mallorca, el nombre del género sugiere un naufrago evolutivo que sobrevive en la isla. Aparentemente las poblaciones corsas han desaparecido, acentuando el carácter residual de esta pieza pequeña de diversidad (Sáinz Ollero y Moreno Sáiz, 2002).

El carácter endémico no significa poco abundante. Basanta Alves y García Novo (1986) estudiando la vegetación de la Mesa de Roldán, las sierras y ramblas de Carboneras (Almería), señalan que las especies endémicas en sus comunidades respectivas son abundantes (13 a 41% de las especies vasculares presentes) y pueden llegar a ser dominantes, como *Sideritis leucantha*, *Lapiedra martinezii* o *Anthyllis terniflora* que llega a formar comunidades

²⁴ Los ejemplares gaditanos se han descrito como variedad *molesworthea*, debido a los tallos más delgados y el porte menor.

puras en solanas bajas. Algunos endemismos sustituyen a sus vicariantes en las comunidades del resto del territorio, como *Rosmarinus eriocalix* que sustituye a *R. officinalis*, tan común en la cuenca mediterránea. Encuentran también correlación positiva y significativa entre endemividad y madurez para las comunidades vegetales del área, sugiriendo que los elementos endémicos son antiguos y deben haberse seleccionado en comunidades antiguas con una larga historia común que les ha permitido un ajuste fino al entorno. Juan Mota y otros (Mota *et al.*, 2004) de la Universidad de Almería han caracterizado las comunidades vegetales de los Subdesiertos de Almería (con precipitaciones inferiores a los 300 mm) donde encuentran riquezas específicas de plantas vasculares de 11-33 especies y diversidades (H' de Shannon) en el rango 0,71-2,72. Las diversidades superiores (2,72, 2,44, 2,42, 2,41, 2,35) se asocian a riquezas altas (28, 32, 31, 20, 26 especies respectivamente) y equitatividades altas. En ellas los endemismos juegan un papel de importante a dominante: *Salsola papillosa*, *Limonium tabernense* y *Euzomodendron bourgeanum* son la especie dominante en sus comunidades y además se encuentran presentes en otras: *S. papillosa* en nueve, *L. tabernense* y *E. bourgeanum* en seis. Otros endemismos de los Subdesiertos como *Artemisia barrelieri*, *Helianthemum almeriense*, *Limonium insigne*, *Moricandia foetida*, se encuentran presentes en cinco o más comunidades.

Endemismo implica confinamiento, pero es compatible con abundancia local.

Corema album documenta la generación de diversidad biológica no asociada a cambios morfológicos. *C. album*, la camarina o camariña, es una empetrácea dioica con una distribución confinada al litoral W peninsular desde Cedeira al N de Galicia hasta Bolonia junto al Estrecho de Gibraltar. El área biogeográfica recuerda el refugio glaciar de la vegetación peninsular en el litoral W, mencionado más arriba. La comparación de las poblaciones de Galicia, Portugal y Andalucía no revela diferencias anatómicas (Clavijo *et al.*, 2003). La ssp. *azorica*, de frutos grandes, se ha diferenciado en el archipiélago de Azores, pero en la península no se objetivan cambios morfológicos. El estudio analítico revela diferencias en la composición de aminoácidos en frutos y hojas, diferencias en el contenido de pigmentos fotosintéticos y a nivel fisiológico, en las relaciones hídricas y la fotosíntesis (Zunzunegui *et al.*, 2006). Siendo dioica, presenta pies masculinos y femeninos en Galicia y Portugal. No obstante, en el S de Portugal (Monte Gordo) y Andalucía (Doñana), aparecen consistentemente pies hermafroditas (2-4% del total) que se han interpretado como una forma ventajosa en situa-

ciones de irregularidad climática con severo estrés hídrico estival en algunos años.

La homogeneidad morfológica encubre diferencias a nivel fisiológico, molecular y reproductivo que permiten a esta antigua especie estar presente en arenales litorales bajo climas tan contrastados como el N de Galicia y el golfo de Cádiz. *Corema* presenta una vicariante americana *Corema conradii* en el NE de Estados Unidos y SE de Canadá. Morfológicamente similar a *C. album* se diferencia en los mismos caracteres fisiológicos y analíticos que separan las poblaciones peninsulares de camarina. Ambas especies han debido separarse hacia el Cretácico durante la apertura del Océano Atlántico y antes de la emergencia de los consumidores y dispersores actuales de sus frutos (aves y mamíferos). Pese a una historia evolutiva tan larga sin intercambio entre las poblaciones de ambas especies, los cambios morfológicos son pequeños (porte, tamaño de hojas y frutos). Tampoco las especies de *Corema* presentan diferencias importantes con las especies de *Empetrum* a las que son próximas (*E. rubrum* en el hemisferio Sur, *E. nigrum* y *E. hermafroditicum* y especies subordinadas en el hemisferio Norte). *Ceratiola ericoides*, que se ha sugerido procede de hibridación entre las especies de *Corema*, vive en Florida bajo clima subtropical y se aleja morfológicamente del resto de la familia Empetráceas.

La divergencia hacia diversidades morfológicas en la Biosfera, evidenciadas por la taxonomía, se ha desarrollado en paralelo con otros niveles de la diferenciación, que actualmente permanecen casi desconocidos por la investigación.

El debate entre estabilidad y diversidad

Charles Elton (Elton, 1958) estudiando la ecología de los animales terrestres y el efecto de las invasiones, sugería que la estabilidad de poblaciones y ecosistemas se vería favorecida por la diversidad de especies y redes tróficas. En la vegetación se ha discutido ampliamente si la productividad depende de la diversidad y por qué mecanismos (Grime, 1979; Huston, 1994). Es clásica la *paradoja del plancton* que propuso Hutchinson (Hutchinson, 1961) planteando qué mecanismo permitía la coexistencia de numerosas especies compitiendo por los mismos recursos. El mecanismo es que la competencia no implica competencia, pudiendo explotarse diferenciados y en niveles distintos, con segregación vertical y estrategias temporales diferentes. El tema de la coexistencia frente a los recursos compartidos es un clásico en Ecología, con el desplazamiento de unas

especies por otras y ha sido especialmente investigado por Tilman (1976, 1977). En plantas, Harper y colaboradores (1961) habían planteado con anterioridad el tema, denominando *spurious cohabitation* a la coexistencia de especies en el mismo lugar pero explotando recursos diferentes.

Para interpretarla, la medida de diversidad debe ser congruente (en espacio y tiempo) con la celdilla ecológica donde tiene lugar la interacción predominante. Cabe esperar que a ese nivel pueda existir relación causal entre el espectro de abundancia de las especies de la comunidad (expresado por la diversidad) y la trama de relaciones; pero a otro nivel, se trataría de una relación meramente casual. Si se agrupan celdillas calculando la diversidad en el conjunto, las relaciones causales se desdibujan.

Esta cuestión ha oscurecido el debate entre niveles de diversidad y funciones ecológicas, sean producción, estabilidad u otras. Permite vislumbrar otro aspecto de las relaciones: la dependencia causal entre diversidad y funciones ecológicas cambiará de intensidad y de sentido con la escala de observación (espacio, volumen, intervalo, recurrencia, poblaciones, variables medidas). Entre las posibles relaciones, que son numerosas, sólo algunas establecen bucles regulatorios significativos y para discriminarlos es necesario profundizar en el diseño muestral y las cadenas causales. Con el resto obtenemos asociaciones casuales, sospechas a confirmar.

No es un problema de la diversidad, es uno de los persistentes desafíos en la validación de los mecanismos que impulsan los procesos ecológicos y evolutivos. Un dañino resumen de la teoría ecológica en la divulgación es el *efecto mariposa*, todo interactúa con todo. Darwin en el capítulo final de *The Origin of Species* lo había expresado mejor al describir un *tangled bank*²⁵. Pero ambas alternativas muestran la perplejidad del observador ante la diversidad, sin ofrecer pistas a su funcionamiento.

En la vegetación, los valores más elevados de especies de plantas vasculares en una superficie pequeña 100-1.000 cm² se encuentran en los pastos mediterráneos de terófitos (de Pablo *et al.*, 1988) que pueden alcanzar valores de trece especies herbáceas/

²⁵ *It is interesting to contemplate a tangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent upon each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us. The Origin of Species, 1859.*

100 cm². Los bosques tropicales húmedos en superficies pequeñas (100-1.000 cm²) presentan número bajo de especies 1-10, pero en superficies grandes (1-10 Km²), ofrecen valores mucho más elevados que los pastos, pudiendo contener miles de especies vasculares frente a los pastizales que raramente alcanzarán 300. Este ejemplo pone de manifiesto las dificultades de la comparación entre sistemas cuya estructura vertical y horizontal, estabilidad, tamaño y longevidad de sus especies son marcadamente diferentes y las cautelas experimentales para establecer tanto medidas como comparaciones (Arsen, 1997).

Margalef en su *Discurso de Ingreso en la Academia de Ciencias de Barcelona* (Margalef, 1965) formaliza la diversidad en el contexto de la Teoría de la Información, abriendo un horizonte nuevo a su estudio. En 1968 planteará un modelo de relaciones entre diversidad y estabilidad (Margalef, 1968). La aproximación de Margalef a la Biología, ha sido numérica y física más que biológica, buscando expresiones matemáticas de las leyes físicas que seguían las poblaciones o sus comunidades. Lawton (1997) analiza las propiedades de los ecosistemas relacionadas con la diversidad.

Se ha discutido ampliamente la regulación de la diversidad en el ecosistema (Connel y Oriens, 1964), si el aumento en la diversidad de un ecosistema lleva parejo un aumento en su estabilidad o su capacidad de persistencia a plazo largo (Schultz y Mooney, 1986). O el sentido de la causación es el contrario, y cual es el proceso temporal esperable por el aumento de entropía, en un análisis termodinámico (Pineda *et al.*, 1988).

El sentido que los autores dan a estabilidad no es unívoco. Oriens (1975) o Pimm (1984), matizan resistencia, resiliencia, constancia, persistencia, elasticidad, recuperación, que expresan significados diferentes de la estabilidad. La fitness genética, que supone la propagación ventajosa de un carácter, no implica la fitness ecológica de éxito reproductivo a plazo largo en una comunidad.

Para la estabilidad del sistema es más importante la presencia de ciertas especies estructurales, claves funcionales (keystone mutualists) o grupos funcionales que la de especies poco abundantes o intersticiales. La regulación del funcionamiento de la comunidad es más importante que la regulación de poblaciones individuales y la primera tiende a conferir mayor estabilidad. La estabilidad de algunas poblaciones puede ser opuesta a la estabilidad de sus comunidades y las fluctuaciones de unas pueden favorecer a las otras y viceversa.

Las especies que se encuentran en una comunidad cumplen tres condiciones:

- sus poblaciones han sobrevivido en algún área,
- han llegado hasta la comunidad,
- han podido ensamblarse con el medio físico y con el resto de la comunidad.

Supervivencia, dispersión, integración, son condiciones necesarias, de tipo histórico, explicaciones del pasado. No garantizan el futuro y la extinción puede tener lugar por una combinación azarosa de condiciones: fracaso reproductivo, fluctuación ambiental, fallos en el mutualismo o intensidad de relaciones adversas. En la mayor parte de las especies puede encontrarse una distribución en mosaico con teselas vacías y otras con número variable de individuos, metapoblaciones. Algunas se extinguen, otras prosperan y exportan individuos capaces de colonizar antiguos enclaves. Las relaciones de la comunidad con los procesos temporales dependen de la escala espacial (Ricklefs, 1987).

Si las condiciones ambientales son especialmente favorables en un área, y elevado el número de especies en el entono (riqueza regional), con vías de acceso practicables, la biodiversidad como número de especies, es alta. A igualdad de las restantes condiciones, si las condiciones fueran *menos* favorables, el número suele incrementarse, alcanzándose la máxima biodiversidad. Si las condiciones resultan restrictivas, vuelve a descender, para anularse en condiciones muy desfavorables. Esta situación de máxima biodiversidad en condiciones no extremas se conoce como hipótesis intermedia y se verifica en ecosistemas continentales y oceánicos, terrestres y acuáticos. Exige precisiones para comparar los números de especies de reinos distintos, pero también se comprueba en grupos taxonómicos más homogéneos como plantas fanerógamas o vertebrados terrestres.

Eduardo H. Rappoport había observado (Rappoport, 1975) que la amplitud de ambientes de las especies de climas templados era mayor que la amplitud de las especies de latitudes elevadas. El fenómeno, que se observa igualmente en los pisos altitudinales, parece ser debido a la mayor variabilidad ambiental de las situaciones templadas.

Michael A. Huston eleva a principio general la relación positiva entre la diversidad y las situaciones de no equilibrio (Huston, 1979,

1994) a igualdad de las restantes condiciones: fronteras, gradientes, fluctuaciones, perturbaciones muestran la validez del principio que parece relacionarse con la existencia de espacios vacíos (celdillas de baja interacción) en el tiempo y de variable constricción ambiental en el espacio. Permiten la supervivencia de más tipos de organismos.

La explicación plausible de la hipótesis intermedia es la situación de no equilibrio evitando que algunas especies se hagan dominantes y controlen la mayor parte de los recursos (superficie, luz, nutrientes, agua, alimentos). La hegemonía de unas especies, interfiere o suprime una parte de la cohorte, y el número total, la biodiversidad, se reduce. La biodiversidad suele ser más elevada en comunidades de poca dominancia, con mayor equitatividad²⁶. La equitatividad puede ser debida a un sistema complejo estructuralmente que ofrece muchas combinaciones espaciales que pueden ser ocupadas por diferentes organismos. Sería el caso de la selva alta perennifolia, o bosque tropical húmedo, con muchas especies de árboles de diferente altura, raíces, corteza y ramas, flores y frutos, longevidad.

Otra combinación favorable a la biodiversidad son ecosistemas con especies de ciclo breve y en ambiente fluctuante o estacional. Ofrece durante cada secuencia anual superficies (teselas) del mosaico ambiental, algo diferentes entre si y disponibles para ser colonizadas. Es el caso de los pastizales de terófitos del centro y oeste peninsular donde el banco de semillas alimentado por los frutos de cada ciclo y la dispersión zoócora permiten el acceso de las semillas a cada pieza del mosaico ambiental. El mecanismo evoca el discutido en relación con la ubicuidad de los protistas dispersados como una precipitación microbiana sobre la superficie planetaria.

Daniel García Sevilla (García Sevilla, 2007) ha medido la producción de semillas en pastizales de Doñana dominados (62% especies) por anuales y muy productivos (altura media 50 cm; producción neta 1.100 g peso seco m⁻², SD 359) y baja diversidad (29 especies vasculares; 10,3 m⁻², SD 5,1). La estima arroja un valor medio de 130.491 (SD 73.600) semillas m⁻² y 4.789 (SD 2.560) frutos. El valor se aproxima a 10 semillas/cm⁻² en el ciclo estudiado 2003/04. El banco de semillas recibe unas entradas importantes en cada ciclo anual.

²⁶ La equitatividad mide la uniformidad de abundancias de especies en una comunidad. La dominancia expresa el concepto contrario: el predominio de unas especies sobre las restantes.

En los pastizales se observa que la heterogeneidad del sustrato, combinada con la precipitación durante el ciclo meteorológico, favorecen la emergencia primero y la implantación después de unas especies sobre otras, resultando en facies diferentes cada año y cada tesela. En suelos arenosos, pobres en nutrientes, el crecimiento de los individuos es pequeño y la competencia entre los pies de terófitos puede no alcanzar un valor suficiente para eliminar de la comunidad las especies menores. El resultado llega a permitir diversidades α (puntuales) considerables, hasta trece especies vasculares en 100 cm² y valores de 50/60 en un m². Para 0,1 ha se han publicado en estos pastizales valores desde 71 a 135 especies (García Novo y Wishart, 1972; Marañón *et al.*, 1978; Basanta *et al.*, 1983; Marañón, 1985; Ojeda, 2000, Díaz Villa *et al.*, 2003).

Glen E. Hutchinson y Robert H. McArthur propusieron hace tiempo (1959) una regla ecológica según la cual la diversidad de organismos en la comunidad es inversamente proporcional al logaritmo de su tamaño. Hubbell (2001) ha desarrollado un modelo teórico de diversidades y biogeografía. Como subrayan Willis y Whittaker (2002), *scale matters*.

En su evolución, y como respuesta a la competencia, las especies se ordenan presentando el óptimo de eficiencia en la explotación sobre una banda estrecha del gradiente de abundancia (concentración) del recurso. Este mecanismo aumenta la diversidad de la comunidad y el recurso se explota con mayor intensidad. Posiblemente este mecanismo está en la base de las radiaciones evolutivas que han sucedido en ambientes confinados de islas y lagos como los ejemplos mencionados de los pinzones (*Geospiza*) de Galápagos, los gasterópodos terrestres del género *Achantiella* de Hawai o los peces charales (*Chirostoma*) del lago de Chapala en México.

Formalizando el número de especies posibles, la biodiversidad en una comunidad, David Tilman, un físico atraído a la Ecología, ha realizado importantes contribuciones (Tilman, 1976, 1988, 1996, 1997a, 1997b, Tilman *et al.*, 1997). En 1999 (Tilman, 1999), en su Conferencia Robert McArthur en la Ecological Society of America, recopila los principales rasgos de las comunidades asociados a la diversidad.

La estabilidad temporal de la comunidad (expresada como el inverso del coeficiente de variación de una variable extensiva, como puede ser la biomasa) aumentará con la biodiversidad cuando la suma de las varianzas (o la suma de covarianzas) de las especies disminuya al hacerla la biodiversidad. Comparando una comuni-

dad formada por N especies con otra formada por una especie, la relación de estabildades temporales podría escribirse (Tilman, 1999):

$$S_N/S_1 = N^{(z-1)/2}$$

Siendo S_i la estabilidad temporal y N la biodiversidad o número de especies. z es el exponente que relaciona la varianza de la especie i -ésima y su abundancia m y c una constante.

$$\sigma_i^2 = cm_i^z$$

Los valores experimentales de z se sitúan entre 1 y 2, aumentando con la biodiversidad N la estabilidad de la comunidad S_N y disminuyendo la estabilidad de las poblaciones.

Explorando con una variante del modelo la existencia de diferentes capacidades competitivas de las especies frente al recurso (que es el caso general), la que aprovecha con mayor eficiencia desplaza a las restantes y acaba por dominar la comunidad reduciendo la diversidad y finalmente quedando como única especie. Si el recurso fluctúa, sobreviven varias especies y se producen otras respuestas. La comunidad generalmente se hace más estable al incrementarse la biodiversidad N y el recurso resulta mejor explotado. Con N aumenta también la biomasa de la comunidad.

Esta relación, explorada por Tilman mediante un modelo de competencia (Tilman, 1997), predice que las relaciones entre S y N , estabilidad y biodiversidad de la comunidad, se acentúan con las diferencias de competencia entre especies concurrentes. La fluctuación del recurso ofrece a cada especie algún intervalo favorable, de modo que al aumentar N el recurso se explota con mayor intensidad y la biomasa es mayor. Si las especies compiten por varios recursos que fluctúan, el efecto se potencia.

Al considerar un mosaico espacial o una secuencia temporal y las estrategias de desplazamiento de las especies entre teselas o de avivamiento, el reservorio de elementos dormantes o de resistencia, puede actuar como un estabilizador de la comunidad al bombear propágulos que tienden a elevar su biodiversidad. Evolutivamente las especies son seleccionadas hacia aquellas poblaciones que han mostrado mayor crecimiento o producción de descendientes.

El grado de heterogeneidad del mosaico ambiental (como el patrón del suelo o la recurrencia de la fluctuación de la masa de

agua), condiciona el número de especies, la biodiversidad que pueden formar las comunidades estables. En un grano fino el número será bajo. Aunque la diversidad puntual (α) sea elevada, la diversidad β será baja y la diversidad γ (o la biodiversidad N) serán bajas. Por el contrario en un mosaico muy heterogéneo a diferentes escalas, la diversidad local α puede ser baja, pero la diversidad β será alta y la γ y la N serán altas. Aparece de nuevo el juego entre la heterogeneidad del sustrato o el medio y la diversidad de la comunidad, la riqueza específica puntual y la regional.

El modelo de Tilman (Tilman, 1999) predice que la biodiversidad aumenta la estabilidad de la comunidad que concurre por un recurso fluctuante, disminuye la estabilidad de sus poblaciones, aumenta la biomasa comunitaria, los depósitos de nutrientes y la estructuración y aprovecha con mayor eficacia el recurso. Si los patrones de uso de recursos no coinciden, la competencia es menor y más especies pueden coexistir. La selección de las poblaciones hacia caracteres divergentes (el antiguo desplazamiento de nicho), estabiliza la comunidad y permite mantener mayores diversidades.

La introducción de especies invasoras dependerá de su capacidad de competencia por los recursos disponibles en la comunidad invadida. Una comunidad puede incorporar nuevas especies, sin perder las anteriores, a condición de que las interacciones sean débiles o positivas. Se produce este fenómeno cuando la especie que penetra en la comunidad explota recursos no utilizados por las especies presentes o por los que no hay competencia significativa. En caso contrario cuando la incorporada explota los recursos con mayor intensidad que las presentes, reduce la diversidad de la comunidad al aumentar su dominancia y al reducir las poblaciones de especies minoritarias aumenta su riesgo de extinción en la comunidad.

En un análisis de la diversidad, los mecanismos que favorecen asociaciones estrechas entre pares de especies o grupos (como *Eumura-Salix*) conducen a la diversificación. En la Biosfera, la asociación insectos-plantas vasculares podría haber sido el motor de la formidable diversificación de los primeros.

Peter J. Grubb mostró (Grubb, 1977) el papel de la apertura de claros en la regeneración y por tanto en el mantenimiento de la diversidad. El nicho de regeneración, como lo denominó el autor, difiere de los requerimientos de la planta (a veces de la población animal) adulta y forma parte de medios que el organismo requiere para implantarse y desarrollarse o los que ocupas al dispersarse.

La heterogeneidad espacial que induce un organismo grande, como un árbol, diferencia el espacio y lo estructura, favoreciendo unos recursos sobre otros y unas pautas de materia y energía frente a las restantes. Actúa como diversificador de los recursos. A escala global, el tamaño de las plantas vasculares desde pequeñas herbáceas a árboles, está positivamente correlacionado con el de especies animales asociadas. A la escala estructural de la planta, que se acerca a una subdivisión fractal (Morse *et al.*, 1985), los invertebrados la ocupan de acuerdo con su tamaño. Sucede algo semejante con los animales grandes como vertebrados, que pueden albergar en su intestino, en su piel o en sus tejidos, a numerosos comensales o parásitos. Además del tamaño del individuo está el efectivo de la población que puede condicionar rigurosamente una comunidad (como en los bosques monoespecíficos o los bancos marinos dominados por una especie de fanerógama marina, un alga fija al fondo como laminarias o kelp o un invertebrado sésil).

La creación positiva de estructuras por los árboles en el bosque tiene su equivalente negativo en la apertura de claros con su caída. La apertura de claros puede producirse por otros mecanismos del medio físico (depósito de sedimentos, apertura de cauces, trayectoria de avalanchas, deslizamiento del sustrato, ráfagas de viento muy fuertes, tornados). También por una explosión demográfica, que produce un pulso de estructuración o cambia rápidamente la disponibilidad de los recursos. Las cianobacterias o las bacterias del ciclo del azufre pueden teñir intensamente las aguas mineralizadas; a veces el plancton origina explosiones parecidas y el agua toma colores rosados ante la proliferación de *Daphnia* u otro copépodo. En primavera o verano en latitudes medias o altas en regiones con abundantes aguas someras la proliferación de mosquitos y otros dípteros resulta espectacular. Literalmente se elevan sobre la superficie del agua nubes de insectos, plancton aéreo que explotan aves, insectos como los homópteros y (durante la noche), los quirópteros. También son capturados al posarse en la vegetación, atrapados en telas de araña, o simplemente sus restos, completado el ciclo reproductivo, son procesados por los descomponedores.

Por sus efectos económicos los episodios de plagas de insectos en bosques y cultivos son muy importantes. Ecológicamente representan un gran pulso que destruye las estructuras vegetales, libera los nutrientes almacenados en sus tejidos y ofrece un recurso muy abundante a los predadores. Las estrategias evolutivas de las especies de acrididos (ortópteros) favoreciendo la polifagia y la rápida reproducción, desembocaron en explosiones poblacionales. La langosta *Schistocerca gregaria* plaga persistente en el N de África

y ocasionalmente en Canarias, puede alcanzar densidades de puesta de 10^5 huevos por metro cuadrado. En algunas especies es la escasez final de recursos la inductora del cambio de fase hacia las formas migratorias. Éstas actúan como potentes mecanismos dispersores sobre un vasto territorio cuyos ecosistemas se verán sometidos a un pulso de rejuvenecimiento sucesional seguido de un incremento en la producción secundaria (predadores) y posteriormente en la primaria (productores).

Las langostas al posarse consumen el material vegetal accesible. En las especies herbáceas esto puede significar la mayor parte de la biomasa aérea; en las leñosas una defoliación parcial o severa. Al abandonar el área dejan el mosaico de la vegetación natural maltrecho, con especies dañadas y otras poco afectadas; los cultivos, homogéneos y de hojas consumibles, suelen quedar muy afectados. Pasadas unas semanas las leñosas rebrotan con intensidad. Algunas ramas permanecen inactivas pero en otras los brotes crecen con vigor y remodelan la copa. La actividad de los acrídidos produce gran cantidad de fecas que al mineralizarse en el suelo desencadenan un pulso de nutrimentos que favorece el nuevo crecimiento vegetal. Insectívoros y descomponedores aprovechan el enorme recurso de langostas o, cuando hacen la puesta, de ootecas y unos días más tarde, de larvas incapaces de volar. Las aves insectívoras forman una orla ecológica que sigue a la masa de langostas en su migración, materializando la oleada de diversidad.

Cuando los vientos desvían la nube de insectos sobre el océano la superficie recibe una lluvia de langostas que son devoradas y finalmente descompuestas, fertilizando la superficie marina, generalmente deficitaria en N y P. A las playas llegan arribazones de langostas que son consumidas por las aves marinas y la fauna de descomponedores de la playa, como los isópodos o los crustáceos. Finalmente son los microorganismos los que se benefician de las partículas menores de materia orgánica y terminan por liberar los nutrimentos que se habían incorporado a esta cadena trófica desde las hojas consumidas por las langostas, en este pulso ecológico regional, dañino para los cultivos y beneficioso para los ecosistemas.

En la naturaleza no hay *plagas*. Hay pulsos de especies con estrategias poblacionales explosivas, capaces de inducir en el resto del ecosistema ondas de estructuración, flujo de nutrimentos y abundancia de las especies ofreciendo nuevas posibilidades al establecimiento de bucles mutualistas y, en suma, a la diversidad.

La biodiversidad está mantenida por un gran número de relaciones, directas e indirectas, continuas y discontinuas, por secuencias o

valores extremos del fenómeno. Tenues o robustas. Dependientes en parte del medio físico y en parte de la comunidad biológica. Tras una reflexión que ha ocupado a los ecólogos al menos cincuenta años, se ha obtenido un consenso creciente sobre la trama de relaciones que enlazan la diversidad y las funciones del ecosistema (Schmid *et al.*, 1999; Loureau *et al.*, 2001, Hooper *et al.*, 2005).

Es apropiado dejar aquí constancia de una cautela científica que he recogido como cita de François Jacob (2000) en la portada del Discurso: el progreso científico nos permite ver mejor nuestra ignorancia. Desde la Ecología, Peter J. Grubb (Grubb, 1992) ha persistido en su crítica a los modelos simples, las teorías limitadas, las actitudes conservadoras que emplean conceptos difusos y modelos sencillos... sospechando su falta de validez. Cuanto he recogido en el texto tiene el valor efímero de un frente científico que está acotado en el tiempo y limitado por la experiencia de su autor ante la ingente biosfera.

6. SOSTENIBILIDAD DE LA BIODIVERSIDAD

Nuestra especie ha desarrollado la cultura, una herramienta de procesado y almacenamiento de información soportada por el lenguaje, que le ha otorgado un papel preponderante. Durante el Holoceno la biodiversidad ha comenzado a presentar patrones culturales: aumento de algunas especies o comunidades, incremento de las extinciones locales, aparición rápida de razas, dispersión más allá de las barreras biogeográficas. Al comenzar el tercer milenio los patrones culturales dominan la biodiversidad planetaria y en regiones densamente humanizadas, como Europa, los sistemas naturales y sus elementos persisten a modo de islas de naturaleza en el territorio agrícola, ganadero, industrial y urbano.

Los Australopitecos formaban hordas poco numerosas y de hábito forajeador sobre cuantos recursos tróficos estaban a su alcance. La aparición de un grupo homínido, desgajado tempranamente de los Primates en África Oriental, no debió tener efectos ecológicos relevantes. Los primeros representantes de *Homo*, compartían el aprovechamiento flexible de recursos y utilizaban herramientas toscas, con medios de fortuna. Será más tarde, con el *H. heidelbergensis* y el *H. erectus*, cuando la caza se haga importante, facilitando la expansión en Asia y Europa. La utilización del fuego multiplicó el efecto ecológico como herramienta de caza y modificador de la vegetación.

Se ha sugerido que los hábiles cazadores del paleolítico superior debieron afectar las poblaciones de sus presas, y probablemente de sus predadores competidores, comenzando la modulación de la biodiversidad planetaria. Por ejemplo, se ha documentado la desaparición de fauna endémica en las islas mediterráneas, como los elefantes y rinocerontes enanos de Malta, Creta o Sicilia, concurrente con la presencia de asentamientos humanos, aunque no pueden descartarse extinciones naturales (Reese, 1996). La presión humana sería causante de la rápida extinción de megafauna postglaciar en la Pampa Argentina y en las formaciones de herbáceas perennes de Estados Unidos (Hudson, 1994) en el intervalo -12.000 a -10.000.

El Museo de Ambrona en Soria conserva *in situ* un rico yacimiento de huesos de grandes vertebrados de la glaciación Würm, especialmente del gran *Palaeoloxodon antiquus*, mayor que los elefantes actuales. Durante las excavaciones (1960-63), en un valle plano del Masegal, afluente del Jalón, la iniciativa del Profesor Emiliano Aguirre permitió la construcción en 1963 de la nave del Museo sobre el propio yacimiento. Tres o cuatro ejemplares de *Palaeoloxodon*, muertos quizá accidentalmente junto a la zona pantanosa, habían sido consumidos en parte por carnívoros o carroñeros. Sin embargo la posición de algunos huesos en un orden no anatómico sugiere una preparación del recurso para el transporte. Algo así como un intento de explotación por una horda humana paleolítica formada por recolectores achelenses.

Las excavaciones y las descripciones antropológicas de culturas cazadoras y recolectoras muestran su capacidad para cazar las mayores especies de vertebrados continentales terrestres, acuáticos y de litoral incluidos el mamut, los elefantes, hipopótamos, cocodrilos, manatíes, elefantes marinos, lobos marinos y focas, oso blanco, tortugas marinas e incluso cetáceos. La actividad cinegética formaba parte de patrones estacionales de aprovechamiento de recursos combinando forrajeo, recolección especializada de animales y vegetales y partidas de caza o pesca. En el Epipaleolítico los grupos humanos desarrollan una gestión integral de los recursos naturales y la explotación de poblaciones unida al empleo cultural del fuego, debieron iniciar cambios en los patrones de diversidad regional distintos de los inducidos por las fluctuaciones climáticas.

Los árboles y matorrales de fruto ofrecen un órgano alimenticio asociado a las semillas para facilitar su dispersión por vertebrados. Los colores vivos y los aromas sirven de atractores y el contenido en proteínas, azúcares, aceites y agua ofrece recompensas al con-

sumidor tratando de crear un bucle mutualista planta-animal que ofrezca a las semillas dispersión a cambio de recursos tróficos. La oferta vegetal, la competencia entre frutos por atraer a la avifauna y a otros vertebrados, la existencia de estrategias parásitas que consumen el fruto sin realizar la dispersión, la coevolución de frutales y dispersores, constituye un campo fértil de la investigación ecológica.

El grupo Homínido, desde su origen, debió formar parte de estos bucles mutualistas consumiendo rizomas, tubérculos, bulbos, cambium, brotes, sumidades, semillas y frutos. La evolución cultural que condujo a una explotación sistemática de los recursos seleccionó comunidades vegetales abundantes en la especie frutal, realizando expediciones de cosecha y almacenando el recurso en el campamento. La recolección y transporte, además del consumo en el caso de frutos, actúan como procesos dispersantes de la especie intervenida, en su comunidad, en el itinerario y en las proximidades de los campamentos. El hombre mutualista debió favorecer con su actividad las especies de árboles frutales y los arbustos de semillas comestibles. Cuando existe intercambio entre grupos humanos, la dispersión se extiende con él.

Posteriormente, la agricultura y la ganadería han sido las claves de la implantación humana en el planeta hasta la revolución Industrial que se desencadena hacia el siglo XVII. Avin Toffler, en una conocida trilogía (*Future Shock*, 1971; *The third wave*, 1981, y *Powershift*, 1990), presenta estos grandes saltos culturales como oleadas (*waves*) que han recorrido la Biosfera, agitándola en intervalos de cambio. A la primera oleada, neolítica, han seguido la segunda, industrial y la tercera, que en la segunda mitad del siglo XX coincide con la expansión urbana y demográfica, la mundialización de la economía y el cambio climático.

Para la biodiversidad planetaria cada oleada ha supuesto una revolución. La caza ha extinguido poblaciones silvestres de enclaves reducidos y aislados, como islas, oasis o lagunas. Lonborg (2001) cita la estima de Steadman (1989) que el pueblo Polinesio habría extinguido unas 2.000 especies de aves, en su mayoría no voladoras, al colonizar las islas del Pacífico. En las islas del Caribe donde se había producido una especiación intensa de aves y mamíferos, la ocupación humana produjo extinciones. La colonización humana con ganados, cultivos, plantas adventicias, perturbó aún más los sistemas aislados induciendo la extinción de poblaciones o especies locales que libres de predación habían evolucionado hacia formas lentas, grandes, de baja tasa de reproducción y fáciles de

capturar o con puestas accesibles. Las tortugas terrestres gigantes (*Testudo*) o el dodo, *Raphus cucullatus*, de Isla Mauricio, un ave comparable a una paloma gigante, de unos 25 kg, son ejemplos citados habitualmente. El dodo fue extinguido ya en 1681 y le han seguido especies semejantes de otras islas del Índico como el solitario de Is. Reunión, *Raphus solitarius*, el solitario de Is. Rodríguez, *Pezophaps solitaria*. En la propia Isla Mauricio otra ave, *Alectroenas nitidissima* fue cazada hasta su extinción hacia 1830. En el Mediterráneo se han documentado las extinciones de especies grandes y enanas de elefantes y rinocerontes en Malta y Creta (Reese, 1996) y en Baleares el pequeño antílope *Myotragus balea-ricus*, ya mencionado.

Una extinción puede acarrear otras: volviendo al dodo, su extinción interrumpió la regeneración de *Calvaria major* cuyos frutos consumía el ave. La población senescente del árbol se compone ahora de ejemplares de más de 300 años (Temple, 1977).

Los himenópteros de Nueva Zelanda ofrecen un caso de pulso de diversidad en islas, causado por la intervención humana, con un epílogo esperanzador.

Los himenópteros de Nueva Zelanda

Nueva Zelanda ha permanecido muy aislada biogeográficamente y sus conexiones más cercanas son con Australia, que a su vez ha permanecido en condiciones relativamente aisladas de las áreas continentales salvo el S de Asia. En su fauna de himenópteros no existían especies sociales y persistían grupos primitivos que explotaban recursos abundantes de miel y polen de la flora local. La fauna de abejas se limitaba a 40 especies.

En el siglo XIX los colonizadores introducen abejas europeas para producción de miel y en el siglo XX cuatro especies de abejorros para favorecer la polinización de los cultivos forrajeros de trébol (*T. pratense*). Hacia 1970 otras tres especies de abejas se introdujeron como polinizadores de cultivos.

Las abejas meleras se expandieron rápidamente por la mayor parte de los ecosistemas. Hacia 1945 se introdujo la avispa *Vespula germánica* y hacia 1980 la más común *Vespula vulgaris*, extendiéndose ambas con rapidez, multiplicándose en número excepcional, con densidades de avisperos mucho mayores que en los ecosistemas europeos de origen. Las especies autóctonas de abejas y muchas

especies de insectos sufrieron una competencia directa por el néctar, el polen y otros recursos (Donovan, 2003). En las aves las especies consumidoras de polen y néctar sufrieron competencia directa que redujo su éxito reproductivo y pérdida de recursos en las insectívoras de himenópteros al reducirse las poblaciones que constituían su presa. Además, las avispas introducidas atacaban los nidos devorando los pollos de las aves llevando algunas poblaciones a situaciones críticas. La introducción de insectos, especialmente dos especies de avispa, había producido una enorme perturbación en la biodiversidad de las islas.

Barry Jones Donovan comienza en 1979 un programa para el control biológico de las avispas. Estudia especies de insectos que pudieran atacarlas sin convertirse en nuevas plagas, como había sucedido reiteradamente en la vecina Australia. El control biológico tiene una larga tradición en entomología. La filoxera es un hemíptero americano que vive en las raíces de la vid y atacó los viñedos europeos a finales del siglo XIX causando su devastación. Charles V. Riley, británico, Entomólogo del Estado de Missouri, estudia la diferencia de virulencia de la filoxera en Europa y América. Propone plantar cepas americanas (de raíces resistentes) e injertarlas con vides europeas, lo que salvó los viñedos. Los cítricos californianos fueron atacados por una plaga de la cochinilla acanalada *Icerya purchasi*, introducida desde Australia. Aplicando la lucha biológica Ryley ensaya el control biológico con predadores naturales de la cochinilla procedentes de Australia. La introducción en 1888 de la mariquita *Novius cardinalis* (actualmente *Rodolia cardinalis*) en California redujo en dos temporadas la plaga hasta niveles marginales.

Este gran éxito de la lucha biológica se repitió donde la plaga hubiera hecho su aparición. El Profesor Gómez Menor, en la Facultad de Biología de la Complutense, recordaba la perplejidad de los labradores levantinos ante las explicaciones en jerga científica:

—¡La cochinilla ya no ataca los naranjos porque le han traído al novio!

No siempre el éxito acompaña a la introducción, porque el sistema natural resiste la introducción de elementos nuevos impidiéndoles establecerse. Waage y Greathead han estimado el éxito de las introducciones de lucha biológica en un 25%. De 563 especies introducidas para combatir 292 plagas de artrópodos sólo la cuarta parte se han instalado e iniciado la lucha biológica (Waage y Greathead, 1988).

Retomando la plaga de avispas de Nueva Zelanda, Donovan eligió el himenóptero ichneumonídeo *Sphexophaga vesparum* ssp. *vesparum* que ataca las pupas de avispas, multiplicándose en los avisperos. Lo crió en jaulas, inoculándolo en avisperos y liberándolo en los medios naturales. La introducción alcanzó su objetivo y durante los años ochenta y noventa se ha verificado una reducción considerable del número de avisperos. Posteriormente ha introducido otro ichneumonídeo, *Sphexophaga orientalis*, de Israel, que ataca ávidamente los avisperos de ambas especies de avispa y contribuye a su control. Esta reducción en los competidores y predadores europeos ha servido para recuperar las poblaciones de insectos y de aves amenazadas (Donovan, 2003, Donovan *et al.*, 2002).

Tras la crisis de biodiversidad desencadenada por las primeras introducciones se ha llegado, gracias a las segundas, a una situación de un nuevo equilibrio sostenible en la diversidad biológica de la fauna neocelandesa.

Un número corto de especies nuevas es suficiente para romper los delicados equilibrios alcanzados en las comunidades tras un reajuste de miles de años. Nueva información es capaz de crear con rapidez nuevos bucles mutualistas a favor de algunas especies clave conduciendo la comunidad hacia otras estructuras y, con frecuencia, eliminando en el proceso a una parte de la biodiversidad original.

La intervención humana directa o indirecta, negativa y positiva, induce grandes fluctuaciones en la diversidad. En los años ochenta durante los estudios ecológicos que realizamos en los pastizales de la Isla Grande de la Tierra del Fuego con Marta Collantes y Juan Anchorena, llamaba la atención que la exclusiva actividad de los ovinos, en cargas ganaderas bajas, hubiera provocado en menos de un siglo, profundos cambios en la vegetación y los suelos. Eduardo Rappoport encontraba que la presencia de especies introducidas desde Europa se confinaba a los pastizales y los caminos desapareciendo en el interior de las masas forestales autóctonas.

El desenvolvimiento agrícola ha tenido efectos intensos en las masas continentales desde las fases tempranas de agricultura itinerante. La utilización del fuego para despejar el terreno de cultivo en bosques tropicales, inicia una sucesión secundaria que no restaura la diversidad y estructura forestal original porque el proceso natural es multiseccular (Golley, 1980). Las culturas que practican agricultura itinerante han asimilado rotaciones de 25-50 años, a veces más largas. Son suficientes para restaurar la productividad agrícola del suelo y crear un dosel forestal con árboles de fruto o

madera, recursos cinegéticos y de recolección. Son insuficientes para restaurar los patrones iniciales de diversidad. El resultado final es un mosaico de teselas intervenidas con facies sucesionales diferentes y una abundancia mayor de las especies frutales y de crecimiento rápido.

Al reducirse el intervalo en la rotación, el mosaico se simplifica llegando a una cubierta forestal con menos especies, cobertura, biomasa o convertida en un bosque frutal. La agricultura mediterránea de secano intercalada en el encinar o alcornocal, el olivar o el palmeral, recuerda este origen.

En el centro y W de nuestra península, en las dehesas y montados, tras el cultivo, se abandonaba la hoja a un barbecho largo donde la sucesión secundaria desarrollaba un pastizal a partir del banco de semillas del suelo incorporándose también plántulas de leñosas que inician la reconstrucción de matorral. Con el redileo de los animales se acelera la redistribución de semillas y frutos restaurándose un posío, un pastizal seminatural productivo cuya diversidad aumenta rápidamente en los primeros dos o tres años haciéndolo más lentamente después, hasta alcanzar una cubierta casi estable dominada por terófitos a los ocho o diez años. Si se repetía la roza, labranza y cultivo entre la quinta y décima hoja, se reinicia el proceso. Si se abandona por períodos largos, las especies bienales, perennes herbáceas y el matorral, se desarrollaban en una sucesión larga, de diez a veinte años, con reducción de los terófitos. Si el abandono persistía, se incorporaban nuevas especies de matorral y lentamente, el arbolado recuperaba la dominancia en un proceso secular que restauraría la masa forestal (Martín Vicente, 2006).

El régimen de fuego como herramienta de gestión ganadera elimina la mayor parte de la biomasa y necromasa de leñosas, acelera la circulación de nutrientes, promueve el rebrote de las especies resistentes (rebrotadoras), y la germinación de otras (semilladoras). A corto plazo, la fracción de biomasa palatable por el ganado, aumenta. A largo plazo la vegetación se desorganiza y pierde especies sensibles. En climas con períodos secos, es fácil inducir la combustión de la materia orgánica del suelo, empobreciéndolo. En casos extremos, como en las arenas del Parque Nacional de Doñana, el régimen de fuego prescrito durante unos tres siglos ha conducido a la esqueletización completa, persistiendo los horizontes arenosos lavados que mantienen una producción escasa y una diversidad vegetal baja (García Novo, 1975). El bosque que diera nombre al espacio (Bosque de las Rocinas) ha desaparecido.

Agricultura y ganadería han modulado la diversidad. Donde han operado conjuntamente, el cambio ha sido trascendente aunque no dispongamos de términos de comparación donde las transformaciones han sido antiguas. En California, la introducción de ganado vacuno procedente de la Península ibérica, desde el siglo XVI, indujo un cambio profundo de la vegetación herbácea, sustituyéndose las comunidades de gramíneas perennes cespitosas de gran porte, por terofitos anuales en su mayor parte de origen peninsular. En la actualidad los pastos californianos muestran una versión empobrecida de los pastizales peninsulares de dehesa (Leyva *et al.*, 1997).

En las intervenciones más recientes se ha documentado la modificación del paisaje, su vegetación y las secuelas de extinción. Un caso de gran intensidad ha tenido lugar a mediados del siglo XIX en las llanuras centrales de Norteamérica entre los Apalaches y las Rocosas. Las poblaciones amerindias sobre suelos profundos postglaciares o loésicos, habían utilizado secularmente el fuego favoreciendo la *prairie*, una vegetación de herbáceas perennes que mantenía una abundante caza mayor. Desde comienzo del siglo XIX la rápida colonización europea creó cultivos de maíz, avena, trigo y pastos que alimentaban ganado porcino, vacuno y caballar. Entre 1840 y 1880 se implantó una banda de cultivo desde Nebraska y Kansas a Ohio y Kentucky consolidando el Corn Belt, un área mundial productora de grano y carne, que actualmente alcanza unos 250.000 Km² (Hudson, 1994). Su puerto comercial y centro de transformación, Chicago, pasa de 4.000 a 1.700.000 habitantes durante el siglo XIX, una tasa de incremento urbano sin precedente.

En el Corn Belt la vegetación natural se redujo a pequeños enclaves y la mayor parte de la fauna vertebrada sufrió un descabro. Aves grandes de humedales como el pelícano (*Pelecanus erythrorhynchos*) y la grulla (*Grus americana*) bordearon la extinción. La población de bisonte (*Bison bison*) en Estados Unidos pasó de unos 60 millones a 1.000 ejemplares en 1889 por una combinación de fragmentación del territorio, caza masiva y un programa de exterminio desarrollado por el ejército de USA para dejar sin recursos a las comunidades amerindias de la *prairie*. La población indígena regional, se desvaneció. En un siglo, el sistema ecológico y la biodiversidad de las grandes llanuras centrales de Estados Unidos se transformaron radicalmente.

La agricultura de montaña ha hecho elevarse el límite inferior forestal miles de metros en los Andes o el Himalaya. La explotación maderera puede inducir deforestación regional haciendo cam-

biar la hidrología y el microclima y facilitando la alteración o la erosión de los suelos que hacen el proceso irreversible. La imagen mineral que ofrecen actualmente las sierras de Almería, la Serranía de Ronda, la ladera S de Sierra Nevada, se debe a deforestación, encontrándose originalmente cubiertas de bosque o matorral. En la cuenca mediterránea los escarpes sin vegetación característicos del paisaje son secuelas de intervenciones humanas en un período climático donde la regeneración natural del bosque procede lentamente. Los bosques de laurisilva provocan precipitación lateral favoreciendo la entrada de agua al suelo en climas de lluvia escasa. Canarias, Cabo Verde, Madeira, Azores, presentan estos contrastes de superficies rocosas, secas y de aspecto estéril junto a otras de topografía y orientación igual con vegetación densa, según hayan eliminado o conservado el bosque. La explotación forestal de las sierras de Almería, Granada, Málaga ha reducido los enclaves forestales a pequeñas manchas como los pinsapares (*Abies pinsapo*) o el roble de Montaña (*Quercus alpestris* Wilkomm, perteneciente al grupo del *Q. faginea*), de la Sierra de las Nieves. Las celebradas dunas móviles de Doñana, son la secuela de una intervención agrícola que causó la desertificación de una superficie inicialmente dominada por enebrales y sabinas.

La estructura de las comunidades se forma lentamente y con frecuencia persiste en forma metaestable durante períodos adversos. Si se destruye en ellos, no puede regenerarse o lo haría lentamente para la escala humana.

En el área mediterránea, en los macizos montañosos del Rif marroquí, la intervención humana hace roza en el bosque, explotándolo para leña, cultiva después y pastorea haciendo retroceder el arbolado hacia las cumbres de los macizos de Talassemtane, Tazaout y Kelaa que conservan pinsapares y enebrales. En el Rif la diversidad α de una tesela del mosaico de vegetación se puede expresar como una función del poblamiento humano, tomando como variables la *población* del asentamiento, su *distancia* a la tesela, medida en horas de marcha a pie y la *altitud*, que condiciona, por la temperatura media, el consumo de leña (Lamrani Alaoui y García Novo, 1997).

Los macizos calizos y dolomíticos deforestados ofrecen un paisaje mineral, desertificado. Las sierras levantinas, la Costa Azul, el Sur de Italia, la península Helénica, la de Anatolia, el Líbano, Israel, ofrecen paisajes esqueléticos que se repiten en las islas mediterráneas, en Cirenaica y el Magreb. En los países islámicos del mediterráneo, los morabitos, cementerios de santones, suelen

conservar la vegetación poco alterada. Ofrecen el más vivo contraste con su entorno degradado donde emergen como diminutas islas de verdor, refugios de la diversidad que antes de la explotación ganadera y agrícola, caracterizaba su región (Lamrani y García Novo, 1999). La desertificación no es un rasgo exclusivo de la cuenca mediterránea estando presente en regiones de clima árido o semiárido, con estación seca marcada, como el mediterráneo, el monzónico y otros.

La segunda oleada de Toffler, agrícola y ganadera, transformó los patrones de diversidad alterando los límites de distribución de las especies animales y vegetales y causando innumerables extinciones locales. Y a la vez introdujo adventicias y comensales en áreas nuevas. Coca (2003) ha propuesto un modelo del proceso a escala local: cada intervención intensa (roza, incendio, sobrecarga ganadera), causa temporalmente el hundimiento de la diversidad autóctona, que se recupera progresivamente una vez concluido el episodio. La función que expresa la diversidad local, como la riqueza específica, por ejemplo, muestra sobre el tiempo una trayectoria en dientes de sierra. Si se reiteran los episodios, la recuperación de la diversidad es parcial y algunas especies se extinguen localmente, persistiendo un fondo resistente. En un proceso secular, como el sufrido por la cuenca mediterránea, las especies sensibles al catálogo de intervenciones de un área, se han extinguido y el fondo resistente puede soportar futuras intervenciones, en cualquier secuencia.

En el Parque Natural del Estrecho situado en el Sur de la provincia de Cádiz, Manuel Coca (1999) ha verificado que la secuencia de intervenciones durante la segunda mitad del siglo XX no afecta significativamente a la diversidad de su vegetación: la combinación de roza, cultivo, incendio, caza mayor, plaga de lagarta, en cualquier duración o secuencia, no afecta la diversidad local. Los patrones generales persisten y se refieren a la altitud (probablemente mediada por la precipitación) y la cercanía a las líneas de agua (probablemente mediada por la humedad del suelo y del aire). Las especies sensibles a las intervenciones han desaparecido y sólo persisten en los refugios ofrecidos por la topografía escarpada o el difícil acceso. Rubio *et al.* (2006) sugieren que probablemente el modelo de Coca descrito en el Parque Natural del Estrecho, del agotamiento de la diversidad lábil frente a las intervenciones, sea general en la biodiversidad vegetal del paisaje mediterráneo. La intervención humana, intensa y duradera, se refleja también en otras biocenosis, la fauna vertebrada y los insectos (Galante, 2005).

Como una regla práctica se acepta que el porcentaje de reducción de especies en un territorio es proporcional a la raíz cuarta del porcentaje de reducción de superficie.

La agricultura, seleccionando cultivares y ensayando híbridos y la ganadería, seleccionando razas de animales, han amplificado la diversidad de cultivos y ganados. La introducción de especies o razas en nuevas áreas, enfrentadas a climas diferentes y otros suelos, ha convertido las nuevas áreas en centros de irradiación de variedades, multiplicando la diversificación a escala mundial. Con cultivos y ganados han sido seleccionados e introducidos comensales y parásitos y se ha ofrecido a la fauna o flora local nuevos recursos tróficos y nuevos mutualistas.

La expansión de la dorífora o escarabajo de la patata durante el siglo XIX ofrece un ejemplo. Patata y escarabajo procedían de regiones biogeográficas alejadas y no estaban en contacto. La expansión del cultivo de la patata en Colorado ha establecido una relación estable mediada por el cultivo y el transporte de productos agrícolas, que permite al escarabajo persistir en América (y Europa) pese a las extinciones locales causadas por los plaguicidas.

A veces las especies autóctonas perjudicadas por la expansión agrícola, pueden incorporarse a los beneficios causados por introducciones no intencionadas.

En el siglo XVI, procedentes de México, se introducen en la Península ibérica piteras (*Agave* ssp) y chumberas o paleras (*Opuntia ficus indica* entre otras) que se emplean como setos vivos. Las palas de chumbera pueden ser consumidas por el ganado y sus frutos se popularizan en todo el Mediterráneo llegando a Canarias. En México, las palas en descomposición ofrecen un medio adecuado a las larvas de drosófila (*D. buzzati* y otras especies). A España con las chumberas llegaron algunas especies de drosófila que poco a poco, desde su lugar de introducción en Andalucía, se han expandido por las poblaciones de chumbera alcanzando la mayor parte de la península. En el archipiélago canario la *Opuntia* se empleó extensamente para la cría de la cochinilla, muy apreciada para la elaboración de la grana hasta principios del siglo XX y que aún se cosecha. Las chumberas escapadas de cultivo en la isla del Hierro y la Isla de la Palma ofrecen sus frutos a una especie endémica en peligro de extinción: el lagarto gigante (*Lacerta gallotii*) que consume alimentos vegetales (higos chumbos, tomates), o animales (insectos, pollos de aves, topillos, otros reptiles). Las introducciones apoyan a veces la supervivencia de las especies autóctonas.

El cangrejo rojo (*Procambarus clarkii*) se introdujo en las Marismas del Guadalquivir en 1973 como una especie explotable en régimen de libertad. En los caños y canales del arrozal y la Marisma se habían capturado tradicionalmente anguilas, carpas, barbos y otras especies acuáticas. El cangrejo rojo se expandió rápidamente ocupando pozas y cauces de los arroyos, lagunas y tablas de arrozal, las Marismas y lagunas del Parque Nacional. Su entrada ha coincidido con la regresión de las sanguijuelas y los anfibios del Parque, sobre los que preda. En el aspecto positivo, se ha convertido en un recurso importante para algunas garzas y para las cigüeñas, que han incrementado sus colonias en el Bajo Guadalquivir (Dehesa de Abajo) gracias al nuevo recurso trófico. En España se ha introducido masivamente en humedales y ríos, donde ha eliminado al cangrejo autóctono de río (*Astacus palmipes*) extinguido ya en la mayor parte de las cuencas peninsulares. Cigüeñas, garzas y nutrias se han visto favorecidas por el abundante recurso trófico ofrecido por el cangrejo rojo. La introducción de una especie cultivada o que se asilvestre puede inducir un pulso en la diversidad regional con extinciones (o proliferaciones) de otras especies.

En la literatura mundial el ejemplo más destacado es la perca del Nilo (*Lates niloticus*), introducida en los Grandes Lagos del Este de África donde ha producido una extinción masiva de centenares de especies de peces cíclidos. En España y otros países la incorporación de salmónidos o su escape de granjas de truchas y salmones, ha traído efectos deletéreos para las especies nativas. La incorporación de predadores agresivos como lucio (*Essox lucius*), black-bass o lubina negra (*Micropterus salmoides*), lucioperca (*Lucioperca lucioperca*), pez sol (*Lepomis gibbosus*), bagres o peces gato (*Ictalurus spp.*) modifica los patrones de diversidad de la comunidad acuática (Zapata y Granado Lorenzo, 1993). La gambusia (*Gambusia hodbrooki*), un pequeño poecílido americano, ha sido introducido en Europa en los años veinte para consumir larvas de mosquitos y reducir los vectores del paludismo. En Andalucía y Levante preda las larvas del salinete (*Aphanius baeticus*) y el fartet (*A. iberus*), poniendo en peligro las poblaciones de estas pequeñas especies endémicas.

Los peces de aguas continentales se ven afectados por la introducción de especies ícticas destinadas al recreo, el deporte o la explotación. Las introducidas causan interacciones directas (como la predación de adultos, puestas o alevines), competencia de recursos o modificaciones del hábitat (transparencia de la columna, vegetación de orillas, remoción del fondo y liberación de nutrientes) (Cambray, 2003).

El *Invasive Species Specialist Group* de la *Species Survival Commission* de UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) ha seleccionado las 100 especies introducidas más agresivas (o perturbadoras) pertenecientes a géneros distintos. Nueve son marinas o litorales y de las 91 continentales, 15 son acuáticas y 76 terrestres. En la lista figuran 14 mamíferos (incluyendo perro, gato y rata común, cabra, cerdo y conejo), tres aves, ocho peces de aguas continentales, tres anfibios y dos reptiles. La lista podría alargarse: numerosas plagas agrícolas como la mosca blanca o la dorifora de la patata, no están incluidas.

Para España, el GEIB, *Grupo especialista en invasiones biológicas*, ha seleccionado las veinte especies exóticas invasoras más dañinas, que se incluyen el Cuadro 5. Son diez animales y otros tantos vegetales, un corto número para incluir aguas y tierras. El criterio es ambiguo, con organismos muy agresivos e invasores como el mejillón cebra y otros poco agresivos que sólo afectan a una especie protegida, como la malvasía cabeciamarilla que hibrida a la malvasía autóctona. Pero son veinte ejemplos de invasiones contemporáneas.

CUADRO 5

Veinte especies exóticas dañinas invasoras en España y forma de introducción. Tomado de *Top 20* (GEIB, 2006)

1. Caulerpa, *Caulerpa taxifolia*, alga marina, introducción accidental.
2. Acacia plateada, *Acacia dealbata*, introducción como árbol ornamental.
3. Ailanto, *Ailanthus altissima*, árbol procedente de cultivos abandonados.
4. Helecho de agua, *Azolla filiculoides*, pequeño helecho flotante, introducción con cultivos de arroz.
5. Búcaris, *Baccharis halimifolia*, matorral, introducida como ornamental.
6. Uña de gato, *Carpobrotus edulis*, *C. acinaciformis*, planta crasa de hábito postrado, quizá introducida como ornamental, empleada para fijar dunas en Cádiz desde 1900.
7. Plumero, *Cortaderia selloana*, gramínea de gran porte, introducción como ornamental.
8. Jacinto de agua, *Eichornia crassipes*, introducida como pasto acuático en el Guadiana en 2004 y asilvestrada.
9. Chumbera, nopal, *Opuntia ficus indica* y otras especies, cultivadas y usadas como seto vivo, asilvestrada.
10. Robinia, *Robinia pseudoacacia*, árbol ornamental, asilvestrado.
11. Mejillón cebra, *Dreissena polymorpha*, pequeño molusco de agua dulce, introducción accidental.

CUADRO 5 (Cont.)

Veinte especies exóticas dañinas invasoras en España y forma de introducción. Tomado de Top 20 (GEIB, 2006)

12. Almeja asiática, *Corbicula fluminea*, pequeño molusco de agua dulce, introducción accidental.
13. Cangrejo rojo de la marisma, *Procambarus clarkii*, cangrejo introducido para cultivo en las Marismas del Guadalquivir.
14. Cangrejo chino de mitones, *Eriocheir sinensis*, cangrejo de introducción accidental.
15. Picudo rojo, *Rhynchophorus ferrugineus*, gorgojo de gran tamaño, introducción accidental con palmeras traídas de Oriente Medio.
16. Gambusia, *Gambusia holbrooki*, pequeño pez de aguas continentales, introducido para combatir los mosquitos.
17. Galápagos de Florida, *Trachemys scripta*, sueltas de los propietarios de acuarios domésticos.
18. Malvasia canela, *Oxyura jamaicensis*, dispersión natural desde otros países europeos donde se había asilvestrado.
19. Visón americano, *Mustela vison*, dispersión accidental desde granjas.
20. Coipo, *Myocastor coypus*, dispersión accidental desde granjas.

Las introducciones y las extinciones locales tienen a veces efectos multiplicadores sobre la diversidad de la comunidad, porque cierran (o abren) circuitos regulatorios que en el momento presente estamos lejos de predecir. La introducción accidental de la mariposa lagarta (*Lymantria dispar*) en los bosques de *Quercus* de Norteamérica o la del conejo en Australia provocaron grandes pulsos en la diversidad local. Recíprocamente, la mixomatosis que redujo las poblaciones de conejos en Europa, creó en el Sur un desequilibrio en la trama de predadores que se concentraban sobre esta abundante presa. Las secuelas de la mixomatosis han sido la reducción del conejo, de sus predadores, de las presas alternativas que eran los grandes reptiles de nuestra fauna. Y en último término, la cuasi extinción del lince mediterráneo (*Lynx pardellus*) y la situación crítica del águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*). Se trataba de una especie mutualista clave en la comunidad. L. E. Gilbert (Gilbert, 1980) menciona *Casearia corymbosa*, un árbol tropical cuyos frutos son consumidos por 22 de especies de aves frugívoras. Una de ellas, el tucán *Ranphastos swainsonii* es un importante dispersor de frutos del bosque, que durante la estación desfavorable consume en exclusiva frutos de *Casearia* (Howe, 1977). La desaparición de *C. corymbosa* afecta, siguiendo tramas mutualistas, a especies de aves y de árboles de la comunidad.

Donde se han documentado, se observa la continuada expansión en el territorio de los registros de especies introducidas. El

agente desencadenante suele ser una actividad humana nueva que conecta medios o territorios distantes. La entrada de ganados y animales domésticos, de semillas y productos agrícolas, de mercancías y personas ha servido de vehículo, cada vez más eficaz debido a la rapidez de los viajes y volumen de intercambio. Otros mecanismos son recientes, como el agua de lastre en petroleros y otros buques tanque, la propia cabina de pasaje en los aviones, los contenedores de transporte marítimo, la chatarra metálica y los neumáticos que almacenan pequeñas masas de agua, los cepellones de plantas vivas. Los terrarios y acuarios domésticos, cuyos elementos son dispersados accidentalmente o de forma intencionada por sus propietarios.

La introducción en otra comunidad reordena la trama de interacciones de la especie. Puede perder competidores y predadores, lo que le resulta ventajoso, pero tampoco disfrutará de bucles mutualistas con especies inexistentes en la comunidad invadida. Aparecen nuevas relaciones y se pierden otras, prosperando la especie invasora cuando el nuevo balance sea favorable. El organismo conserva en el nuevo contexto caracteres no funcionales u órganos destinados a una interacción que ya no tiene lugar. *Oxalis pes caprae*, de vistosas flores amarillas que a veces recubren la planta, procede de África del Sur e introducido en Europa occidental ha colonizado durante el siglo XX la cuenca mediterránea. Las abundantes flores que atraen polinizadores no producen en Europa semillas debido a autoincompatibilidad, de modo que no cierran circuitos mutualistas y la (rápida) dispersión se hace por medio de bulbillos.

La evidencia de antiguas interacciones puede percibirse en la comunidad con rasgos que evidencian el papel de especies activas, actualmente extinguidas, como sombras evolutivas. Sólo un análisis riguroso puede evidenciar el cambio y a veces se ha abusado de estos fantasmas ecológicos (*ghost of competition past*, Connell, 1980).

En el Discurso se han propuesto algunos ejemplos y por su actualidad puede añadirse el de la planta acuática *Pistia stratiotes*. Esta aráceo tropical forma rosetas flotantes de 5-20 cm de diámetro, con densas raíces de unos 40 cm de longitud, multiplicándose con facilidad en las aguas continentales. Es conocida de antiguo, habiendo sido descrita por Linneo en 1727 en su *Species Plantarum*. El origen biogeográfico es tropical en América pero quizá haya sido introducida en humedales más allá de su área inicial como un complemento alimenticio para el ganado, en toda la banda tropical. En 1804 Née publica en los *Anales de Historia Natural* (Née, 1804) descripciones de la especie y comentarios sobre su

ecología y aprovechamiento en América y también en Filipinas donde ya la había observado. Desde entonces su fácil crecimiento y forma regular la han convertido en elemento habitual de la jardinería de los estanques.

En la antigua Estación de Atocha de Madrid se ha creado un jardín tropical con especies vasculares acompañadas de muchos hongos tropicales. En los estanques, entre otras plantas, crece *Pistia*. Puede encontrarse fácilmente en los establecimientos de acuariología o en invernaderos y empresas de jardinería con otras especies invasoras de los géneros *Salvinia*, *Trapa*, *Eichornia*, *Elodea*, y otras. En 2005 el profesor García Murillo de la Universidad de Sevilla ha comunicado su hallazgo en Sanlúcar de Barrameda, en el Parque Natural de Doñana. *Pistia stratiotes*, *Salvinia molesta*, *Eichornia crassipes*, *Trapa natans* son plagas de origen tropical en los humedales de climas templados y están sometidas a vigilancia y campañas de erradicación en algunos países. En el verano de 2005 han ocupado grandes extensiones en los embalses del Guadiana, los canales de riego y el cauce principal entre Mérida y Badajoz.

El plumero argentino, o hierba de la pampa (*Cortaderia selloana*) se ha introducido en jardinería y en la construcción de autopistas como ornamental de la mediana. Se ha expandido con rapidez en Galicia y norte de la península alcanzando ya Extremadura. *Myiopsitta monachus*, una cotorrita americana se expande exponencialmente en Cataluña en la actualidad (Doménech *et al.*, 2003). Los ejemplos muestran la avanzadilla de las invasiones en la península.

Entre 1750 y 1950 se multiplica la población mundial por 3, pasando de 791 a 2.515 M. Cerca de 4.000 M se añaden desde entonces, alcanzando actualmente (octubre de 2006) los 6.550 M de personas. Para aquellos que hemos nacido en la primera mitad del siglo XX, la humanidad se ha multiplicado por 3. Ninguna generación ha sido testigo de un aumento comparable. De hecho, para la mayor parte de la humanidad histórica, la población no ha cambiado durante su vida en la región. Fluctuaba localmente, perdiendo durante las hambrunas o las guerras el pequeño excedente acumulando en las décadas anteriores.

La densidad actual promedio en los continentes (incluida la Antártida) es de 29 personas Km⁻², equivalentes a 3,45 ha por persona. Al estar los habitantes densamente agregados en ciudades, la mayor parte de los continentes se encuentran despoblados, bien cubiertos de hielo, rocas, arena (Walter, 1964-68, 1980) o de vegetación seminatural, lo que ofrece todavía espacios a la diversidad

si bien las infraestructuras y vías de comunicación y las presas y embalses sobre los ríos, fragmentan los hábitats. Las dotaciones personales aproximadas son: 500 árboles, 2,5 ha de bosque tropical, 0,6 ha de otros bosques, 0,23 ha de espacios protegidos, 0,25 ha de cultivos y 1.500 m³ anuales de agua continental utilizable (Gleich *et al.*, 2002), unas 5,9 ha de superficie oceánica, con media hectárea cubierta de hielos y 225 hm³ de volumen de agua oceánica (por persona). Compartimos con el resto de la biodiversidad un amplio volumen de Biosfera.

Las modificaciones causadas por el impacto humano comenzaron a sentirse a escala global en el siglo XX con la acumulación en la atmósfera de gases con efecto invernadero. CO₂, CH₄, NO₂, presentan gran absorbancia en algunas bandas del IR. También presentan efecto invernadero los frígenos halocarbonados liberados a la atmósfera desde los circuitos de refrigeración y los envases a presión. Además, específicamente los clorofluocarbonados, reaccionan con el O₃ que al reducir su concentración en la ozonósfera, aumenta la fracción de UV incidente a nivel del suelo. La combustión de carbón y petróleo conteniendo sulfuros lanzó a la atmósfera grandes masas de óxidos de azufre que retornaban en la lluvia como disoluciones débiles de sulfato y sulfito. Excepcionalmente, en atmósferas estables cerca de los focos emisores se podían elevar las concentraciones de óxidos en la atmósfera hasta valores irrespirables de 500 µg m⁻³. Estos episodios agudos producen daños en el aparato respiratorio humano y de otras especies animales y daños en las hojas. Por su extensión, los impactos causados por las lluvias ácidas tienen mayor alcance: pueden afectar directamente la vegetación, modifican los suelos y la movilización de iones y acidifican las aguas de escorrentía alcanzando los lagos; las concentraciones depositadas se elevan a 5 g m⁻² año⁻¹ de S.

Esta situación impuesta por la actividad humana tiene lugar naturalmente durante los episodios de erupciones volcánicas y en los campos con actividad volcánica residual donde fumarolas y volcanes de barro pueden estar asociados a la surgencia de fuentes termales de aguas ácidas, creando pequeñas lagunas de ácido sulfúrico diluido, sólo ocupadas por organismos extremófilos.

Schindler investigó desde 1974 el efecto ecológico de la acidificación en lagos experimentales de aguas poco mineralizadas. Observó que al descender el pH de 5 los cambios ecológicos eran patentes con descenso de las poblaciones de peces y otros componentes de la biodiversidad no tanto por el cambio químico directo como por los desequilibrios causados por la pérdida de poblacio-

nes sensibles (Schindler *et al.*, 1985). Las reacciones microbianas juegan un papel importante en la respuesta a la entrada de disoluciones ácidas en el lago que se comporta como un sistema complejo donde interactúan la masa de agua y sus solutos, el material del fondo, los organismos y sus actividades respiratoria y fotosintética. Las reducciones de HCO_3^- , SO_4^{2-} y NO_3^- como aceptores terminales de electrones en la fotosíntesis, contribuyen a la elevación del pH (Schindler, 1988). El efecto no se limita a latitudes bajas y áreas muy industrializadas. La circulación atmosférica distribuye contaminantes hasta los lagos de montaña y las latitudes muy altas donde comunidades simples en medios rigurosos pueden concentrar los contaminantes a lo largo de las cadenas tróficas por factores de dos órdenes de magnitud. Los efectos combinados del cambio climático en los lagos afectan a la estratificación, transparencia del agua, nutrimentos, penetración de las distintas longitudes de onda y suponen una mutación en las masas de agua, especialmente aquellas superficiales y de mineralización baja. Los efectos en las cuencas (vegetación y su productividad, suelos y su mineralización) se reflejan en la composición y las aguas de superficie que por su parte modulan el comportamiento de los lagos.

Las ondas de cambio iniciadas con el aumento de contaminantes atmosféricos en las cuencas industriales son ya motores de cambio de la Biosfera.

Las emisiones de CO_2 , debidas al consumo de combustibles fósiles, alcanzaban hacia 1950 los 1.612 M toneladas equivalentes de carbón anuales. Tras el intervalo 1950-2001, superaron las 6.500 M toneladas. Al añadir otras emisiones de CO_2 causadas por la fabricación de cemento y cal, por la mineralización de suelos, la quema de bosques, el consumo de leña y madera para fuego, las cifras mundiales se sitúan en torno a 25 Gt de CO_2 anuales. Cada europeo emite 7,4 t al año, 20 Kg diarios; una cifra para reflexionar.

El cambio climático ha supuesto incremento de la temperatura media de unos 2° C desde 1975 con reducción de la superficie de hielos continentales y marinos, aumento de los caudales de deshielo, y comienzo de la elevación del nivel del mar, que se sitúa en torno a 1 mm anual. La bonanza térmica se ha traducido por un aumento de biomasa y de la superficie de los bosques, documentadas en el continente americano (Castro Salazar, 1999). Los períodos de actividad de plantas y animales o sus áreas geográficas comienzan a modificarse con el clima y producirán efectos en cascada sobre las diversidades biológicas.

En el siglo XX los cambios atmosféricos se han superpuesto a los impactos en los continentes. La explotación forestal ha afectado diferencialmente a las especies de crecimiento lento con mayor valor comercial. Con la desaparición de los árboles se pierde su fauna que, como en el caso mencionado de *Leuhaea* en el experimento de Erwin, puede ser abundante y diversa.

Durante la segunda mitad del siglo XX el impacto forestal se ha multiplicado debido a la disponibilidad de máquinas grandes capaces de abrir trochas y sacar troncos y la facilidad de su transporte marítimo hacia regiones de gran demanda y baja producción propia como Europa o Japón. En algunas áreas, como la Mata Atlántica de Brasil o los bosques de Indonesia, el expolio ha sido intenso, perdiéndose arbolado, paisaje, fauna y suelos. La erosión ha elevado la carga sólida fluvial que, a su vez, ha desertificado los ríos y ha rellenado estuarios y litoral haciéndoles perder su fauna. Una hecatombe ecológica y una extinción regional. Al recorrer los retazos sobrevivientes de bosque en el Parque Nacional de las Araucarias, resto de la Mata Atlántica (Estado de Río Grande) cuesta trabajo aceptar que hace poco más de un siglo la formación boscosa se extendiera continua a lo largo de la llanura litoral, salvaba el escarpe y continuaba como bosque de araucarias en la rasa superior durante centenares de kilómetros.

Los bosques Andinos, del N al S, han sufrido una reducción insistente que ha elevado el límite inferior del bosque en más de 2.000 m en Perú (Crawford *et al.*, 1970) y ha dejado los bosques costeros de las montañas Rocosas de USA reducidos a retazos, siempre acosados por los madereros. En Centroamérica el trazado de la Carretera Interamericana, que atraviesa la cordillera andina en varios puntos, ha sido la vía por donde se ha vaciado el bosque y el camino de penetración de las especies ruderales como megaforbios de hojas muy grandes y lianas invasoras, hasta el corazón del bosque montano.

E. O. Wilson (Wilson, 1992, pág. 186) cita un caso dramático en una *fazenda* en un bosque tropical de Rondonia, Brasil, donde un entomólogo había identificado el 5 de octubre de 1975, en sólo 24 horas, 429 especies de mariposas... y que ha sido transformado después en campo de cultivo.

La expansión agrícola mundial ha puesto en cultivo áreas de vegetación seminatural o de ganadería tradicional y ha expandido el regadío pasando de 100 M de hectáreas en 1950 a 274 M en 1999. La tecnificación de los cultivos ha visto incrementar el uso de ferti-

lizantes cuyo consumo se ha multiplicado por 10 desde 1950. El uso de pesticidas, fitoquímicos y esterilizantes del suelo ha crecido en mayor escala y otros productos antes desconocidos, como la lámina de plástico, se han incorporado, generando un gran volumen de residuos contaminantes y persistentes. Los insumos energéticos servidos por maquinaria agrícola grande han convertido la agricultura en destino y no en fuente energética para la comunidad humana. En consumidor de una gran variedad de productos. En generador de un volumen creciente de restos. En acumulador de fitoquímicos.

La intervención en las superficies agrícolas orientada a incrementar la producción, reduce la diversidad, hasta anularla. Cuando sólo queda una especie, la que se cultiva, la probabilidad de encontrar otra especie es nula. La diversidad se hace cero y la riqueza específica, el número de especies, vale $S = 1$. Cuando existen insectos en los invernaderos de agricultura muy tecnificada, no corresponden a poblaciones espontáneas: son poblaciones cautivas empleadas como parte del tratamiento, tanto si se trata de polinizadores (que se transportan en panales portátiles), como de otras especies, aplicadas en fase de huevos o de resistencia igual que un producto químico y con los mismos equipos.

Es biodiversidad cautiva, confinada en naves de cultivo con atmósfera de CO_2 elevado, arraigada en suelo sintético, transgénica y subordinada a maquinaria. Evoca a los *ciborgs*, organismos con elementos cibernéticos que permiten su control. *Ciberdiversidad*. Expansión de la información hasta rodear el ciclo de vida del organismo y transformarlo en una pieza, una terminal, un periférico.

La intensificación agrícola cierra el ciclo de impactos en la biodiversidad iniciado en el Paleolítico con la frutalización. Lo termina ahora sustituyendo el ecosistema por el invernadero controlado, la comunidad numerosa por una o dos especies, su diversidad genómica por una estirpe seleccionada, su porvenir evolutivo por la demanda del mercado con ayuda de la ingeniería genética.

Nada que lamentar, como humanos, porque se trata de las fábricas de nuestros alimentos vegetales. Mucho que evidenciar, como ecólogos, al verificar la desaparición de diversidad biológica en las áreas agrícolas tecnificadas. Y una reflexión como científicos, como Académicos, sobre nuestro modelo de vida y su insostenible costo ambiental para la Biosfera (Pimm *et al.*, 2001).

La otra vertiente de la tecnificación agrícola y ganadera es el abandono de la práctica tradicional lo que implica el colapso de los paisajes rurales donde se ha forjado nuestra cultura.

De las 550 especies de aves europeas, aproximadamente la mitad están en regresión. Analizando las causas (Tucker y Heath, 1994) su disminución se debe a los dos extremos de la intervención agrícola, que inciden diferencialmente en unas y otras especies. La tecnificación, que deja a unas aves sin recursos o las contamina. El abandono rural, que deja sin recursos a un grupo diferente y sin espacios donde desenvolverse.

El abandono rural afecta a la agricultura y la ganadería tradicionales, a los núcleos rurales con agricultura apoyada por animales y mínima utilización de materiales sintéticos. La trama rural mantenía un mosaico muy variado capaz de soportar alta diversidad de plantas (adventicias, setos, pastizales, cauces, orillas de caminos), gracias a la heterogeneidad de los medios, la rotación de cultivos, las diferentes demandas de los ganados y también el nulo uso de plaguicidas. El mosaico variado de la vegetación favorece la heterogeneidad de los animales. Y el conjunto: mosaico de teselas pequeñas, fauna y flora variadas, potenciaba la biodiversidad.

La vida rural se orientaba, en primer lugar, a la autosuficiencia familiar, produciendo todo el rango de alimentos (también de materiales, como las fibras textiles). En el ruedo, en las huertas cercanas al asentamiento, se desarrollaban cultivos de primor en parcelas sumamente reducidas que podían descender a 1 m² para cada tipo de cultivo (Alves Palmeiro, 1998). Las unidades de cultivo con menor inversión de trabajo (como secano, viñedo, olivar), ofrecían menor diversidad y se localizaban a mayor distancia. Tradicionalmente los cultivos herbáceos se hacían en rotación con barbecho, con dos o tres cultivos en secuencia, combinando labores y tres-cinco cultivos durante ciclos de tres años o en ciclos más largos de cinco-siete años hasta diez u once, como el ciclo de roza-pastizal en las dehesas extremeñas.

Estas prácticas antiguas mantenían un mosaico heterogéneo (en el espacio y el tiempo), soportando la diversidad de especies silvestres: aves, otros vertebrados, leñosas, anuales, arbolado. Representando el número de especies frente a la superficie (log-log) las relaciones son lineales sobre cuatro o cinco órdenes de magnitud aunque la pendiente varía con el grupo estudiado.

Alves Palmeiro (1998) en la zona rural de Cabeção (Beja, Portugal), ha estudiado la relación especies-superficie en plantas vasculares en los años noventa del siglo XX antes de su innovación agrícola. El área elegida, de dehesas (*montados* en Portugal), conservaba un aprovechamiento ganadero extensivo. Presentaba labores de roza

de matorral, de poda y entresaca del arbolado, alternadas con cultivos en turno largo (diez años), en un paisaje homogéneo de suelos de textura arenosa y baja fertilidad, desarrollados sobre granitos y con topografía subhorizontal. Sobre doce órdenes de magnitud (1 mm^2 - 1 km^2) la relación especies área (log-log) se mantiene lineal, sugiriendo que el mosaico conserva su heterogeneidad a todas las escalas y la implantación de especies era azarosa.

Otro componente de la diversidad rural es el número de variedades, cultivares y razas empleadas. A principios del siglo XX se cultivaban en China unas 100.000 variedades de trigo y en los Andes unas 3.000 de patata o 7.000 de manzana en los Estados Unidos. Hernández Bermejo y León (1994) estiman que, de las 7.000 especies en cultivo, actualmente se cultivan ampliamente sólo 150. Y las doce más importantes producen el 75% del alimento.

La sustitución de muchas variedades locales, rústicas y de baja producción, por pocas variedades mundiales de alta producción o con caracteres incorporados mediante ingeniería genética, ha reducido la biodiversidad cultural. Se calcula que desaparecen anualmente el 1-2% de las variedades vegetales y el 5% de las razas animales. La biodiversidad cultural se encuentra en extinción en la Biosfera.

De la producción agrícola, un 50% se destina a la alimentación del ganado, que ha ido pasando a la estabulación, siendo alimentado con piensos elaborados con granos cultivados (soja, maíz). Complementar la proteína de los piensos con harinas cárnicas procedentes del ganado, era apropiado ecológicamente... pero resultó desastroso sanitariamente. Los priones soportan la elaboración de las harinas y pasan al ganado vacuno produciendo la encefalitis espongiiforme bovina. Información biológica molecular transmitida por la cadena trófica. Diversidades bioquímicas modulando diversidades en la población.

La desaparición de las razas de ganado se ha debido a la intensificación productiva. La rusticidad es favorable en explotaciones aisladas sometidas a fluctuaciones ambientales marcadas y sin apoyos tecnológicos (piensos, complementos o medicamentos). La economía de mercado favorece la producción elevada y abandona las razas antiguas cuya diversidad se pierde.

La diversidad de las aguas continentales sufrió pocas alteraciones durante la oleada agrícola y ganadera. A lo sumo derivaciones para riego, navegación o para alimentar ruedas hidráulicas. Las

explotaciones mineras por su movimiento de sedimentos, o la apertura de cortas en rocas que liberan contaminantes (carbón, sulfuros), iniciaron la degradación de cauces o el relleno de masas de agua. Con la expansión minera asociada al desarrollo industrial los efectos se incrementaron apareciendo ríos contaminados permanentes como el Tinto o los que reciben lavados de carbón. El desarrollo de plantas industriales aceleró el proceso por la construcción de presas que fragmentan los ríos, la derivación de caudales, la contaminación minera, la industrial y la urbana, a medida que los núcleos se desarrollan e incorporan suministro y alcantarillado.

La desecación de lagos, como el Mar de Aral, la de humedales para controlar la malaria y drenar suelos encharcables para el cultivo y la construcción de grandes presas, han transformado las aguas continentales. La apertura de conexiones biogeográficas o la introducción de especies procedentes de otras, han causado profundas alteraciones en la biodiversidad acuática. La expansión de los cultivos de peces y animales acuáticos en ríos y litoral, ha sido otra fuente de invasiones.

Los mares entre tierras (Báltico, Adriático) y las plataformas litorales reciben aportes de nutrimentos, de materia orgánica y contaminantes, que no pueden asimilar, produciéndose déficit de oxígeno. El exceso de nutrimentos favorece algunos organismos dominantes y reduce la diversidad.

La sobreexplotación de los recursos, anticipada por Garret Hardin en *Tragedy of the Commons* (1968), describiendo la regresión de los pastos comunales, se repite ahora en los recursos compartidos como bosques, pesquerías y acuíferos.

Llamas y colaboradores (Llamas *et al.*, 2000) destacan como uno de los mayores logros tecnológicos del siglo XX la apertura de pozos entubados de diámetro pequeño provistos de bombas sumergidas, permitiendo el acceso directo del agricultor a los acuíferos con mínima infraestructura y multiplicando la producción vegetal. Foster (2000) destaca el impacto social desde los años ochenta debido a la mejora de vida de un gran número de pequeños agricultores en países de escaso desarrollo económico como Bangla Desh o la Unión India. No está libre de riesgos la explotación, que puede agotar, salinizar o contaminar los acuíferos pero permite explotar los excedentes de infiltración cuando la precipitación escasea y el agua embalsada en superficie no esté disponible.

Para la diversidad biológica la explotación de un acuífero haciendo descender permanentemente su nivel piezométrico puede

suprimir fuentes y otras surgencias o desecar humedales, induciendo pérdida de comunidades y la extinción local de especies. Llamas (1988) acuñó el término *daimielización*, para referirse al impacto ecológico en dos Parques Nacionales españoles (Las Tablas de Daimiel y Doñana), afectados por esta regresión ecológica a causa de la incuria de la administración del agua.

Edward O. Wilson al comenzar el siglo XXI reflexiona: *The greatest challenge of the twenty-first century is to settle humanity down and accommodate 8 to 10 billion people with a decent standard of living before they wreck the planet. Meanwhile, the last remaining natural elements are shrinking before the onslaught* (22 de junio de 2000, *Preámbulo* de Wilson 1992, edición 2001).

Las tasas de extinción

El alcance de las extinciones desde 1600 se ha estimado en 611 especies animales y 396 vegetales. Andrew P. Dobson calcula que desde esa fecha se han perdido 13 especies de aves (de 10.670) y 80 de mamíferos (de 4.566).

Tomando ejemplos llamativos, Nueva Zelanda ha perdido 20 especies de aves antes de la colonización europea y desde entonces 7: en total 27 de 50. La expansión humana polinésica por el Pacífico ha supuesto extinciones masivas de aves y otros vertebrados que se han estimado en 2.000 especies. Los rascones, aves no voladoras con intensa especiación insular, se extinguieron masivamente. Aun en grandes territorios, como Estados Unidos de Norteamérica, hay riesgo de extinciones actuales en el 36% de los cangrejos de río, el 55% de los moluscos y el 20% de las especies de peces de agua dulce.

En 19 de las 25 zonas globales de alta diversidad, mencionadas más arriba, la población crece al 1,8%, más rápidamente que la media mundial (*The World Watch*, 2002). UNESCO (2000) estima que el porcentaje de superficie que sufre desertificación moderada o intensa alcanza el 74-76% de los pastizales en los continentes, salvo Australia con el 55%.

Algunos autores como Wilson, Ehrlich, Myers, Reid, Leakey, han llamado la atención sobre el estado de la Biosfera, en una profunda crisis ambiental. Es cierto y el análisis de los apartados precedentes confirma la conclusión.

Las estimas de extinción son, sin embargo, contradictorias. Para Myers (1979) se extinguirían un millón de especies entre 1975 y 2000 (4% por década). Para Ehrlich y Ehrlich (1981) desaparecería en el intervalo 1980-2000 el 50% de las especies, y a partir del cambio de siglo, un 20-30% de los supervivientes por década. Reid (1992) suponía tasas de extinción del 2-13% entre 1990 y 2015, según grupos y tasas de 1 a 5% por década. E. O. Wilson (1992) situaba las tasas en el 0,2 a 0,3% por año 2-6% por década. Para UICN, de los vertebrados en peligro de extinción las tasas de desaparición por década serían de 0,6-5% según los grupos.

Afortunadamente las predicciones alarmistas estaban groseramente equivocadas y las tasas de extinción son más modestas, en línea con Wilson y UICN. La tasa de extinción planetaria alarmista, con cifras de 40.000 especies anuales, distribuida sobre las especies conocidas, implicaría la extinción anual de unas 20.000 especies de artrópodos y unas 40 de vertebrados, moluscos o grupos de tamaño similar, si las tasas de extinción fueran homogéneas entre los grupos. Las especies de vertebrados y fanerógamas se conocen más del 90%. Tasas anuales de extinción como las manejadas por los catastrofistas arrojarían pérdidas anuales de vertebrados y plantas vasculares de algunas docenas de especies, que se tendrían que hacer patentes y extinciones de artrópodos de unas 4.000 especies entre las descritas, muy por encima de los datos ecológicos disponibles.

Las tasas de extinción han sido aceleradas por el impacto humano, en particular durante esta oleada tercera, porque la intensidad de las intervenciones se ha unido a su generalización, no dejando espacios de tampón o refugios sin afectar. La población humana ya es mayoritariamente urbana. Los ecosistemas urbanos, los más humanizados de la biosfera, sólo ocupan un 2% de la superficie global, aunque consumen el 75% de los recursos.

En *Global Biodiversity Assessment* (Heywood y Watson, 1995) se estimaba que las tasas de extinción global se acelerarían 50-100 veces hasta el 2020. Desde el comienzo de la revolución industrial, de las 4.566 especies de mamíferos, 1096 (24%) están amenazadas y se han extinguido 88 (2%). De las 10.670 de aves, 1.107 (11%) están amenazadas y 107 (1%) se han extinguido²⁷. Daniel Patón y Rafael Marchante compilaron una *Guía de los Mamíferos y Aves extinguidos del Mundo* (1989) que documenta ejemplos y traza

²⁷ Distintas fuentes calculan de modo diferente el número de especies de los grupos o el de extinciones, debido al tratamiento dado a las especies/subespecies.

una panorámica del proceso acelerado de pérdida de biodiversidad en la Biosfera. Otras obras (*Red Data Books*) han abordado las extinciones a escala mundial, por subcontinentes, países y medios. Chébez (1994) ha publicado un estudio del estado, antecedentes y amenazas sobre especies animales y vegetales de la Argentina y las extinciones conocidas. Simbólicamente titula el libro *Los que se van*. El cono Sur es una región maltratada por la sobreexplotación, el abuso de la caza, la explotación maderera, y una pasión por las introducciones. En Argentina, Chébez documenta 34 introducciones de vertebrados con éxito y 32 sin éxito (aparente).

Las extinciones documentan la creación de huecos en la biodiversidad de la Biosfera producidos casi siempre por intervenciones humanas. Suele tratarse de especies poco numerosas y de ámbitos confinados, aunque no siempre es así. La paloma migratoria americana (*Ectopistes migratorius*) ha sido una de las aves más numerosas y su extinción debió causar un desequilibrio ecológico en los bosques de robles norteamericanos cuyos frutos consumía. El bacalao de Terranova, los bancos de sardinas de las Rías gallegas, las anchoas del Cantábrico fueron muy abundantes y hoy su escasez impide la explotación comercial.

Lonborg (2001) discute los escenarios dando como buena una tasa de extinción del 0,7% para los próximos cincuenta años, que supone en todo caso una tasa 1.500 veces mayor que la natural. Jeffries (Jeffries, 1997) da para las aves una tasa contemporánea de extinción tres órdenes de magnitud superior al promedio de los 2.000 años precedentes. En el siglo XX ofrece una estima sintética de un 1% de extinción para aves o mamíferos. Lovejoy (Lovejoy, 1980) estimó las tasas de extinción globales a partir de las pérdidas de superficie de cada tipo de ecosistema y de las funciones diversidad-superficie en cada uno. De hecho el mecanismo principal de extinción es la pérdida (y fragmentación) de hábitats y una regla aproximada es que una reducción del 90% de superficie lleva pareja una pérdida del 50% de la biodiversidad. Aplicando el método de Lovejoy, Jeffries (1997) estima para el intervalo 1995-2020 una pérdida del 10% de la biodiversidad global, lo que representaría aumentos de la tasa de extinción de los grupos biológicos entre dos y cuatro órdenes de magnitud respecto a las tasas observadas durante el siglo XX. En expresión de Leakey (Leakey y Lewin, 1995) se trata de *la sexta extinción*.

La fragmentación conlleva el debilitamiento de las redes mutualistas. La extinción local del núcleo denso de especies con muchas interacciones mutualistas, o de las especies estructurales también las

debilita. No de modo inmediato, sino tras un lapso se perciben las extinciones locales que afectan en particular a las especies que mantienen pocas interacciones. Para evitar las extinciones es necesario mantener la trama mutualista, que depende de la espacial y, paradójicamente, de la conservación de especies abundantes, que generalmente no se considerarían objeto de protección (Solé *et al.*, 2004).

Siguiendo a García Novo (2003), las extinciones de endemismos, de poblaciones locales, la perturbación de la diversidad o la biodiversidad local, son diferentes procesos ecológicos. Las extinciones puntuales no son sumables en un algoritmo mundial de extinciones que exprese una característica ecológica de la Biosfera, ni un rasgo de la sociedad humana. El impacto humano que ha eliminado especies locales y regionales, también ha ampliado el área biogeográfica de otras aumentando las diversidades por encima de sus valores originales. Este aumento de biodiversidad regional debido a las especies introducidas no indica una mejora del estado natural sino un empeoramiento. La contabilidad regional de las biodiversidades, señala algunas extinciones y muchas introducciones. La situación ambiental no quedará reflejada por la suma de unas y otras, sino por el cambio en sus abundancias relativas. La información valiosa sobre el estado de la Biosfera no es tanto la biodiversidad como las diversidades, el reparto de abundancia de las especies.

Otra consideración sobre las extinciones es la información escasa disponible sobre las poblaciones de la mayor parte de los organismos. Aves, mamíferos, en algunas zonas también otros vertebrados, disponen de información actualizada. De las plantas vasculares la información es peor y en los restantes grupos, sólo fragmentaria. Los organismos oficialmente extinguidos pueden reaparecer tras una ausencia larga causada por escasez de muestreo o de taxónomos. Garrido *et al.* (2006) han publicado recientemente el hallazgo en España de ejemplares vivos de *Orculella bulgarica*, un pequeño caracol terrestre propio de la vegetación húmeda circunmediterránea. Aparentemente extinto, se conocían sólo conchas subfósiles o fósiles con los últimos ejemplares vivos recolectados en 1960. Verificar las extinciones de especies raras y de problemática identificación, es difícil. Con todo, *O. bulgarica*, debe estar en regresión, como la vegetación acuática mediterránea donde vive.

El Meteorito Humano

El panorama descrito de sobreexplotación, acumulación de cambios ecológicos y reducción en las superficies naturales y extinciones ha desembocado en una crisis de la diversidad planetaria.

Usando la licencia de una metáfora, podría decirse que está entrando en colisión con el Planeta Tierra el *Meteorito Humano*.

Un Meteorito formado por 6.550 millones de personas, sus ganados, cultivos, industrias y ciudades, impulsados en su caída por la tecnología. Al chocar afecta a la atmósfera, los mares, las aguas continentales y las tierras. Como ha sucedido con los anteriores impactos de meteoritos de la historia geológica, en la colisión desaparecen muchas especies, se transforman los medios naturales y la regulación planetaria se altera.

El impacto del Meteorito Humano viene durando dos o tres siglos, desde la Revolución Industrial hasta nuestros días. Para la escala temporal de la Vida en la Tierra, que se cuenta en Giga años, no hay apenas diferencia entre el impacto de un gran meteorito, con fenómenos asociados durante veinticinco o cincuenta años y el impacto de nuestro Meteorito Humano que viene durando doscientos cincuenta o trescientos años.

Ambos son fenómenos violentos, breves, que reajustan la Biosfera y cierran una era en la historia de la Vida.

La conservación

Las sociedades occidentales donde se produjo el gran avance económico de la posguerra percibieron en las décadas siguientes el costo que suponía su bienestar en términos de naturaleza. Paul B. Sears (Sears, 1960) en su Discurso presidencial a la Ecological Society of America titulado *The place of Ecology in Science* anticipaba entre las tareas que se abrían a la Ecología, la investigación sobre recursos naturales y su explotación abusiva, la conservación para el disfrute y la participación social en la Naturaleza. Voces profundas como las de Rachel Carson en *Silent Springs* (1962), Barry Commoner, en los medios de comunicación de USA, el Comandante Jacques Costeau, en Francia, alertaron a la sociedad consumista y urbana, presentándole la evidencia de los cambios en su entorno y la pérdida de valores naturales. Félix Rodríguez de la Fuente desarrolló una gran actividad en radio, televisión y publica-

ciones por fascículos y continúa siendo la gran figura de la conservación de la naturaleza en España.

La preocupación ambiental toma como punto de partida el Informe del Club de Roma *The Limits to Growth* de 1970 (Club, 1970) que fue seguido de la Conferencia de Estocolmo de 1972 a partir de la cual los países industrializados incorporaron a sus administraciones los temas ambientales, creando Departamentos, Agencias y Ministerios. Fue el comienzo de la ambientalización en los países occidentales y la puesta en marcha de organismos que darían forma a los procedimientos aplicables, como la EPA de Estados Unidos (*Environmental Protection Agency*) creada en 1973.

Las iniciativas conservacionistas son anteriores, en casi un siglo, a las ideas ambientalistas. Los Parques Nacionales se inician en Estados Unidos de Norteamérica con el de Yellowstone en 1872, y se extienden por el mundo sumando 40 en 1900 y 1060 en 1960. Los primeros creados en España fueron la Montaña de Covadonga y el Valle de Ordesa en 1918. La creación de Reservas de Caza y Cotos de Pesca, enlazaba con seculares derechos venatorios de la nobleza o los terratenientes.

UNESCO en 1971 lanzó el Programa Man and Biosphere conocido por el acrónimo MaB. Incluye la propuesta innovadora de las Reservas de la Biosfera que combinan un núcleo protegido junto a otro intervenido adjunto, para facilitar su comparación. El éxito del modelo dinámico, investigador, orientado a resolver problemas, contrastaba con el arcaizante estilo de los Parques Nacionales, planteados por la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) como espacios cerrados al intercambio y limitados en su acceso público. Las Reservas de la Biosfera del Programa MaB (más de 450 en la actualidad), atrajeron el interés de los países en desarrollo como herramientas para insertar en un modelo de conservación sus legados culturales y sentar las bases de una explotación racional y un turismo de naturaleza. Además se convirtieron en una red de formación, experimentación y obtención de datos entre países, creándose mecanismos de coordinación como el EUROMAB o el IBEROMAB.

La *Cumbre de la Tierra* de Río en 1992 marcó un hito. Las preocupaciones ambientales adquirieron una formulación política por medio de seis nuevos Convenios internacionales. Desde entonces se han reforzado la preocupación ambiental y la colaboración internacional en los temas ambientales. Para la biodiversidad, el Convenio de Diversidad Biológica, suscrito por 182 países, y en

vigor desde 1993, es el más importante. Exige a los signatarios que establezcan una estrategia de gestión de la diversidad e informen sobre su aplicación.

El convenio más debatido ha sido el de Cambio Climático, suscrito por 186 países y en vigor desde 1994. El Protocolo de Kioto de 1997 articula un mecanismo de reparto de emisiones para no exceder el nivel de 1990. Su entrada en vigor en 1994, al superarse el 60% de las emisiones, ha sido posible gracias a la postura de la UE y el apoyo final de Rusia, contando con la oposición de Estados Unidos de Norteamérica, donde no obstante varios estados han introducido normativa restrictiva de las emisiones.

Para proteger la Biodiversidad de grupos sensibles, especialmente vertebrados terrestres, un acuerdo importante ha resultado CITES (*Convention on International Trade in Endangered Species*), reduciendo el comercio ilegal de animales vivos, sus productos o los objetos fabricados con ellos. A medida que en los aeropuertos de los países occidentales (UE, USA), se ha controlado la entrada de animales protegidos y de sus productos (pieles, adornos), las vías comerciales se han reducido. Operan las redes de contrabandistas, como las de cazadores furtivos de especies protegidas, pero la protección ha mejorado.

Otras iniciativas de cooperación internacional buscan objetivos ambientales como Códigos de conducta comercial y funcionamiento ambiental, la *Guía* de la OCDE, CERES, EMAS, de la UE o las herramientas de auditoria ambiental ISO 14000, la *Global Reporting Initiative* (GRI). Kofi Annan, cuando era Secretario General de Naciones Unidas, propuso el *UN Global Compact 2000*, un conjunto de nueve principios referidos a los derechos humanos, el trabajo y el medio ambiente.

El modelo económico occidental compartido por Estados Unidos y Canadá, la Unión Europea, Australia, Japón, Rusia, también aunque de lejos, por Mercosur, China y la Unión India, se fundamentan en el impulso a la actividad económica. Se realiza por medio de la oferta energética de bajo precio y elevado impacto, la creación estatal de infraestructuras, la expansión del mercado interior y la apertura de los mercados mundiales. Facilidades a la obtención de materias primas, a la fabricación y colocación de productos en los mercados convergiendo hacia un mercado mundial. Mayores demandas de espacio agrícola intensivo, urbano e industrial. Demanda no atendible de combustibles, de acero, de cemento, de autopistas de la información. De transporte, de tráfi-

co. Demandas de energía, de agua, de petróleo, gas y carbón, de madera...

Atender estas demandas vacía de contenidos a las propuestas de sostenibilidad. Las administraciones proclaman interés ambiental pero apoyan sin reservas el desarrollo sostenido. El desarrollo ambientalmente sostenible que proponía *Nuestro futuro común* (World Commission, 1987), era, ha sido, una opción compatible con una pasable conservación de la biodiversidad planetaria. Las tendencias actuales sólo consolidarán jirones del legado evolutivo (Vitousek *et al.*, 1997, Smith, 2002). Y agravan la situación de aproximadamente un cuarto de la humanidad, confinado entre el desarrollo precario y la pobreza.

La valoración utilitarista de los ecosistemas, cuantificando económicamente sus servicios, fue iniciada por Robert Costanza y un amplio grupo (Costanza *et al.*, 1997). Aunque contestada por otros autores especialmente en lo metodológico (Masood y Darwin, 1998), amenaza con ganar la partida. El papel económico de los ecosistemas parece el principal argumento para su conservación en las sociedades industriales. Y sin duda lo es para su explotación en las sociedades rurales no industriales. Su análisis económico es el único posible en el nivel de desarrollo en que se desenvuelven y la falta de apoyo de las sociedades ricas. Han sido las contribuciones desde el sector económico (*Catastrophe*, Richard Posner, 2004; *Informe*, Nicholas Stern, 2006) y político (*Documental*, Al Gore, 2006) los que han desencadenado en 2006 y 2007 el interés social y de los medios de comunicación por las secuelas del cambio climático.

Según Valiela y Bowen (2004) y Thomas *et al.* (2004) el progresivo calentamiento global modifica ya los hábitats de algunas especies sensibles. En el futuro se multiplicarán los ejemplos, pero las poblaciones no podrán alcanzar los nuevos hábitats adecuados porque las barreras que producen fragmentación en los continentes se lo impedirán. Esta consecuencia es particularmente alarmante para las especies asociadas a espacios protegidos rodeados de superficies de cultivos intensivos, emplazamientos industriales, urbanos o pasillos de infraestructuras. Una posibilidad favorable, de signo contrario, es que las especies evolucionen con suficiente rapidez para persistir en sus actuales áreas biogeográficas alterando sus respuestas por medio de cambios genéticos. O establezcan nuevos mutualismos. Las especies silvestres de nuestras ciudades, desde los gorriones a los protozoos del alcantarillado, están mantenidos por regulación cultural. Las bacterias legioneláceas han

encontrado en los equipos de aire acondicionado un medio idóneo. Pueden estar apuntando hacia la nueva *Biosfera humanizada*.

El abandono rural

Comparando las orillas N y S de Mediterráneo occidental, es perceptible el contraste. Las secuelas del abandono rural afectan al paisaje, la cultura, los recursos, las poblaciones humanas y los sistemas naturales. En España en zonas rurales de acceso difícil y limitaciones a la producción o barreras para el acceso al mercado de productos agrícolas y ganaderos (Pirineos, Cordillera Cantábrica y Montes de León, Sistema Ibérico, Alpujarra), se ha producido un vaciado demográfico (García Ruiz *et al.*, 1995). Ha tenido lugar el abandono de los cultivos difíciles, como las terrazas en laderas pendientes, poco susceptibles a la mecanización. El proceso es común a otros países del arco mediterráneo (Francia, Italia, Grecia) y a sus islas. También se ha producido en las islas atlánticas de los países europeos donde la economía ha abandonado el sector primario por el de servicios, orientado al turismo. Lanzarote o Fuerteventura en el archipiélago Canario evidencian un vacío de la explotación tradicional que ha dejado la mayor parte de su superficie sin las intervenciones que mantenían su paisaje y diversidad, sometiendo la fauna y flora de las islas a un cambio inminente.

La superficie agrícola se había mantenido en España muy estable en torno a los 20 millones de hectáreas durante el siglo XX. En la década 1990-2000 perdió un 10% a pesar de la puesta en cultivo de nuevas superficies. La intensificación agrícola ha reducido con agroquímicos la fauna y flora asociada a cultivos o ha empleado nuevos sustratos, plásticos e invernaderos, etc. (Gascó *et al.*, 2002). En 2005 la superficie de pastizales en España suma 74.500 Km², la mitad arboladas y la de vías pecuarias alcanza 4.250 Km², conteniendo comunidades de excepcional diversidad (CIBIO, 2001). Su pérdida por abandono supondrá un grave impacto.

Las subvenciones de la política agraria comunitaria podrían ayudar a resolver el problema, favoreciendo algunos cultivos o explotaciones que reprodujeran los efectos de las tradicionales y limitando el apoyo a otros basados en la intensificación.

La política de protección de hábitats de la UE (*Proyecto Natura 2000, Estrategia Hábitat*), trata de conservar los medios y comunidades amenazados, como los de agricultura y ganadería tradicionales. La Directiva Europea 92/43/CEE que crea la *Red Natura*

2000 identifica 170 hábitats naturales para someter a protección. Administraciones autonómicas y central necesitan integrar la dimensión ambiental en todas sus políticas, de lo contrario las contradicciones minan la calidad ambiental y la biodiversidad. Los LIC (*Lugares de Interés Comunitario*) son la expresión espacial de la Red que salvaguarda los hábitats y necesitan innovar la política de conservación ya que buena parte de ellos han estado preservados por la explotación tradicional.

Hasta ahora las administraciones ambientales han asumido la conservación en forma parecida a la que inspiró la creación de los Parques Nacionales hace 135 años: cerrar un territorio a la dinámica social esperando así preservarlo en el futuro. La estrategia de aislamiento es insuficiente para la gestión de la biodiversidad. La adquisición por el Estado de todo el espacio merecedor de conservación supone excesiva carga económica y una costosa gestión.

Sin renunciar a los espacios protegidos convencionales, la sociedad está madura para compartir la conservación de la biodiversidad. La valoración contingente de los activos naturales ha mostrado que está dispuesta a contribuir para conservarlos. Con toda probabilidad estará gustosa de proteger alguna especie o comunidad que se encuentre en una propiedad suya. La biodiversidad ofrece ejemplos de comunidades, especies, razas singulares o únicas en un territorio pequeño, que a veces es privado.

La teoría ecológica ayuda a reducir los conflictos entre uso del territorio y diversidad (Luck *et al.*, 2004) y a sentar las bases de nuevas prácticas de conservación de los paisajes y de biodiversidad (Fisher *et al.*, 2006). Y a su restauración, transformada en un reto social por la creciente percepción ambiental, en España, la Unión Europea y un creciente sector mundial (Garmendio, 2004, *Worldwatch*, 2003). González Bernáldez, en un texto maduro, lleno de sugerencias, que tituló *Invitación a la Ecología* (1985), acerca al lector la Biosfera enlazando conocimiento y percepción. Luck y colaboradores (Luck *et al.*, 2004) plantean un reequilibrio entre sociedad y biodiversidad de la biosfera; Léster R. Brown propone un plan (Plan B) para reorientar nuestro modo de vida a escala mundial (Brown, 2006).

En el 2004, el Parlamento Europeo solicitó al Consejo de las Academias de Ciencias de Europa (EASAC, *European Academies of Science Advisory Council*) una revisión de las políticas de conservación de la Biodiversidad. Coordinadas por la Royal Society las Academias han elevado en 2005 un informe (*European*, 2005),

examinando un centenar de indicadores de diversidad sobre los que existe información científica y capacidad técnica para implementarlos. Permite disponer de valoraciones objetivas sobre los cambios que la diversidad sufre en el ámbito europeo. Probablemente el informe sea el germen de una gestión sostenible de nuestra diversidad en Europa y sus indicadores se extiendan a otras regiones mundiales para avanzar en la percepción de los impactos en la biodiversidad planetaria.

We are privileged and burdened to live during the era when humans have become a dominant force on Earth (Tilman, 1999, pág. 1471).

7. LAS ACADEMIAS EN LA SOCIEDAD AMBIENTALISTA

La Real Academia de Ciencias, como se ha recordado en los primeros apartados, se ha incorporado plenamente a los temas ambientales, multiplicando en las dos últimas décadas sus actividades sobre los recursos naturales, su gestión y la conservación.

La demanda ambiental de la sociedad se desarrolla con vigor y trasciende los aspectos conservacionistas para permear la sensibilidad hacia mayor calidad de vida, abatimiento de impactos ambientales y la preservación de patrimonio natural y el paisaje. Y a la vez, en una profunda contradicción, la satisfacción de demandas energéticas, de materiales, de bienes y servicios, de agua, de eliminación de residuos y vertidos. La intensificación de las explotaciones del sector primario hace marginales a grandes extensiones donde la implantación de equipos avanzados (invernaderos, naves para ganado, grandes insumos, servicios), es difícil o el acceso de su producción al mercado (industrias de transformación, línea de frío, dispatching, vías de comunicación), es problemático. El mundo rural con su elevada carga cultural, colapsa en la globalización desencadenando su abandono tantos fenómenos ecológicos como su intensificación (Solbrig *et al.*, 2001; Terradas, 2006).

Las Academias de Ciencias tienen una tarea de gran calado abordando la crisis del crecimiento de nuestra sociedad en la Biosfera limitada. El planteamiento lúcido de los temas sectoriales, el establecimiento de conexiones, la documentación sólida de los procesos, permitirán orientar a la sociedad y situar la política en un rumbo compatible con el equilibrio de la Biosfera. Esta Real Academia de Ciencias ha tomado esta tarea activamente en la última década. Debe seguirla.

Las Academias de Ciencias, en colaboración con otras Academias más alejadas en su temática, deben acometer una tarea trascendente de revisión del pensamiento occidental. El fundamento ético de nuestra cultura tecnológica se corresponde con otros niveles culturales cuando las posibilidades de acceso a la energía a los materiales y la información eran una fracción de las actuales y la Biosfera se veía poco alterada por la actividad humana. Una revisión contando con una Ciencia capaz de generalizaciones y síntesis sobre la materia, la energía y la organización, una Tecnología expansiva y una población humana creciente e interconectada en una Biosfera limitada. La situación actual con valoraciones económicas dominantes es insuficiente, porque como resume Eric A. Davidson en su libro (Davidson, 2001), *no se puede comer el producto nacional bruto*. Y porque no ayuda a la población menos desarrollada de nuestra especie humana para mejorar sus expectativas de vida. Al contrario, la aliena, borra la esperanza de las comunidades humanas postergadas.

Las grandes cuestiones: *quiénes somos, de dónde venimos, a dónde vamos*, necesitan ser formuladas ahora y resueltas en una clave global. Global en lo conceptual y global en lo humano. Las Academias representan el legado del conocimiento en su forma dinámica, dispuesto a interactuar con la sociedad para iluminar trayectorias de futuro. Un porvenir que ahora sabemos unitario *Nuestro común futuro* (World, 1987). La sospecha de estar en los albores de un mundo nuevo (Mayor Zaragoza, 2000), de una cuarta oleada, más alta que la tercera precedente cuyas consecuencias sociales describía Toffler (Toffler, 1990).

La brecha entre el lenguaje común y el científico se agranda y conduce a incomunicación entre la sociedad y quienes se sitúan en el frente del conocimiento. Charles Percy Snow, físico y escritor, denunciaba este inquietante futuro en *The Two Cultures and the Scientific Revolution* (Snow, 1959), proponiendo más tarde la necesidad de convergencia en una tercera cultura sintética. El riesgo no es el divorcio de las jergas frente al lenguaje, es el de la sociedad frente a su papel en la Biosfera. El gran peligro para la Humanidad *ce n'est pas le développement de la connaissance. C'est l'ignorance*. (Jacob, 2000, pág. 220).

Las Academias no operan en fragmentos nacionales o de saber sectorial; aspiran al debate global del futuro colectivo explorando los límites del conocimiento. La Biosfera, la Vida, su diversidad, renuevan el desarrollo científico ofreciendo horizontes no sospechados a medida que nos aproximamos a las fronteras de lo cono-

cido. Citando a Ilía Prigogine: *No podemos prever el futuro, pero podemos prepararlo.*

El cambio climático y sus secuelas de elevación marina, cambios en la agricultura y los servicios, extinciones e introducciones biológicas, colapso de las culturas tradicionales, acumulan las demandas en una sociedad poderosa en tecnología y pobre en orientación.

La Diversidad, el Don de la Vida al planeta, renueva el paisaje biológico y ha asimilado los cambios que le impusieron el Sol, los movimientos de la Tierra y el azar de los cuerpos celestes que llegaron a impactar. Ahora, trata de asimilar el quehacer humano.

La Diversidad Biológica me ha servido en el Discurso como pretexto para una reflexión científica sobre la Vida, la Ecología, la Evolución y nuestro futuro como sociedad planetaria.

Al concluir, quiero dejar constancia de mis compañeros en esta andadura sobre la Biosfera que ha constituido y también ha ocupado, mi vida.

Al comienzo de mis palabras he agradecido el empeño de mis maestros, en especial a Fernando González Bernáldez, Pere Montserrat, José Malato Beliz, Robert M. M. Crawford, y a Emiliano Aguirre.

Mi familia y mis amigos me han impulsado en la carrera científica. En primer lugar mi padre, Francisco García Díaz, Físico y Matemático, agudo observador de la Naturaleza. Mi esposa, Marisa Bouzas, Médico, lectora crítica de mis manuscritos, que con nuestros hijos Francis, Rocío, Eva y Manolo, me ha acompañado tantas veces en las campañas de muestreo. Y tres científicos destacados que me han permitido compartir su pasión por la Ciencia: Manuel Losada, Jacobo Cárdenas y Enrique Cerdá.

Dejo constancia de quienes conmigo han construido el avance científico midiendo, analizando, discutiendo y, finalmente, publicando y editando. Afortunadamente la lista es tan diversa como han sido las colaboraciones y dejaré constancia de los coautores con los que he publicado.

Francis García Bouzas, Manuel García Bouzas, Luis Ramírez Díaz, Ángel Ramos, José Luis Prats, Fernando González Bernáldez, Catherine Levassor, José Merino, José Carlos Escudero, Francisco

Díaz Pineda, Antonio Gómez Sal, Carlos Granado, Juan Fernández Haeguer, Manuel Enrique Figueroa, Cástor Guisande, José Luis Doncel, Juan Armengol, Julia Toja, Manuel Sánchez Díaz, Manuel Castells, Josefina Cruz, Emilio Custodio, José Luis González Vallvé, Vicente Granados, Ana Magraner, Carlos Román del Río, Manuel Losada, José Luis Manzanares, José Luis López Campos, José Antonio Valverde Gómez, Emilio Galán Huertos, Carlos Herrera Maliani, Enrique Balcells, Javier Castroviejo, Fernando Hiraldo, Teodoro Marañón, Regla Alonso, Antonio Pou Royo, Margarita Basanta, José Antonio Hernando, Mari Cruz Díaz Barradas, María Zunzunegui, Rosario García Mora, Juan Bautista Gallego, Ángel Martín Vicente, Rocío Fernández Alés, Fernando Sancho Royo, Amadora Rodríguez Ruiz, Lourdes Encina Encina, Juan Carlos Muñoz Reinoso, Laura Serrano, Daniel García Sevilla, Raquel Fernández Lo Faso, Leonor Álvarez Cansino, Mari Paz Esquivias Segura, Alicia Clavijo, Sara Muñoz, Ana Basanta Alves, Laura Fernández Baco, Pilar Martínez Albaigar, Mercedes Casal, Ana Cabaneiro Albadalejo, Cipriano Marín, María Dolores Galindo, José Antonio García Sánchez, Teresa López Peral, Narciso Mazuelos, Juan Jáuregui, Francisco Aguilar, Claudia Zavaleta de Sautu, Manuel Granados Corona, Juan Carlos Rubio, Tomás Azcárate, Cristina Herrero, Borja Cardelús, Marco Antonio Mateos, Roger Orellana, Reyes Tirado, Helena Cota, Antonio Torres, Antonio Soler, Carmelo Escot, Emiliano Mellado Álvarez, José Luis Prenda, Pilar Díaz Guervós, Concha De la Hera, Enrique Alés, Ángel Gil Criado, Helios Sanz Ollero, José Antonio Hernando, Ovidio Merino, Rafael Moreno, José Luis Rubio, Alicia Chaparro, Federico Gavira Ruiz, Javier Limón, Irma Vela de Pablos, Mercedes Ródenas Lario, Fátima Sepúlveda, Rosa Cintas, Encarna Núñez Olivera, José María Medialdea, Carlos Ley, Manuel Olías, José Benavente, Javier Cruz Sanjulián, Rocío de Juan, José María Arenas Cabello, Domingo Jordano, Juan Rivas, Juan Ramón López y Luis Zerpa, Gonzalo Castillo, Andrés Villanueva, Antonio Pereira, Juan Carlos Ribero, Ramón Martín Mateo, José María Baldasano, Robert M. M. Crawford, Eddy van der Maarel, Anthony T. Williams, Peter Moore, Anthony Stevenson, R. Curr, Marta Collantes, Claude Allier, David Wishart, Michael Smart, Jean Paul Gaudemar, Georgina Mace, Ben Delbare, Ikka Hanski, Jerry Harrison, Henrique Pereira, U. Simeone, José Alveirinho Dias, Allan Watt, January Weiner, John Murlis, Mustafá Lamrani Alauí, Fátima Ain Lhout, Luciana Carotenuto, Otilia Correia, Manuel Gonçalves Pinto, Héctor D. Ginzo, Maria Adlagisa Cruz Carvalho, Juan Anchorena, Rachid Yigouti, Prolet Pichmanova, Marisa Moreno Casasola y Marisa Martínez, por ahora.

Reivindicación

Como punto final, en este 2007 declarado Año de la Ciencia, desearía reivindicar la satisfacción de practicarla. De conocer, de comprender, de descubrir. De demostrar. Como expresa el Profesor Santiago Grisolia (Grisolia, 2007) de *vivir para la Ciencia*.

En los medios de comunicación aparece con frecuencia la expresión *creación literaria*; a veces la de *pasión artística*. Poco se menciona la *creación científica*, mucho menos la *pasión*. Se aplican a la tarea científica otras voces: producción, logro, contribución..., pero vista desde dentro creo que se trata de una *creación apasionada*.

Ante este auditorio de científicos ilustres, creadores apasionados, me gustaría dejar constancia que la Ciencia:

*se crea, desde la observación y la reflexión,
se enriquece y depura, con la discusión y la experimentación,
se comparte, con la publicación y con la aplicación,
se trasmite, con la enseñanza y con la dedicación,
y se disfruta, por los científicos,
como parte inseparable de la propia vida.*

EPÍLOGO

Mientras me dirigía a ustedes han sucedido cambios medibles en la diversidad planetaria. Ha aumentado nuestra población de 6.585 millones en otras 8.300 personas. Han avivado 5,83 millones de pollos destinados a satisfacer nuestro apetito de Gargantúas y se ha reducido la superficie forestal en 1,8 Km² para fabricar nuestros muebles. Hemos emitido a la sufrida atmósfera 2,85 Mt de CO₂.

Hemos recibido en el Planeta 1,77 10¹⁷ Wh, 1,77 10⁵ TWh de energía radiante solar, que hemos retornado al espacio exterior en onda larga. El envío energético a la Tierra ha supuesto para el Sol una pérdida de materia de unas 3,5 t durante la hora de emisión; no es mucho para la estrella amiga. Este aumento de entropía del flujo energético ha permitido disminuirla en algunos lugares privilegiados de la Biosfera donde las comunidades se han reorganizado un poco más. Un ingente número de microorganismos se han dividido, han esporulado, gemado, germinado. Otros, más complejos, han polinizado, fecundado, puesto, avivado, germinado. Han

tenido lugar recombinaciones y mutaciones que van a representar para algunas líneas evolutivas (que todavía no lo experimentan), la puerta a un futuro diferente. Otras se han acercado, un poco más, a su próxima extinción.

En algún laboratorio, una bióloga molecular ha insertado una secuencia de genes en el genoma de otra línea evolutiva, creando un organismo enteramente novedoso. En el laboratorio de un Museo de Ciencias un taxónomo elige, sonriente, nombre para bautizar la especie que ha descubierto. Al realizar un censo de aves en un bosque, un ecólogo encuentra, satisfecho, una población nueva de una especie amenazada. La Biodiversidad, durante esta hora que la hemos glosado, se expande con la investigación.

Impulsada por el Sol, la Biosfera y su Biodiversidad, incluida la especie humana, han dado un pequeño paso por el misterioso camino del tiempo.

He dicho.

REFERENCIAS

- Academia (Real) de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (2000): *Horizontes Culturales*, 1998, Madrid.
- Acot, P. (1990): *Historia de la Ecología*. Taurus Bolsillo. Barcelona, 271 pp.
- Adis, J. (1990): «Thirty millions arthropod species-too many or too few?» *J. Tropical Ecology*, 115-118.
- Aguirre, E. (2002): «Crisis ecológicas y evolución humana». En: *Horizontes Culturales. Las fronteras de la Ciencia*. Real Academia de Ciencias/Espasa. Madrid, 139-154.
- (2003a): «Evolución del orden Primates y su contexto ecológico». En: E. Jiménez Fuentes y J. Civis Llovera (Eds.), *Los vertebrados fósiles en la historia de la Vida. Excavación, Estudio y Patrimonio*. Ediciones Universidad de Salamanca: 309-320.
- (2003b): «Messiniense: compleja y grave crisis ecológica». *Estudios Geológicos*, 59 (1-4): 205-212.
- Aguirre Enríquez, E. (2000): *Evolución Humana: Debates actuales y vías abiertas. Discurso de Ingreso*. Contestación de Pedro García Barreno. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- (Ed.) (2005): *La biodiversidad humana*. Simposio Internacional.

- Ain Lhout, F.; Díaz Barradas, M. C.; Zunzunegui, M.; Rodríguez, H.; García Novo, F. y Vargas, M. A. (2004): «Seasonal differences in photochemical efficiency and chlorophyll and carotenoid contents in six Mediterranean shrub species under field conditions». *Photosynthetic*, 42(3): 339-407.
- Albareda Herrera, J. M. (1942): «La Edafología, integración de las Ciencias Naturales. Discurso de inauguración del Curso», *Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Madrid.
- Alcocer, J. A. (2004): «Tendencias evolutivas de los vertebrados en las islas». En: Fernández Palacios, J. M, y Morici, C., Eds., *Ecología insular/Island ecology*, AEET-Cabildo Insular de la Palma: 277-304.
- Alfazairy, A. (2004): «Antimicrobial activity of certain essential oil against hindgut symbionts of the drywood termites *Kalotermes flavicollis* Fabr and prevalent fungi on termite infested wood». *J. Applied Entomology*, 128(8): 554-560.
- Alonso de Herrera, 1513, *Agricultura*.
- Alves Palmeiro, M. A. (1994): «Variação de diversidade ecológica numa paisagem em transformação». *Dissertação de Doutorado*. Universidade de Evora, 502 pp.
- Amaral Zettler, L. A.; Gómez, F.; Zettler, E.; Keenan, B. G.; Amiss, R. y Sogin, H. L. (2002): «Heavy metal and acid loving eukariotes from Spain River of fire». *Nature*, 417: 137.
- Anales de Historia Natural* (edición facsímil, 1993), octubre de 1799 a mayo de 1804. Desde 1800 se denomina *Anales de Ciencias Naturales*. 21 números en 7 vols. Imprenta Real Madrid. Edición facsímil: Secretaría General del Plan Nacional de I+D. Madrid, 3 vols.
- Andrés Tubilla, T. y Lázaro Ibiza, B. (1882): «Distribución geográfica de las Columníferas de la Península Ibérica». *Trabajos Sociedad Linneana Matritense* 3: 25-33.
- Andrewartha, H. G. y Birch, L. C. (1954): *The distribution and abundance of animals*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Aphalo, P. J. y Ballare, C. L. (1995): «On the importance of information acquiring systems in plant-plant interactions». *Functional Ecology*, 9: 5-14.
- Arévalo y Baca, J. (1882): «Aves de España». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, *Memorias*, 11.
- Armstrong, F. A. J. y Schindler, D. W. (1971): «A preliminary chemical characterization of waters in the Experimental Lakes Area (ELA), northwestern Ontario». *J. Fish. Res. Board Can.*, 28: 171-187.
- Aro (1861): «Distribución geográfica de las familias de las plantas Crucíferas, Leguminosas, Rosáceas, Salsoláceas, Amarantáceas, Coníferas

- y Gramíneas de la Península ibérica». *Memorias, Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 5: 460.
- Axler, R. P.; Gersberg, R. M. y Goldman, C. R. (1980): «Stimulation of nitrate uptake and photosynthesis by molybdenum in Castle Lake, California». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 707-712.
- Baker, B. W.; Ducharme, H. C.; Mitchel, D. C. S.; Stanley, T. R. y Peinetti, A. H. P. (2005): «Interaction of beaver and elk herbivory reduces standing crop of willow». *Ecological Applications*, 15(1): 110-118.
- Balée, W. (Ed.) (2002): *Advances in Historical Ecology*, Columbia University Press, New York, 429 pp.
- Ball, P. (1999): *H2O A biography of water*. Phoenix, The Guernsey Press, Guernsey, 372 pp.
- Baratas, A. y Fernández, J. (1998): «Aproximación Histórica a la Real Sociedad Española de Historia Natural». *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Segunda época*. Madrid: 1-260.
- Barbault, R. (2000): «Ecology, a science in the midst of society». *Web Ecol.*, 1: 48-53.
- Barnes, R. S. K. (1998): *The diversity of living organisms*. Blackwell Publishing, UK, 345 pp.
- Bary de, H. A. (1869): *Die Erscheinung der Symbiose*. Estrasburgo.
- Basanta Alves, A. y García Novo, F. (1986): «Ecosistemas degradados del SE de Almería: Estructura del matorral. Proyecto Lucdeme II». *Monografía 47*. ICONA. Madrid: 35-56.
- Basanta Alves, A.; García Novo, F. y Cabaneiro Alvadalejo, A. (1983): «Pastizales seminaturales en ecosistemas perturbados de Sierra Morena». *Pastos*, 12(1-2): 21-33.
- Bascompte, J.; Jordano, P.; Meilan, C. J. y Olesen, J. M. (2003): «The nested assembly of plant-animal mutualistic networks». *Proc. National Academy Science*, 100: 9383-9387.
- Bases Científicas de la Protección de los humedales* (1998). Número monográfico. *Rev. R. Acad. Cienc. Exact. Fis. Nat. (Esp.)*: 92.
- Beals, K. L. y Kelso, A. J. (1975): «Genetic variation and cultural evolution». *American Anthropologist*, 77(3): 566-579.
- Benabid, A. (2000): *Flore et ecosystems du Maroc Evaluation et preservation de la diversité*. Ed. Ibis Press, París, 359 pp.
- Bennet, C. F. (1978): *Man and Earth ecosystems*, Wiley, New York, 331 pp.
- Bergman, B. y Osborne, B. (2002): «The *Gunnera-Nostoc* symbiosis». *Biology and environment: Proc. R. Irish Acad.*, 102 B1: 35-39.

- Bermúdez de Castro, J. M.; Díez, J. C.; Mosquera, M.; Nicolás, M. E.; Pérez Pérez, A.; Rodríguez, J. y Sánchez Marco, A. (1995): «El nicho ecológico de los homínidos del Pleistoceno medio de Atapuerca». *Complutum* 6: 9-56.
- Bertalanffy-Von de, L. (1968): *General System Theory: foundations, development, applications*. G. Brazillier, Nueva York. Resumen y traducción de 1945. Zu einer allgemeiner Systemlehre *Blatter fur Deutsche Philosophie*, 18.
- Bolívar, I. (1915): *Discurso de Ingreso*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid.
- Bowles, W. (1782): *Introducción a la Historia Natural y a la Geografía de España*. Madrid.
- Braun Blanquet, J. (1928): *Pflanzensociologie. Grundzlage der Vegetationskunde*. Springer Verlag, Viena.
- Bray, J. y Curtis, J. T. (1957): «An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin». *Ecol. Monographs*, 22: 217-234.
- Briones, F. (2006): *Nanociencia, entre la Física y la Biología. Discurso de Ingreso*. Contestación de Antonio Hernando Grande. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid. 62 pp.
- Brown, L. R. (2006): *Plan B 2.0 Rescuing the plant under stress and a civilization in trouble*. WW Norton & Company, Nueva York. 365 pp.
- Brown P.; Sutikna, T.; Morwood, M. J.; Soejono, R. P.; Jatmijo Wayhu Saptomo, E. y Awe Due, R. (2004): «A new small-bodied hominid from the late Pleistocene of Flores, Indonesia». *Nature*, 431: 1055-1061.
- Buen del, O. (1883): «Apuntes geográficos botánicos sobre la zona central de la Península Ibérica». *Anales Soc. Española de Hist. Natural*, 12: 421-440.
- Bull, A. T. y Stach, J. E. M. (2004): «An overview on biodiversity-estimating the scale». En: A. T. Bull (Ed.). *Microbial diversity and bioprospecting*. ASM Press, Washington: 15-28.
- Buxó, R. (1997): *Arqueología de las Plantas*. Crítica, Barcelona, 367 pp.
- Cabero Dieguez, V. (1981): «La despoblación de la áreas de montaña en España y la transformación del hábitat». *Supervivencia de la Montaña*. MAPA, Madrid: 171-185.
- Cahan, S. H.; Julian, G. E.; Schwander, T. y Seller, L. (2006): «Reproductive isolation between *Pogomyrmex rugosus* and two lineages with genetic caste determination». *Ecology*, 87(9): 2160-70.

- Cambray, J. A. (2003): «Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries». En K. Martens (Ed.). *Aquatic Biodiversity. Hydrobiologia*, 500: 217-230.
- Candolle de, A. P. (1855): *Géographie botanique raisonnée*. Paris.
- (1874): «Constitution dans le règne vegetal de groupes physiologiques applicables à la géographie ancienne et moderne». *Archives des sciences de la Bibliothèque Universelle*, mayo.
- Carpenter, E. J. y Janson, S. (2000): «Intracellular cyanobacterial symbionts in the marine diatom *Climacodium fraudenfeldianum*». *J. Phycol.*, 36: 540-544.
- Carpenter, S. R.; Chisholm, S. W.; Krebs, C. J.; Schindler, D. W. y Wright, R. F. (1995): «Ecosystem experiments». *Science*, 269: 324-327.
- Carson, R. (1962): *Silent Spring*. Houghton Mifflin. Boston.
- Casado, S. (1997): *Primeros pasos de la Ecología en España*. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación/Residencia de Estudiantes. Madrid.
- Casado, S. y Montes, C. (1992): «A short history of eighty years of Limnology in Spain». *Limnetica*, 8: 1-9.
- Castel, C. (1899): «Valor de los agentes que determinan la evolución y distribución de los vegetales en el Globo». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid. *Memorias*.
- Castellarnau, J. M. (1880): «Unidad del plan generativo del Reino vegetal». *Anales Soc. Española Hist. Nat.*, 1: 30-74.
- (1877): «Estudio ornitológico del Real Sitio de San Ildefonso y de sus alrededores». *Anales Soc. Española de Hist. Natural*, 6: 155-209.
- (1922): *Discurso de Ingreso*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- Castro Salazar, R. (1999): *Valuing the environmental service of permanent forest stands to the global climate*. UNEP. United Nations Environmental Program. México. FAO of the United States 1997 Estimating biomass and biomass change in tropical forests. N.º 134. Washington.
- Castroviejo Bolívar, J. (2004): *De familias géneros y especies. La eterna búsqueda de la estabilidad en la clasificación biológica. Discurso de Ingreso*. Contestación de Enrique Sánchez-Monje y Parellada. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid. 79 pp.
- Catálogo de Publicaciones de la Academia* (2000): Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid, 186 pp.

- Cavalli Sforza, L. y Cavalli Sforza, F. (1994): *Quiénes somos. Historia de la diversidad humana*. Dracontos, Barcelona.
- Cavanilles, A. J. (1791-95): *Observaciones sobre la Historia Natural, Geografía, Agricultura, Población y Frutos el Reyno de Valencia*.
- Ceballos, L. (1945): *Los matorrales españoles y su significación. Discurso de Ingreso*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- (1959): «Pasado y presente del bosque en la región mediterránea». *Conferencia de Inauguración de Curso*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid.
- Ceballos, L., y Ortuño, F. (1976): *Estudio sobre la vegetación y flora forestal de las Canarias Occidentales*. Cabildo Insular. Santa Cruz.
- Cendrero Uceda, A. (2003): *De la comprensión de la historia de la Tierra al análisis y predicción de las interacciones entre seres humanos y medio natural. Discurso de Ingreso*. Contestación de Adriano García-Loygorri Ruiz. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid. 77 pp.
- Chase, J. M. (2003): «Community assembly: when should history matter?» *Oecologia*, 136: 489-498.
- Chaves, M. M. y Pereira, J. S. (2003): «Respuestas de las plantas al estrés múltiple y la habilidad de enfrentarse a un ambiente cambiante». En: H. M. J. Reigosa, N. Pedrol y A. Sánchez Moreiras (Eds.). *La Eco-fisiología Vegetal: una ciencia de síntesis*. Paraninfo Madrid: 577-602.
- Chebez, J. C. (1994): *Los que se van. Especies argentinas en peligro*. Albatros. Buenos Aires. 604 pp.
- Childe, V. G. (1936): *Man makes itself*. The Rationalist Press Association Ltd., Londres.
- Chivelet, J. M. (1999): *Cambios climáticos. Una aproximación al sistema Tierra*. Mundo Vivo Libertarias. Madrid. 324 pp.
- CIBIO (2001): *Biodiversidad en Pastos*. Alicante. 704 pp.
- Clavijo, A.; Díaz Barradas, M. C.; Zunzunegui, M.; Ain Lhout, F.; Álvarez Cansino, L.; Correia, O. y García Novo, F. (2003): «Conservação de *Corema album* no litoral atlântico da península ibérica: a influência de dispersores animais na regeneração natural». *Revista de Biologia (Lisboa)*, 21: 43-56.
- Clemente, S. de R.: *Historia Natural del Reino de Granada*. 8 vols. Manuscritos. Archivo del Real Jardín Botánico de Madrid.
- Clemente Salas, L. (1998): *Los suelos del Parque Nacional de Doñana*. Monografías. Parques Nacionales. Madrid.

- Clements, F. E. (1905): *Research methods in Ecology*. Lincoln. Nebraska.
- (1916): *Plant succession*. Carnegie Institution. Publication 242. Washington.
- CLUSTAN (1970): *Cluster analysis Programs* by David Wishart. The University of St Andrews, St Andrews.
- Club de Roma (1972): *The Limits to Growth*. Autores: D. Meadows *et al.* Universe Books. New York.
- Coca Pérez, M. (1999): «Efectos de la intervención humana y de los factores ambientales sobre la vegetación del alcornocal en el Parque Natural de “Los Alcornocales” (Cádiz-Málaga)». *Tesis Doctoral*. Universidad de Sevilla.
- Coca, M. (2003): «Modelo de extinciones locales bajo presión humana», en García Novo, F.: «Biodiversidad y conservación de especies». *Rev. R. Acad. Cienc. Exact. Fis. Nat. (Esp.)* 97(1): 15-28.
- Colmeiro, M. (1861): «Los movimientos de las hojas y flores de algunas plantas con motivo del eclipse de sol de 1860». *Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Memorias*, 5: 193-203.
- Connell, J. H. (1980): «Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past». *Oikos*, 35: 131-138.
- Connell, J. H. y Orians, E. (1964): «The ecological regulation of species diversity». *American Naturalist*, 98(903): 399-414.
- Connell, J. H. y Slatyer, R. O. (1977): «Mechanisms of succession in natural communities and their role in community ecology». *American Naturalist*, 111: 1119-1144.
- Conway, P. y McInnes, S. J. (2005): «Exceptional tardigrade-dominated ecosystems in Ellsworth Land, Antarctica». *Ecology*, 86(2): 519-527.
- Cordero Rivera, A. (2003): «Trends in the evolution of Ecology: “Spain is different”». *Web Ecology*, 4: 14-21.
- Corliss, J. O. (1999): «Biodiversity and numbers of species of protists». En: P. Raven y T. Williams (Eds.). *Nature and Human Society: The quest for a sustainable World*. National Academy Press. Washington. Citado por Finlay y Esteban, 2001.
- Costanza, R. y Jorgensen, S. E. (Eds.) (2002): *Understanding and solving environmental problems in the 21st century*. Elsevier. Amsterdam. 324 pp.
- Costanza, R. (1989): «What is ecological economics?» *Ecological Economics*, 1: 1-7.
- (1997): *Frontiers In Ecological Economics: Transdisciplinary Essays* of Robert Costanza. Edward Elgar, Cheltenham. 491 pp.

- (2001): «Visions, values, valuation and the need for an ecological economics». *BioScience*, 51: 459-468.
- (2003): «A vision of the future of science: reintegrating the study of humans and the rest of nature». *Futures*, 35: 651-671.
- Costanza, R. y King, J. (1999): «The first decade of ecological economics». *Ecological Economics*, 28: 1-9.
- Costanza, R.; Andrade, F.; Antunes, P.; van den Belt, M.; Boersma, D.; Boesch, D. F.; Catarino, F.; Hanna, S.; Limburg, K.; Low, B.; Mollitor, M.; Pereira, G.; Rayner, S.; Santos, R.; Wilson, J. y Young, M. (1998): «Principles for sustainable governance of the oceans». *Science*, 281: 198-199.
- Costanza, R.; Daly, H.; Folke, C.; Hawken, P.; Holling, C. S.; McMichael, A. J.; Pimentel, D. and Rapport, D. (2000): «Managing our environmental portfolio». *BioScience*, 50: 149-155.
- Costanza, R.; d'Arge, R.; de Groot, R.; Farber, S.; Grasso, M.; Hannon, B.; Naeem, S.; Limburg, K.; Paruelo, J.; O'Neill, R. V.; Raskin, R.; Sutton, P. y van den Belt, M. (1997): «The value of the world's ecosystem services and natural capital». *Nature*, 387: 253-260.
- Costerton, J. W.; Geesey, G. C. y Cheng, K. J. (1978): «How bacteria stick». *Scientific American*, 238: 86-95.
- Crawford, R. M. M.; Wishart, D. y Campbell, R. M. (1970): «A numerical analysis of high altitude scrub vegetation in relation to soil erosion in the Western Cordillera of Peru». *J. Ecology*, 58: 173-181.
- Crosby, A. W. (1972): *The Columbian exchange Biological and cultural consequences of 1492*. The Greenwood Press, Westport.
- (1986): *Ecological imperialism: The biological expansion of Europe, 900-1900*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cowles, H. C. (1899): *The ecological relations of the vegetation the sand dunes of lake Michigan*. The University Press, Chicago.
- Crumley, C. L. (Ed.). (1994): *Historical Ecology Cultural knowledge and changing landscapes*. School of American Research Press, Santa Fe.
- Cumberland, K. B. (1962): «Climatic change or cultural Interference? New Zealand moahunter times». En: *Land and Livelihood: Geographical essays in honour of George Jobberns*, N.Z. Geographical Society. Christchurch: 124-135.
- Davidson, E. A. (2000): *You can't eat GNP. Economics as if ecology mattered*. Perseus publishing Cambridge Mass. 247 pp.
- Dawkins, R. (1985): *The blind watchmaker*. Norton & Company. New York.

- Dayton, P. K. (1971): «Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community». *Ecological Monograph*, 41: 351-389.
- Dayton, P. K. y Hessler, R. R. (1972): «Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea». *Deep-Sea Research*, 19: 199-208.
- Dayton, P. K. y Tegner, M. J. (1984): «The importance of scale in community ecology: a kelp forest example with terrestrial analogs». En: P. Price, C. Slobodchikoff y W. Gaud (Eds.). *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. Wiley & Sons: 457-481.
- Candolle, A. P. de (1855): *Géographie botanique raisonnée*. Paris.
- (1874): «Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie ancienne et moderne». *Archives des sciences de la Bibliothèque Universelle*, mayo de 1874.
- de la Rosa, M. A.; Molina Heredia, F. P.; Hervás, M. y Navarro, J. A. (2006): «Convergent evolution of Cytochrome c_6 and Plastocyanin». En: J. Goldbeck (Ed.). *Photosystem I. the Light driven plastocyanin/cytochrome c_6 : ferredoxin/flavodoxin reductase*. Springer. Doordrecht: 683-696.
- de Pablo, C. L.; Peco, B.; Galiano, E. F. y Pineda, F. D. (1982m): «Space time variability in Mediterranean pastures analysed with diversity parameters». *Vegetatio*, 50: 113-125.
- del Buen, O. (1883): «Apuntes geográficos botánicos sobre la zona central de la Península Ibérica», *Anales Soc. Española de Hist. Natural*, 12: 421-440.
- Díaz Barradas, M. C.; Zunzunegui, M. y García Novo, F. (1999): «Autoecological traits of *Halimium halimifolium* in contrasting habitats under a Mediterranean type climate. A review». *Folia Geobotánica*, 34: 189-208.
- Díaz Pineda, F.; M. A. Casado; J. M. de Miguel, y J. Montalvo (Eds.) (1991): *Simposio de Diversidad Biológica*. Fundación Ramón Areces. Madrid.
- Díaz Villa, M. D.; Marañón, T.; Arroyo, J. y Garrido, B. (2003): «Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain». *Journal Veg. Sci.* 14: 701-709.
- Diccionario Esencial de las Ciencias* (1999), Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales/ESPASA. Madrid. 1002 pp.
- Domènech J.; Carrillo, J., Senar, J. C. (2003): «Population size of the monk parakeet *Myopsitta monachus* in Catalonia». *Revista catalana d'Ornitologia*, 20: 1-9.

- Donovan, B. J. (2003): «Potential manageable exploitation of social wasps, *Vespula* spp. (Hymenoptera: Vespidae), as generalist predators of insect pests». *International Journal of Pest Management*, 49(4): 281-285.
- Donovan, B. J.; Havron, A.; Leathwick, D. M. e Ishay, J. S. (2002): «Release of *Sphecophaga orientalis* Donovan (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae) in New Zealand as a possible “new association” biocontrol agent for the adventive social wasps *Vespula germanica* (F.) and *Vespula vulgaris* (L.) (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae)». *New Zealand Entomologist*, 25: 17-25.
- Ducklow, H. W.; Purdie, D. A.; Williams, P. J. le B. y Davies, J. H. (1987): «Bacteria: link or sink?» *Science*, 235: 88-89.
- Dunne, J.; Williams, R. J. y Martinez, N. D. (2002): «Network structure and biodiversity loss in food web: robustness increases with connectance». *Ecol. Letters*, 5: 558-567.
- Dvornyk, V.; Deng, H. W., Nevo, E. (2004): «Structure and molecular phylogeny of sasA genes in Cyanobacteria: insights into evolution of the Prokariotic circadian system». *Mol. Biol. Evol.*, 21(8): 1468-76.
- Ehrlich, P. R. y Ehrlich, A. H. (1975) o ediciones posteriores: *Población, recursos, medio ambiente*. Editorial Omega. Barcelona.
- Ehrlich, P. R.; Ehrlich, A. H. y Daily, G. C. (1995): *The Stork and the Plow: The Equity Solution to the Human Dilemma*. Putnam Press, New York, NY.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1993): *Biología del comportamiento humano. Manual de etología*.
- Elton, C. (1927): *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, Londres.
- (1958): *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, Londres.
- Ekblaw, W. E. (1921): The ecological relationships of the polar Eskimo. *Ecology*, 2(2).
- Encina, L.; Rodríguez, A. y Granado Lorencio, C. (2006): «The iberian ichtyofauna: ecological contributions». *Limnetica*, 25(1-2): 349-368.
- Engel, J. R. (1983): *Sacred Sands. The struggle for Community in Indiana dunes*. Wesleyan University Press, Middletown. 352 pp.
- Engelberg, J. y Boyarsky, L. L. (1979): «The non cybernetic nature of ecosystems», *American Naturalist*, 114(3): 317-324.
- Engler, T. L. (1934): «Bertalanfian organismicism». *Ecology*, 34: 443-446.
- Erwin, T. L. (1982): «Tropical forest: their richness in Coleoptera and other arthropod species». *Coleopterist's Bulletin*, 36(1): 74-75.

- (1988): «The tropical forest canopy The heart of biotic diversity». En: E. O. Wilson (Ed.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington: 123-129.
- European Biodiversity Policy Report* (2005). EASAC. Royal Society. London.
- Evans, L. T. (1997): *Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge U. Press. 500 pp.
- Ewel, K. C. y H. T. Odum (Eds.) (1986): *Cypress swamps*. University of Florida Press. Gainesville.
- Fernández Alés, R.; Marañón, T.; Figueroa, M. E. y García Novo, F. (1984): «Interacciones entre geomorfología e intervención humana sobre la composición del matorral en la cuenca del Río Guadalupejo (Extremadura)». *Studia Oecologica*, 3(1-2): 35-53.
- Fernández Armesto, F. (2002): *Civilizaciones*. Santillana. Madrid, 684 pp. Edición original inglesa en 2000.
- Fernández Haeguer, J. (2004): *Las mariposas de Doñana*. Serie Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Fernández Palacios, J. M. (2004): «Introducción a las islas». En: J. M. Fernández Palacios y C. Morici (Eds.). *Ecología insular/Island ecology*. AEET-Cabildo insular de La Palma: 21-56.
- Fernández Palacios, J. M. y C. Morici (Eds.) (2004): *Ecología insular/Island ecology*. AEET-Cabildo Insular de La Palma. 438 pp.
- Finlay, B. J. y Esteban, G. F. (2001): «Ubiquitous microbes and ecosystem function». *Limnetica*, 20(1): 31-43.
- Fisher, J.; Lindenmayer, D. B. y Manning, A. D. (2006): «Biodiversity, ecosystem function and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes». *Reviews Frontiers in Ecology and the Environment*. 4(2): 80-86.
- Fisher, R. A.; Corbert, A. S. y Williams, C. B. (1943): «The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population». *J. Animal Ecology* 12: 422-58.
- Flahaut, C., Schröter, C. (1910): «Phytogeographische Nomenklatur». *Compte-Rendu. Cong. Int. Botanique*. Bruxelles.
- Floener, L. y Bothe, H. (1980): «Nitrogen fixation in *Rhopalodia gibba* a diatom containing blue-greenish inclusions symbiotically». En: W. Schwemmler y H. E. A. Schenk (Eds.), *Endocytobiology, endosymbiosis and cell biology*, Walter de Gruyter and Co. Berlin: 541-552.
- Forbes, S. A. (1887): «The lake as a microcosm». *Bull. Peoria Scient. Ass. (1887)*: 77-87.

- (1922): «The humanizing of Ecology». *Ecology*, 3(2).
- Forel, F. A. (1892-1904): *Le Léman*. F. Rouge. Lausana.
- Foster, S. (2000): «Sustainable groundwater exploitation for Agriculture; current issues and recent initiatives in the developing world». *Papeles del Proyecto aguas subterráneas*. Serie A. Uso intensivo de las aguas subterráneas. N.º 6. Fundación Marcelino Botín. Santander. 47 pp.
- Fotrtey, R. (1999): *La vida. Una biografía no autorizada*. Taurus. Madrid. 517 pp.
- Galante, E. (2005): «Diversité entomologique et activité agro-sylvopastorale». En: J. P. Lumaret, S. Jaulin, G. Soldati, G. Pinault y P. Dupont (Eds.). *Conservation de la biodiversité dans les paysages ruraux Européennes*. Montpellier: 31-42.
- Gallego Fernández, J. B., García Mora, R. y García Novo, F. (1999): «Small wetlands lost: a biological conservation hazard in Mediterranean landscapes». *Environmental Conservation*, 26(3): 90-199.
- (2004): «Vegetation dynamics of Mediterranean shrublands in former cultural landscape at Grazalema mountains, South Spain». *Plant Ecology*, 172: 83-94.
- Gallego Fernández, J. B. y García Novo, F. (1997): «Las dehesas de Azuaga (Badajoz): Análisis de cinco siglos de historia ecológica». *Pastos*, 27(1): 129-173.
- (1997): «Shrub changes in the Sierra de Grazalema as a consequence of exploitation abandonment». *Lagascalia*, 19(1-2): 711-718.
- Gámez, R. (2006): «La biodiversidad en el contexto de un desarrollo humano sostenible: el caso de Costa Rica». En: F. García Novo, F. Díaz Pineda y A. Gómez Sal (Eds.) (2006): *Diversidad biológica y Biodiversidad*. Fundación Ramón Areces, Madrid: 149-157.
- García, B.; Latasa, C.; Solano, C.; García del Portillo, F.; Gamazo, C. y Lasa, I. (2004): «Role of GGDEF protein family in *Salmonella* cellulose biosynthesis and biofilm formation». *Molecular Microbiology*, 54(1): 264-277.
- García Barreno, P. (1995): «Los primeros pasos de la Real Academia de Ciencias. Discurso Inaugural del Curso». *Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Madrid.
- García Mora, R.; Gallego Fernández, J. B. y García Novo, F. (2000): «Plant diversity as a suitable tool for coastal dune vulnerability assessment». *J. Coastal Research*, 16(4): 990-995.
- García Murillo, P. y Sousa, A. (1992): *La restauración de Rinbetehilos y la zona endorreica de El Asperillo*. Junta de Andalucía. Sevilla.

- (1997): «Vegetation changes in Abalario (P.N. del Entorno de Doñana)». *Lagascalía*, 19 (1): 737-744.
 - (1999): «El paisaje vegetal de la zona oeste del Parque Natural de Doñana». *Lagascalía*, 21: 111-132.
- García Novo, F. (1968): *Estudio conjunto de la vegetación y los factores ambientales en un pasto natural en Rodas Viejas (Salamanca)*. Universidad Complutense, Madrid. 90 pp.
- (1977): «The effects of fire in the vegetation of Doñana National Park». En: H. Mooney y F. Conrad (Eds.), *Symposium on the environmental consequences of fire and fuel management in Mediterranean ecosystems*. Technical Report WO-3. US Forest Service, Washington: 318-325.
 - (1990): «El origen de los ecosistemas de Doñana/The origin of the Doñana Ecosystems». En: *El Parque Nacional de Doñana/The National Park of Doñana*. ICONA. Madrid: 8-17; 199-205.
 - (1991): «La estructura de la vegetación. *Discurso de Ingreso*». En: *Memorias de la Academia Sevillana de Ciencias, 1986-1989*. Academia Sevillana de Ciencias-Sevilla: 143-184.
 - (1993): «La Conservación de nuestro legado natural». *Conferencia General sobre Gestión Autonómica del Medio Ambiente*. Consejería de Cultura y Medio Ambiente. Sevilla: 17-27.
 - (1997): «La conservación, ¿será posible conservar nuestra fauna piscícola continental?». En: C. Granado Lorencio (Ed.), *Conservación, Recuperación y Gestión de la Ictiofauna Continental Ibérica*. Publicaciones de la Estación de Ecología Acuática. Sevilla: 7-28.
 - (1999): «Los paisajes transitorios. El futuro de los paisajes tradicionales en una sociedad urbana». En *Libro homenaje a Don Ángel Ramos Fernández*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid: 601-628.
 - (2003): «Biodiversidad y conservación de especies». *Rev. R. Acad. Cienc. Exact. Fis. Nat. (Esp.)*, 97(1): 15-28.
- García Novo, F.; Díaz Barradas, M. C.; Zunzunegui, M. C.; García Mora, R. y Gallego, J. B. (2004): «Plant functional types in coastal dune habitats». En: M. L. Martínez, N. Psuty, y R. Lubke (Eds.), *Coastal sand dunes: Ecology and restoration*. Ecological Studies series, Springer Verlag, Heidelberg: 155-169.
- García Novo, F.; F. Díaz Pineda, y A. Gómez Sal (Eds.) (2006): *Diversidad biológica y biodiversidad*. Fundación Ramón Areces, Madrid. 187 pp.
- García Novo, F. y García Bouzas, F. (2006): «Water and nature. The berth of Life». En: P. Rogers, y M. R Llamas: *Water crisis: Myth or*

- reality. Santander Workshop. Marcelino Botin Foundation/Complutense University of Madrid/Harvard University.
- García Novo, F. y Marín Jardín, C. (2005): *Doñana: agua y biosfera*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. 355 pp.
- García Novo, F. y Wishart, D. (1972): «Estudio conjunto de la vegetación y los factores edáficos en un pastizal de Rodas Viejas (Salamanca) empleando varios métodos de ordenación y clasificación». *Inv. Pesq.*, 36(1): 145-162.
- García Novo, F.; Díaz Barradas, M. C.; Zunzunegui, M.; García Mora, R. y Gallego, J. B. (2004): «Plant functional types in coastal dune habitats». En: M. L. Martínez, N. Psuty y R. Lubke (Eds.). *Coastal sand dunes: Ecology and restoration*. Ecological Studies series. Springer Verlag. Heidelberg: 155-169.
- García Sevilla, D. (2007): *Diversidad de las semillas en un pastizal* (en preparación).
- Garrido, J. A.; Arrébola, J. R. y Bertrand, M. (2006): «Extant populations of *Orculella bulgarica* (Hesse, 1915) in Iberia». *J. Conchology*, 38(6): 653-662.
- Gascó, J. M.; Naredo, J. M. y Parra, F. (2002): «Sistema rural. La modernización de la agricultura española y sus repercusiones ecológicas». En: J. M. Naredo y F. Parra (Eds.), *Situación diferencial de los recursos naturales españoles. Economía vs. Naturaleza*. Fundación César Manrique. Madrid: 229-252.
- Gaston, K. J. (1992): «Regional numbers of insect and plant species». *Functional Ecology*, 6: 243-247.
- (2000): «Global patterns in biodiversity». *Nature*, 405: 220-227.
- GEIB, Grupo Especialista en Invasiones Biológicas (2006): *Top 20, las 20 especies exóticas invasoras más dañinas presentes en España*. GEIB Serie técnica 2, El Egido, 115 pp.
- Geider, R. J.; Delucia, E. H.; Falkowski, P. G.; Finzi, A. C.; Grime, J. P.; Grace, J.; Kana, T. M.; La Roche, J.; Long, S. P.; Osborne, B. A.; Platt, T.; Prentice, I. C.; Raven, J. A.; Schlesinger, W. H.; Smetacek, V.; Stuart, V.; Sathiyendranath, S.; Thomas, R. B.; Vogelmann, T. C.; Williams, P. y Woodward, F. I. (2001): «Primary productivity of planet earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats». *Global Change Biology*, 7: 849-882.
- Gerstel, U. y Romling, U. (2000): «Oxygen tension and nutrient starvation are major signals that regulate *aglD* promoter activity and expression of the multicellular morphotype in *Salmonella typhimurium*». *Environmental Microbiology*, 13: 638-648.

- Gilpin, M. e I. Hanski (Eds.) (1991): *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic Press, Londres.
- Gleason, H. A. (1926): «The individualistic concept of the plant association». *Bull. Torrey Bot. Club*, 53: 7-26.
- Gleich, M.; Maxeiner, D.; Miersch, M. y Nicolay, F. (2000): *Life Counts*. PNUD.
- Goldblatt, C.; Lenton, T. y Watson, A. J. (2006): «Bistability of atmospheric oxygen and the Great Oxidation». *Nature*, 443: 683-686.
- Goldman, C. R. (1960): «Molybdenum as a factor limiting primary productivity in Castle Lake, California». *Science*, 132: 1016-1017.
- (1960): «Primary productivity and limiting factors in three lakes of the Alaska Peninsula». *Ecol. Monogr.*, 30: 207-230.
- (1961): «The contribution of alder trees (*Alnus tenuifolia*) to the primary productivity of Castle Lake, California». *Ecology*, 42: 282-288.
- (1962): «A method of studying nutrient limiting factors in situ in water columns isolated by polyethylene film». *Limnol. Oceanogr.*, 7: 99-101.
- Goldman, C. R., y Mason, D. T. (1962): «Inorganic precipitation of carbon in productivity experiments utilizing Carbon 14». *Science*, 136: 1049-1050.
- Golley, F. (1980): «Sucesiones secundarias». En: *Ecosistemas Tropicales*, UNESCO/CIFCA. Madrid: 245-264.
- Gomendio, M. (Ed.) (2004): *Los retos ambientales del siglo XXI. La conservación de la biodiversidad en España*. CSIC. Fundación BBVA. Madrid. 348 pp.
- Gómez Campo, C. (2001): *Conservación de especies amenazadas en la región mediterránea occidental*. Fundación Ramón Areces. Madrid. 266 pp.
- González Bernáldez, F. (1985): *Invitación a la Ecología*. Blume. Madrid.
- (1992): «Características esenciales del Paisaje Mediterráneo. La Frutalización del Paisaje Mediterráneo». En: M. Chaves González, J. Blanc y G. Cremonese (Eds.), *Paisaje Mediterráneo*. Electa. Milán: 136-141.
- Graells, M. (1861): «Discurso de respuesta al Académico Don Miguel Colmeiro». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Memorias*, 5: 56.
- Granado Lorenzo, C. (2000): *Ecología de comunidades. El paradigma de los peces de agua dulce*. Publicaciones de la Universidad de Sevilla. Sevilla. 282 pp.

- Granado Lorenzo, C. y García Novo, F. (1982): «Cambios ictiológicos durante las primeras etapas de la sucesión en el Embalse de Arrocampo (Cuenca del Tajo, Cáceres)». *Bol. Inst. Esp. Oceanografía*, 6(3): 224-243.
- (1985): «Fish community evolution in a new reservoir in Southern Spain», *Symposium on Small Hydropower and Fisheries*. The American Fisheries Society, Denver, Colorado: 485-488.
- (1986a): «Feeding habits in the fish community in a eutrophic reservoir in Spain». *Ekologia Polska*, 34(1): 95-110.
- (1986b): «Ictiofauna del embalse de Arrocampo, I. Edad, crecimiento y reproducción de la carpa de Kóllar *Cyprinus kollari* (Haeckel, 1835)». *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.*, 81: 27-35.
- Granado Lorenzo, C.; García Novo, F., y López Campos, J. L. (1987): «Testicular tumours in Carp-funa hybrid: annual cycle and effect on a wild population». *J. Wild. Diseases*, 23(3): 422-427.
- Granados Corona, M.; Martín Vicente, A. y García Novo, F. (1986): «El papel del fuego en los ecosistemas de Doñana». *Bol. E. Central Ecología*, 15(29): 17-28.
- (1987): «Evolución conjunta del paisaje y su gestión. El caso del Parque Nacional de Doñana». *Estudios Territoriales*, 24: 183-187.
- (1989): «Long term vegetation changes in the stabilized dunes of Doñana National Park». *Vegetatio*, 75: 73-80.
- Granados Corona, M.; Martín Vicente, A.; Fernández Alés, R. y García Novo, F. (1984): «Etude diachronique d'un ecosysteme a longue echelle. La Pinède de Marismillas (Parque Nacional de Doñana)». *Melanges Casa Velazquez*, 20: 393-418.
- Greigh Smith, P. (1957): *Quantitative Plant Ecology*. Butterworths Scientific Publications. Londres.
- Grime, J. P. (1965): «Comparative experiments as a key to the ecology of flowering plants». *Ecology*, 45: 513-515.
- (1974): «Vegetation classification by reference to strategies». *Nature*, 250: 26-31.
- (1977): «Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory». *American Naturalist*, 111: 1169-1174.
- (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. Willey, Chichester.
- Grinnell, J. (1917): «The niche relationships of the California thrasher». *Auk*, 14: 427-433.
- Grisebach, A. R. H. (1872): *Die vegetation der Erde*. Leipzig.

- Grisolía, S. (2006): *Vivir para la ciencia*. Institució Alfons el Magnanim. Valencia. 576 pp.
- Grubb, P. J. (1977): «The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche». *Biological Reviews*, 52: 107-145.
- (1992): «A positive distrust in simplicity: lessons from plant defences and from competition among plants and among animals». *J. Ecology*, 80: 586-610.
- Guha, R. y Gadgil, M. (1992): *This fissured land. An Ecological history of India*. Oxford University Press. Delhi.
- Guirao, A. (1859): «Catálogo metódico de la aves observadas en gran parte de la provincia de Murcia». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, *Memorias*, 4 (3).
- Gutiérrez, D.; Fernández, P.; Seymour, A. S. y Jordano, D. (2005): «Habitat distribution models. Are mutualist distributions good predictors of their associates?». *Ecological Applications*, 15(1): 3-18.
- Haeckel, E. (1868): *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Georg Reimer. Berlín.
- Hairston, N. G.; Smith, F. E. y Slobodkin, L. B. (1960): «Community structure, populations, control and competition». *American Naturalist*, 94: 421-425.
- Hanski, I. A. (2004): «Island Ecology on mainlands: spatially realistic theory of metapopulation Ecology». En: J. M. Fernández Palacios y C. Morici (Eds.), *Ecología insular/Island ecology*. AEET-Cabildo insular de La Palma: 125-146.
- Hanski, I. A., y Gilpin, M. E. (1991): «Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain». *Biological J. Linnean Society*, 42: 3-16.
- (Eds.) (1997): *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press. San Diego.
- Hardesty, D. L. (1979): *Antropología Ecológica*. Bellaterra. Barcelona.
- Hardin, G. (1968): «Tragedy of the Commons». *Science* 162: 1243-48.
- Hardy, A. C. (1924): «The herring in relation to its animate environment. Part I. The food and feeding habits». *Ministry of Agriculture and Fisheries, Fishery Investigation Series*, 7(3). HMSO. Londres.
- Harper, J. L. (1967): «A Darwinian approach to plant ecology». *J. Ecol.*, 55: 247-271.
- (1974): «A centenary in population biology». *Nature*, 252: 526-27.
- (1977): *Population biology of plants*. Academic Press. Londres, 892 pp.

- Harper, J. L.; Clatworthy, J. N.; McNaughton, I. H. y Sagar, G. R. (1961): «The evolution and ecology of closely related species living in the same area». *Evolution*, 15: 209-227.
- Harris, M. (1968): *The rise of Anthropological Theory*. T. Cronwell. Nueva York.
- (1995): *Introducción a la Antropología General*. Alianza. Madrid.
- (1997): *Nuestra especie*. Alianza. Madrid. 606 pp. Edición original inglesa, 1989.
- Harrison, G. A.; Tanner, J. M.; Pilbeam, D. R. y Baker, P. T. (1989): *Human Biology*. Oxford.
- Hawthorne, D. J. y Vila, S. (2001): «Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids». *Nature*, 412: 904-907.
- Head, L. (2000): *Cultural Landscapes and environmental change Key issues in environmental change*. E. Arnold. Londres. 179 pp.
- Hernández Bermejo, J. y León, J. (1994): *Neglected crops. 1492 from a different perspective*. Plant Production and Protection Series 26, FAO. Roma.
- Hernández Pacheco, E. (1922): *Discurso de Ingreso*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- (1934): *Conferencia de Inauguración de Curso*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- (1952): «Comunicación». *Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Madrid.
- (1955-56): «Comunicación». *Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Madrid.
- Herrera, C. (1982): «Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers». *Ecology*, 63: 773-785.
- (1984): «Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird fruit past evolutionary triad». *Oikos*, 42: 203-210.
- (1984): «Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo en el Sur de España». *Studia Oecologica*, 5: 7-34.
- Heywood, V. H. y R. T. Watson (Eds.) (1995): *Global Biodiversity Assessment*. UNEP. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hölldobler, B., y Wilson, E. O. (1990): *The ants*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 732 pp.
- Hooper, D.; Chapin II, F. S.; Ewel, J. J.; Héctor, A.; Inchausti, P.; Lavelle, S.; Lawton, J. H.; Lodge, D. M.; Loreau, M.; Naeem, S.; Schmid,

- B.; Setälä, H.; Smystad, A. J.; Vandermeer, J. y Wardle, D. A. (2005): «Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge». *Ecol. Monographs*, 75(1): 3-35.
- Howe, H. F. (1977): «Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree». *Ecology*, 58: 539-550.
- Hubbell, S. P. (2001): *The unified neutral theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press. Princeton. Nueva Jersey.
- Hudson, J. C. (1994): *Making the Corn Belt*. Indiana University Press. Indianápolis.
- Humboldt von, A. (1805): *Essai sur la géographie des plantes*. F. Scheel, París.
- Humboldt von, A. y Bonpland, A. (1807): *Ideen su einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer*. F. G. Cotta, Tubinga.
- (1817): *Nova genera et species plantarum quas in peregrinatione ad plagam equinoctialem Orbis Novi collegerunt, descripserunt, partim adumbraverunt*. Suntibus librariae Graeco-Latino-Germanicae. Luteia Parisiorum.
- Hurlbert, S. H. (1971): «The non concept of species diversity: a critique and alternative parameters». *Ecology*, 52: 577-586.
- Huston, M. A. (1979): «A general hypothesis of species diversity». *American Naturalist*, 113: 81-101.
- (1994): *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge. 681 pp.
- Hutchinson, G. E. (1957): *Treatise on Limnology*. J. Wiley, Nueva York.
- (1959): «Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?» *American Naturalist*, 93: 145-159.
- (1961): «The paradox of the plankton». *American Naturalist*, 95: 137-146.
- (1965): *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale University Press, New Haven.
- Hutchinson, G. E. y McArthur, R. H. (1959): «A theoretical ecological model of size distributions among species of animals». *American Naturalist*, 93: 117-125.
- Iwasaki, H.; Williams, S. B.; Kitayama, Y.; Ishiura, M. y Golden, S. S. (2000): «A kaiC-interacting sensory histidine kinase, SasA, necessary to sustain robust circadian oscillation», in *Cyanobacteria*. *Cell*, 101: 223-233.
- Izco, M. (1981): «Aportaciones de la Botánica española a las ciencias de la vegetación». *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 37: 373-391.

- Jacob, F. (1977): «Evolution and tinkering». *Science*, 196 (4295): 1161-1166.
- (2000): *La Souris, la Mouche et l'Homme*. Éditions Odile, Jacob. Paris. 220 pp.
- Janzen, D. H. (1968): «Host plants as islands in evolutionary and contemporary time». *American Naturalist*, 102: 592-595.
- Jeffries, M. J. (1997): *Biodiversity and Conservation*. Routledge, Londres. 208 pp.
- Jeffries, M. J. y Lawton, J. H. (1984): «Enemy free space and the structure of ecological communities». *Biological J. Linnean Societ*, 23: 269-286.
- Johnson, A. W. y Earle, T. (1997): *The evolution of human societies*. Stanford University Press. Stanford. 360 pp.
- Jones, C. G.; Lawton, J. H. y Shachak, M. (1994): «Organisms as ecosystem engineers». *Oikos*, 69: 373-386.
- (1997): «Positive and negative effects of organisms as ecosystem engineers». *Ecology*, 78: 1946-1957.
- Jordan, C. F. (1981): «Do ecosystems exist?» *American Naturalist*, 118 (2): 284-287.
- Jordano, P.; Bascompte, J. y Olesen, J. M. (2003): «Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions». *Ecol. Letters*, 6: 69-81.
- Jordano, P.; Rodríguez, J.; Thomas, C. D. y Fernández Haeguer, J. (1992): «The distribution and density of a lycaenid butterfly in relation to *Lasius* ants». *Oecologia*, 91: 431-438.
- Jørgensen, S. E. (2002): *Integration of ecosystem theories, a pattern*. Kluwer Academic Publication Company. Doordrecht. 432 pp.
- Jørgensen, S. E. y Svirezhev, Y. M. (2004): *Towards a thermodynamic theory of ecological systems*. Elsevier, 366 pp.
- Juday, C. (1940): «Annual energy budget of an inland lake». *Ecology*, 21: 438-450.
- Kaiser, D. (2001): «Building a multicellular organism». *Ann. Rev. Genetics*, 35: 103-123.
- Kearns, C. A.; Inouye, D. W. y Waser, N. M. (1998): «Endangered mutualisms: the conservation of plant pollinator interactions». *Ann. Rev. Ecology and Systematics*, 29: 83-112.
- Kirk, D. L. (2000): «Volvox as a model for system for studying the ontogeny and phylogeny of multicellularity and cellular differentiation». *J. Plant Growth Regulation*, 19: 265-274.

- Klass, K.; Zompro, O.; Kristensen, N. P., y Adis, J. (2002): «Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics». *Science*, 296: 1456-1459.
- Knight, R., y Swaney, D. P. (1981): «In defense of ecosystems». *American Naturalist*, 117(6): 991-992.
- Kolasa, J. y S. T. A. Pickett (Eds.) (1991): *Ecological heterogeneity*. Ecological Studies 86, Springer. Nueva York. 332 pp.
- Kolasa, J. y Rollo, C. D. (1991): «Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary». En: J. Kolasa y S. T. A. Pickett (Eds.) (1991): *Ecological heterogeneity*. Ecological Studies 86, Springer. Nueva York: 1-23.
- Krause, G. H. y Cormic, G. (1987): «CO₂ and O₂ interactions in photoinhibition». En D. J. Kyle, C. B. Osmond, C. N. Arntzen (Eds.), *Photoinhibition*. Elsevier, Amsterdam: 169-226.
- La Ciencia ante el Siglo XXI*. 1995 Ciclo de Conferencias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Fundación Ramón Areces. Madrid. 262 pp.
- Lack, D. (1966): *Population studies of birds*. Clarendon Press, Londres.
- Lamrani Alaoui, M. y García Novo, F. (1997): «Séries de dégradation du matorral des écosystèmes de la sapinière de Talassemantane-Tazaot (N. Maroc) et celle de Grazalema (S. Espagne): Comparaison». *Lagascalia*, 19(2): 691-702.
- (1999): «Etude comparative de la biodiversité des matorrals des Parcs Naturels de Grazalema (S. Espagne) et de Talassemantane (N. Maroc)». *Annales de la Recherche Forestiere au Maroc*, 32: 21-43.
- (2006): «Impacto de la intervención humana sobre la diversidad biológica de los matorrales de montaña al Norte de Marruecos y al Sur de España». En: F. García Novo, F. Pineda y A. Gómez Sal (Eds.), *Diversidad Biológica y Biodiversidad*. Fundación Ramón Areces. Madrid: 131-136.
- Lance, G. N. y Williams, W. T. (1965): «Computer programs for classification». *Computer Journal*, 8: 246-254; 9: 60-64; 373-380; 10: 271-276.
- Lawton, J. H. (1984): «Non-competitive populations, non convergent communities and vacant niches: the herbivores of bracken». En: D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele y A. B. Thistle (Eds.). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press. Princeton: 67-100.
- (1994): «What do species do in ecosystems». *Oikos* 71: 367-374.
- (1997): «Biodiversity and ecosystem properties». *Science*, 278: 1860-1867.

- (1999): «Are there general laws in Ecology?» *Oikos*, 84: 177-192.
- Lázaro Ibiza, B. (1900): «Armas defensivas empleadas por los vegetales en su lucha por la vida». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Memorias*.
- Leakey, R. y Lewin, R. (1995): *The Sixth extinction/La sexta extinción*. Plaza & Janés.
- Levin, S.; G. C. Daily; R. K. Colwell; J. Lubchenco; H. A. Mooney; E.-D. Schulze y D. Tilman (Eds.) (2001): *The Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego. CA.
- Levins, R. (1969): «Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control». *Bulletin Entomological Society of America*, 15: 237-240.
- Leyva, M. J.; Chapin III, F. S. y Fernández Alés, R. (1997): «Differences in species composition and diversity among Mediterranean grasslands with different history- the case of California and Spain». *Ecography*, 20: 97-106.
- Libro homenaje a Don Ángel Ramos Fernández, 1999*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales/Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 2 vols., 1640 pp.
- Likens, G. E. (1985): «Experimental approaches for the study of ecosystems». *J. Ecol.*, 33: 381-396.
- Lindeman, R. L. (1942): «The trophic-dynamic aspect of ecology». *Ecology*, 23: 340-417.
- Llamas, M. R. (1988): «Conflicts between wetland conservation and groundwater exploitation: two case histories in Spain». *Environmental Geology*, 11: 241-51.
- (2001): «La sostenibilidad en la gestión de los usos del agua». *Transición hacia la sostenibilidad en el Siglo XX*. Real Academia de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Madrid.
- (2005): «Los colores del agua, el agua virtual y los conflictos hídricos». *Discurso inaugural del año académico, 2005-2006*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid. 30 pp.
- Llamas, M. R.; Hernández Mora, N. y Martínez Cortina, L. (2000): «El uso sostenible de las aguas subterráneas». *Papeles del Proyecto aguas subterráneas*. Serie A. Uso intensivo de las aguas subterráneas. N.º 1. Fundación Marcelino Botín. Santander. 54 pp.
- Loehle, C. y Pechmann, J. H. K. (1988): «Evolution: the missing ingredient in systems ecology». *American Naturalist*, 132(6): 884-899.
- Lomborg, B. (2001): *The skeptical environmentalist*. Cambridge University Press. Cambridge.

- López de Briñas Ferragut, A.; Lucas Lledó, J. I.; Renzi Fuente, M. y Ferrer Figueras, L. (2003): «La evolución de la multicelularidad en el género *Volvox*». *Revista Internacional de Sistemas*, 13: 23-38.
- Loreau, M.; Naeem, S.; Inchausti, P.; Bengtsson, J.; Grime, J. P.; Héctor, A.; Hooper, D. U.; Huston, M. A.; Raffaelli, D.; Schmid, B.; Tilman, D. y Wardle, D. A. (2001): «Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges». *Science*, 294: 804-808.
- Losada, M.; Vargas, M. A.; De la Rosa, M. A. y Florencio, F. J. (1999): *Los elementos y moléculas de la vida. Introducción a la Química Biológica y Biología Molecular*. Editorial Rueda, Madrid. 2 vols.
- Losada Villasante, M. (1972): *La fotosíntesis del nitrógeno nítrico*. Discurso de Ingreso. Contestación de E. Sánchez-Monje y Parellada. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- Lotka, A. J. (1924): *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins. Baltimore. Reimpreso en 1956 como *Elements of Mathematical Biology*, Dover, Nueva York.
- Lovejoy, T. E. (1980): «Changes in Biological Diversity». En: G. O. Barney (Ed.), *The Global 2000 Report to the President. Vol. 2, The technical report*. Penguin Books, Harmondsworth.
- Lovelock, J. E. (1979): *Gaia: a new look at Life on Earth*. Oxford University Press. Oxford.
- Lozano Rey, L. (1947): *Peces de la Fauna Ibérica*. Tomo II; 1952 Tomo III; 1960 Tomo IV. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- (1953): *Importancia de la Fauna Ibérica, la necesidad de intensificar su estudio y protección*. Discurso de Ingreso. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- Luck, G. W.; Ricketts, T. H.; Daily, G. C. e Imhoff, M. (2004): «Alleviating spatial conflict between people and biodiversity». *Proc. National Academy of Sciences USA*, 101(1): 182-186.
- Luxán, F. (1851): «Estudios y observaciones geológicas relativas a terrenos que corresponden a parte de la provincia de Badajoz y de las de Sevilla, Toledo y Ciudad Real y cortes geológicos de estos terrenos». Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Memorias I, Parte 2.ª*: 17-107 + cartas.
- MacArthur, R. H. (1962): «Some generalized theorems of natural selection». *Proc. National Academy Science USA*, 48: 1893-1897.
- MacArthur, R. H., y Pianka, E. R. (1966): «On optimal use of a patchy environment». *American Naturalist*, 100: 603-609.
- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. (1967): *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

- McNaughton, S. J. (1977): «Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in Ecology». *American Naturalist*, 111: 515-525.
- MacNaughton, S. J. y Coughenour, M. B. (1981): «The cybernetic nature of ecosystems». *American Naturalist*, 117(6): 985-990.
- Machado, A. (1959): «Erpetologia Hispalense, seu catalogus methodicus reptilium et anphibiorum in provincia hispalenses viventium». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Memorias*, 4(3).
- (1869): *Catálogo metódico y razonado de los mamíferos de Andalucía según el sistema del Doctor Enrique Schinz*. Guiresis y Orduña. Sevilla.
- (1871): *Revista mensual de Filosofía, Literatura y Ciencias de Sevilla*.
- (1872): *Revista mensual de Filosofía, Literatura y Ciencias de Sevilla*.
- Magurran, A. E. (1989): *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedra. Barcelona.
- Malinowski, B. (1939): «The group and the individual in Functional analysis». *American Journal of Sociology*, 44: 938-64.
- (1944): *A scientific theory of Culture*. The U. of North Carolina Press. Obra póstuma; el autor falleció en 1942.
- Malthus, T. R. (1798): *An Essay on the Principle of Population as it affects the future improvement of Society*. Edición utilizada: *Primer ensayo sobre la población*. Alianza, Madrid, 1966.
- Marañón, T. (1985): «Diversidad florística y heterogeneidad ambiental en una dehesa de Sierra Morena». *An. Edafol. Agrobiol.* 44: 1183-1197.
- Marañón, T.; Figueroa, M. E.; Cota, H.; Doncel, J. L. y García Novo, F. (1978): «Estudio ecológico de los pastizales de dehesa. Análisis preliminar empleando el análisis de correspondencias». *Pastos*, 7(1): 29-38.
- Margalef, R. (1957): «La teoría de la información en Ecología». *Mem. Real Acad. C. Art. Barcelona*, 32: 373-449.
- (1962): «Adaptación, Ecología y Evolución: nuevas formas de plantear antiguos problemas». *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Sec. Biol.)*, 60: 231-246.
- (1963): «On certain unifying principles in Ecology». *American Naturalist*, 97(897): 357-374.
- (1967): «Some concepts relative to the organization of planckton». *Oceanog. Mar. Biol. Annual Review*, 5: 527-289.
- (1968): *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago University Press. Chicago.

- (1973): *La limnología de los embalses*. Congreso Internacional de Grandes Presas. MOPU. Madrid.
 - (1974): *Ecología*. Editorial Omega, Barcelona. 951 pp.
 - (1980): *La Biosfera entre la termodinámica y el juego*. Omega. Barcelona.
 - (1983): *Limnología*, Editorial Omega. Barcelona. 1010 pp.
 - (1991a): «Reflexiones sobre la diversidad y su expresión cuantitativa». En: F. Díaz Pineda, M. A. Casado, J. M. de Miguel y J. Montalvo (Eds.), *Simposio de Diversidad Biológica*. Fundación Ramón Areces, Madrid: 105-112.
 - (1991b): *Teoría de los sistemas ecológicos*. Universitat de Barcelona. Barcelona. 290 pp.
 - (1999): «La Ecología, entre la Física y la Sociedad». *Investigación y Ciencia*.
 - (2001): *Diversidad y Biodiversidad*. En: F. D. Pineda, J. M. de Miguel, M. A. Casado y J. Montalvo (Eds.), *La Diversidad Biológica de España*. CYTED-Prentice Hall. Madrid: 3-5.
 - (2006): «The play diversity/biodiversity in the construction of the biosphere, as exemplified in the Mediterranean phytoplankton and as expression of the operation of very general principles». En: F. García Novo, F. Díaz Pineda, y A. Gómez Sal (Eds.), *Diversidad biológica y biodiversidad*. Fundación Ramón Areces, Madrid: 21-27.
- Margulis, L. (1981): *Symbiosis in cell evolution*. Freeman. Nueva York.
- Martin, W. J. y Davis, G. E. (2004): *An updated classification of the recent Crustacea*. Natural History Museum of Los Angeles County. Los Angeles.
- Marín Municio, A. (2003): «La información en la sociedad celular». *Rev. Acad. Ciencias Exact. Fis. Nat.*, 97(2): 161-202.
- Martín Vicente, A. con la colaboración de Costa Pérez, J. C.; Fernández Alés, R. y Estirado Oliet, M. (2006): *Dehesas de Andalucía. Caracterización ambiental*. Sevilla. 289 pp.
- Martín Vicente, A. y Fernández Alés, R. (2006): «Long term persistence of dehesas. Evidences from history». *Agroforestry Systems*, 67: 19-28.
- Masood, E. y Garwin, L. (1998): «Costing the Earth: when Ecology meets Economy». *Nature*, 395: 428-434.
- May, R. M. (1998): «How many species are there on Earth?» *Science*, 241: 1441-49.
- Maynard Smith, J. (1976): «A comment on the Red Queen». *American Naturalist*, 110(973): 325-330.

- (1998): Edición española, 2000. *La construcción de la vida. Genes, embriones y evolución*. Crítica, Barcelona, 68 pp.
- Maynard Smith, J. y Szathnary, E. (1995): *The major transitions in evolution*. W. H. Freeman, Nueva York.
- Mayor Zaragoza, F. (2000): *Un mundo nuevo*. Ediciones UNESCO. Galaxia Gutemberg. Madrid. 664 pp.
- McNaughton, S. J. y Coughenour, M. B. (1981): «The cybernetic nature of ecosystems». *American Naturalist*, 117: 985-990.
- Meggers, B. (1954): «Environmental limitations on the Development of Culture». *American Anthropologist*, 56: 815.
- Merino, J.; Garca Novo, F., y Sanchez Dıaz, M. (1976): «Annual fluctuation of water potential in the xerophytic shrub of the Doana Biological Preserve». *Oecol. Plantarum*, 11(1): 1-11.
- Michod, R. E. (1997a): «Cooperation and conflict in the evolution of individuality I. Multilevel selection of the organism». *American Naturalist*, 149(4): 607-645.
- (1977b): «Evolution of the individual». *American Naturalist*, 150(1): 5-21.
- Mitsch, W. J. y Jorgensen, S. E. (2003): *Ecological engineering and ecosystem restoration*. Wiley and Sons, Nueva York. 412 pp.
- Mittler, R.; Merguio, I.; Hallak-Herr, E.; Rachmilevitch, S.; Kaplan, A. y Cohen, M. (2001): «Living under a “dormant” canopy: a molecular activation mechanism of the desert plant *Retama raetam*». *The Plant Journal*, 25(4): 407-416.
- Mittler, R.; Nir, M., y Tel-Or, E. (1991): «Antioxidative enzymes in *Retama* and their seasonal variation». *Free Rad. Res. Comm.*, 14: 17-25.
- Mobius, K. (1877): *Die Auster und die Austerwirtschaft*. Berlin.
- Mojzsis, S. J.; Arrhenius, G.; McKeegan, K. D.; Harrison, T. M.; Nutman, A. P. y Friend, C. R. L. (1996): «Evidence for life on Earth before 3800 million years ago». *Nature*, 384: 55-59.
- Molesworth Alen, B. (1966): *Psilotum nudum* in Europe. *Brit. Fern. Gaz.*, 9(7): 249-251.
- Molinia Heredia, F. P.; Wasti, J.; Navarro, J. A.; Bendall, D. S.; Hervas, C.; Howe, C. y de la Rosa, M. A. (2003): «Photosynthesis: a new function for an old cytochrome?» *Nature*, 424: 33-34.
- Monod, J. (1970): *Le Hassard et la Necessite*. Seuil. Parıs.
- Montserrat, P. (1968): «Comunidades relicticas geomorfologicos». *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 32(2): 397-404.

- (1972): «Enclaves florísticos mediterráneos en el Pirineo». *I Centenario Real Sociedad Española de Historia Natural. Actas II*: 263-376.
- Morgan, L. H. (1888): *Ancient Society*. Reedición en 1964, Balknap Press, Cambridge, Massachussets.
- Morse, D. R.; Lawton, J. H.; Dodson, M. M. y Williamson, M. H. (1985): «Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths». *Nature*, 314: 731-733.
- Mota, J.; Merlo, M. E.; Rodríguez Tamayo, M. L.; Sola, A. J.; Pérez García, F. J.; Garrido, A. J. y Jiménez Sánchez, M. L. (2004): «Fitocenosis al límite: comunidades de cárcavas y ramblas». En: *Subdesiertos de Almería*, Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Murcia: 249-264.
- Moya, A.; Latorre, A.; Gil, R. y Silva, F. J. (2004): «Genome reduction in endosymbiotic bacteria of insects: some evolutionary considerations». *Nova Acta Leopoldina NF*, 88(333): 41-47.
- Née, L. (1802): «De la *Pistia stratiotes*». *Anales de Ciencias Naturales*, 5(13): 76-81.
- Nonacs, P. (2006a): «The Ecology and Evolution of hybridization in ants». *Ecology*, 87(9): 2141-2142.
- (2006b): «Interespecific hybridization in ants: at the intersection of Ecology, Evolution and Behaviour». *Ecology*, 87(9): 2143-2147.
- Nyman, T.; Widmer, A. y Roinien, H. (2000): «Evolution of gall morphology and host plant relationships in willow feeding sawflies (Hymenoptera, Tenthredinidae)». *Evolution*, 54: 526-533.
- O'Toole, G. A.; Kaplan, H. B. y Kolter, R. (2000): «Biofilm formation as microbial development». *Ann. Rev. Microbiol.*, 54: 49-79.
- Odum, E. P. (1969): «The strategy of ecosystem development». *Science*, 164: 262-270.
- Odum, H. T. (1957): «Trophic structure and productivity of Silver Springs», Florida. *Ecol. Monogr.*, 27: 55-112.
- (1971): *Environment, Power and Society*. Wiley interscience, Nueva York.
- (1983): *Systems Ecology: an introduction*. Reeditado posteriormente.
- Odum, E. y Odum, H. T. (1953): *Fundamentals of Ecology*. Muchas ediciones y traducciones.
- Ojeda Rivera, J. F. (1987): *Organización del territorio de Doñana y su entorno próximo (Almonte)*. Siglos XVIII-XX. Monografía 49, ICONA, Madrid.
- Orinas, G. H. (1962): «Natural selection and ecological theory». *American Naturalist*, 96: 257-263.

- Ortuño, V. M. (2002): «Estado de conocimiento de los artrópodos de España». En: F. D. Pineda, J. M. de Miguel, M. A. Casado y J. Montalvo (Eds.), *La Diversidad Biológica de España*. Prentice Hall. Madrid, 209-234.
- Pablo de, C. L.; Peco, B.; Galiano, E. F. y Pineda, F. D. (1982): «Space time variability in Mediterranean pastures analysed with diversity parameters». *Vegetatio*, 50: 113-125.
- Pársec, M. R. y Greenberg, E. P. (2005): «Sociomicrobiology: the connections between quorum sensing and biofilms». *Trends in Microbiology*, 13(1): 27-33.
- Pastor y López, P. (1851): «Memoria geognóstico agrícola de la Provincia de Asturias. Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales». *Memorias*, 1. Parte 3.^a: 1-32.
- (1861): «Viaje científico a Asturias». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales *Memorias* 5: 105-192.
- Patón, D. y Marchante, R. (1989): *Guía de los Mamíferos y Aves extinguidos del Mundo*. Miraguano Ediciones. Madrid. 142 pp.
- Patten, B. C. y Odum, E. P. (1981): «The cybernetic nature of ecosystems». *American Naturalist*, 118(2): 886-895.
- Peral, R. y Reed, L. J. (1920): «On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representations». *Proc. Natnl. Acad. Sci. USA.*, 6: 275-288.
- Peinetti, H. R.; Kalkhan, M. A. y Coughenour, M. B. (2002): «Long term changes in willow spatial distribution on the elk winter range of Rocky Mountains National Park». *Landscape Ecology*, 17: 341-354.
- Pereira, J. S. y Chaves, M. M. (1993): «Plant water deficits in Mediterranean ecosystems». En J. A. C. Smith y H. Griffiths (Eds.), *Plant responses to water deficits-from cell to community*. BIOS Scientific Publications: 237-248.
- Pérez Fernández, J. (1993): «Estudio preliminar y edición». *Anales de Historia Natural, 1799-1804*. Secretaría General del Plan Nacional de I+D. *Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología* 1: 15-309.
- Peters, R. H. (1983): *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press.
- Phillips, R. E. (1934): «Succession, development, the climax and the complex organism: an analysis of concepts I». *J. Ecology*, 22: 554-571; 1935 II y III. *J. Ecology*, 23: 210-246; 488-508.
- Pianka, E. R. (1970): «On *r*- and *K*- selection». *American Naturalist*, 104: 592-597.
- (1974): *Evolutionary Ecology*. Princeton.

- Pielou, E. C. (1975): *Ecological diversity*. Wiley, Nueva York.
- (1991): «The many meanings of diversity», en F. Díaz Pineda, M. A. Casado, J. M. de Miguel y J. Montalvo (Eds.), *Simposio de Diversidad Biológica*. Fundación Ramón Areces, Madrid: 113-115.
- Pignatti, S. (1995): «Biodiversità della vegetazione Mediterranea». En: *La Vegetazione Italiana*. Accademia Nazionale dei Lincei, Roma. *Atti dei Convegni Lincei*, 115: 7-31.
- Pimm, S. L.; Ayres, M.; Balmford, A.; Branch, G.; Brandon, K.; Brooks, T.; Bustamante, R.; Costanza, R.; Cowling, R.; Curran, L. M.; Dobson, A.; Farber, S.; da Fonseca, G. A. B.; Gascon, C.; Kitching, R.; McNeely, J.; Lovejoy, T.; Mittermeier, R. A.; Myers, N.; Patz, J. A.; Raffle, B.; Rapport, D.; Raven, P.; Roberts, C.; Rodríguez, J. P.; Rylands, A. B.; Tucker, C.; Safina, C.; Samper, C.; Stiassny, M. L. J.; Supriatna, J.; Wall, D. H. y Wilcove, D. (2001): «Can we defy Nature's end?» *Science*, 293: 2207-2208.
- Pineda, F. D.; de Pablo, C. L.; Casado, M. A. y de Miguel, J. (1988): «Ecological structures recognized by means of entropy analysis. Assessment of differences between entropy values». *J. theor. Biol.*, 135: 283-293.
- Platt, T. y Denman, K. L. (1975): «Spectral analysis in Ecology». *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6: 189-210.
- Platt, T.; Bouman, H.; Devred, E.; Fuentes-Yaco, C. y Sathyendranath, S. (2005): «Physical forcing and phytoplankton distributions». *Scientia Marina*, 69: 55-73.
- Posner, R. A. (2004): *Catastrophe, risk and response*. Oxford University Press, 322 pp.
- Prechtel, J.; Kneip, C.; Lockhart, P.; Wenderoth, K., y Maier Uwe-G. (2004): «Intracellular spheroid bodies of *Rhopalodia gibba* have nitrogen fixing apparatus of cyanobacterial origin». *Mol. Biol. Evol.* 21(8): 1477-1481.
- Preston, C. M.; Wu, K. Y.; Molinski, T. F. y DeLong, E. F. (1996): «A psychrophilic crenarchaeon inhabits a marine sponge: *Cenarchaeum symbiosum* gen. nov., sp. nov.» *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93: 6241-6246.
- Price, P. W. (1994): «Phylogenetic constraints, adaptive syndromes and emergent properties from individuals to population dynamics». *Res. Popul. Ecol.*, 36: 3-14.
- (2003): *Macroevolutionary theory on Macroecological patterns*. Cambridge University Press, Cambridge. 290 pp.
- Price, P. W. y Carr, T. G. (2000): «Comparative ecology of membracids and theredinids in a macroevolutionary context». *Evol. Ecol. Res.* 2: 645-665.

- Price, T. M.; Lewinsohn, T. M.; Fernandes, G. W. y Benson, W. W. (Eds.) (1991): *Plant-animal interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, Nueva York.
- Quesada, C. y Gago, R. (2000): *Sierra Nevada. Los pisos de vegetación descritos por un naturalista del siglo XIX: Simón de Rojas Clemente*. Manuscrito Universidad de Granada. 17 pp.
- Quian, H. y Ricklefs, R. E. (2000): *Nature*, 407: 180-182.
- Quian, H. y Ricklefs, R. E. (2001): «Diversity of temperate plants in East Asia». *Nature*, 413: 129-130.
- Ramos Fernández, A. (1993): *¿Por qué la conservación de la Naturaleza? Discurso de Ingreso*. Contestación de Salvador Rivas Martínez. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid.
- Rappoport, E. H. (1975): *Areografía. Las estrategias biogeográficas de las especies*.
- Rapport, E. J.; Costanza, R. y McMichael, A. J. (1998): «Assessing ecosystem health: challenges at the interface of social, natural and health sciences». *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 397-402.
- Raunkiaer, C. (1934): *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press Oxford. La edición original es de 1927.
- Reese, D. (Ed.) (1996): *Pleistocene and Holocene fauna of Crete and its first settlers*. Monographs of World Archaeology, 28. P. Press.
- Rey, P. J.; Herrera, C. M.; Guitián, J.; Cerdá, X.; Sánchez Lafuente, A. M.; Medrano, M. y Garrido, J. L. (2006): «The geographic mosaic in pre-dispersal interactions and selection in *Helleborus foetidus* L (Ranunculaceae)». *J. Evolutionary Biology*, 19(1): 21-34.
- Reynolds, C. S. (1984): «Phytoplankton periodicity: the interaction of form, function and environmental variability». *Freshwater Biol.*, 14: 111-142.
- (1993): «Scales of disturbance and their importance in plankton ecology». *Hydrobiologia*, 249: 157-171.
- Richards, P. W. (1952): *The Tropical rainforest: an ecological study*. Cambridge University Press, 450 pp. (2.^a ed., 1972).
- Ricklefs, R. E. (1987): «Community diversity: Relative roles of local and regional processes». *Science*, 235: 167-171.
- Rico y Sulolbes, M. (1855): «Estudio del huracán de 29 de octubre de 1842». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Memorias. Segunda Serie Ciencias Físicas, 1.^a Parte T. III*: 46-65.
- Rieseberg, L. H. (1997): «Hybrid origins of plant species», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 359-389.

- Ríos de los, Naceyro, F. (1850): «Catálogo de aves de la ciudad de Santiago». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Memorias*, 1 (1).
- Rivas Martínez, S. (1961): «Los pisos de vegetación en la Sierra Nevada». *Bol. R. Soc. Española de Historia Natural*, 59: 55-64.
- (1985): *Biogeografía y Vegetación. Discurso de Ingreso*. Contestación por A. Martín Municio. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Madrid. 103 pp.
- Rodríguez, E. (1861): «El eclipse de sol de 1860». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Memorias*, 5: 205-214.
- Rodríguez, J.; Fernández Haeguer, J. y Jordano, D. (1991): «El ciclo biológico de *Plebejus argus* en el Parque Nacional de Doñana (SW de España) (Lepidoptera Lycaenidae)», *SHILAP*, 19: 241-252.
- Rodríguez Ruiz, A. y Granado, C. (1987): «Estudio morfológico del aparato mandibular en cinco especies del género *Chirostoma*». *Revista de Biología Tropical*, 97-106.
- (1988a): «Características morfofuncionales de *Chirostoma consocium*, *Ch. chapale*, *Ch. ocotlanae* del lago de Chapala México». *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 1988: 265-272.
- (1988b): «Características del aparato bucal asociadas al régimen alimenticio en cinco especies coexistentes del género *Chirostoma* (lago de Chapala, México)». *Revista Chilena de Historia Natural*: 35-51.
- Roinien, H. P.; Price, P. W.; Julkunen Tiito, R.; Tahvanainen, J. e Ikonen, A. (1999): «Ovoposition stimulant for gall inducing sawfly *Euura lasiolepis* on willow is a phenolic glucoside». *J. Chem. Ecol.* 25: 943-953.
- Root, R. B. y Chaplin, S. J. (1976): «The life stiles of tropical milkweed bugs. *Oncopeltus* (Hemiptera, Lygaeidae), utilizing the same hosts». *Ecology*, 57: 132-140.
- Rornling, U. (2002): «Molecular biology of cellulose production in Bacteria». *Res. Microbiology*, 153: 205-212.
- Rosenzweig, M. L. (1995): *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, 436 pp.
- Rubio, J. L.; García Novo, F.; Baldasano, J. M. y Martín Mateo, R. (2006): *Estrategia Mediterránea de Desarrollo Sostenible*. Comisión de Medio Ambiente. Alto Consejo Consultivo de I+D de la Presidencia Generalitat Valenciana, Valencia. 213 pp.
- Ruiz, J. P. y González Bernáldez, F. (1983): «Landscape perception by its traditional users. The ideal landscape of Madrid livestock raisers». *Landscape Planning*, 9: 279-297.

- Savater, B.; Van ham Roeland, C. H. J.; Martínez Torres, D.; Silva, F.; Latorre, A. y Moya, A. (2001): «Molecular evolution of aphids and their primary (*Buchnera* spp) and secondary endosymbionys: implications for the role of simbiosis in insect evolution». *Interciencia*, 26(10): 508-512.
- Sahlins, M. y Service, E. (1960): *Evolution and culture*. Ann Arbor, University of Michigan Press.
- Sáinz Ollero, H. y Moreno Sáiz, J. C. (2002): «Flora vascular endémica española». En: F. D. Pineda, J. M. De Miguel, M. A. Casado y J. Montalvo (Eds.), *La Diversidad Biológica de España*. Prentice Hall, Madrid.
- Salt, G. W. (1979): «A comment on the use of the term emergent properties». *American Naturalist*, 113: 145-161.
- Sánchez Díaz, M. y Aguirreolea, J. (2000): «El agua en la planta. Movimientos estomáticos y transpiración. Transporte de agua y balance hídrico en la planta». En: J. Azcón Bieto y M. Talón (Eds.), *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGraw Hill, Madrid, Barcelona: 17-82.
- Sánchez Lafuente, A. M.; Guitián, J.; Medrano, M.; Herrera, C. M.; Rey, P. J. y Cerdá, X. (2006): «Plant traits, environmental factors and pollination visitation in winter flowering *Helleborus foetidus* L (Ranunculaceae)». *Annals of Botany*, 96(5): 845-852.
- Scheffer, M.; Szbó, S.; Gragnani, A.; van Nes, E. H.; Rinaldi, S.; Kautsky, N.; Norberg, J.; Roijackers, R. M. M. y Franke, R. J. M. (2003): «Floating plant dominante as a a stable state». *Proc. Natal. Acad. Sci. USA*, 100(7): 4040-4045.
- Schimper, A. F. W. (1898): *Pflanzengeographie auf der physiologischen Grundlage*. Leipzig. La traducción inglesa es de 1903, *Plant geography upon a physiological basis*. Oxford.
- Schindler, D. W. (1973): «Experimental approaches to limnology - an overview». *Can. J. Fish. Res. Board. Can.*, 30: 1409-1413.
- (1977): «Evolution of phosphorus limitation in lakes: natural mechanisms compensate for deficiencies of nitrogen and carbon in eutrophied lakes». *Science*, 195: 260-262.
- (1988): «Effects of acid rain on freshwater ecosystems». *Science*, 239: 149-157.
- Schindler, D. W.; Mills, K. H.; Malley, D. F.; Findlay, D. L.; Shearer, J. A.; Davies, M. A.; Turner, M. A.; Linsey, G. A. y Cruikshank, D. R. (1985): «Long term ecosystem stress: the effects of years of experimental acidification on a small lake». *Science*, 228: 1395-1401.

- Schindler, D. W.; Brunskillm, G. J.; Emerson, S.; Broecker, W. S. y Peng, T. H. (1972): «Atmospheric carbon dioxide: Its role in maintaining phytoplankton standing crops». *Science*, 177: 1192-1194.
- Schmid, H. A. y cols. (1999): «Plant diversity and productivity of European grasslands». *Science*, 286: 1123-1127.
- Schoppf, J. W. (2000): «The fossil record. Tracing the roots of cyanobacterial lineage». En: B. Whitton y M. Potts (Eds.), *Ecology of Cyanobacteria their diversity in space and time*. Kluiver Academia Press. Dordrechdt: 13-15.
- Schrödinger, E. (1945): *What is life?* Cambridge University Press.
- Schultz, E. D. y H. A. Mooney (Eds.) (1986): *Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, Nueva York.
- Sears, P. B. (1960): «The place of Ecology in science». *American Naturalist*, 94(876): 193-200.
- Seifert, B. (1999): «Interespecific hybridisations in natural populations of ants by example of a regional fauna (Hymenoptera, Formicidae)». *Insects Sociaux*, 46: 45-52.
- Shannon, C. E. y Weaver, W. (1949): *The mathematical theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Sheail, J. (1987): *Seventy-five years in Ecology: the British Ecological Society*. Blackwell, Oxford, 301 pp.
- Silva, F. J.; Latorre, A. y Moya, A. (2001): «Genome size reduction trough multiple events of gene disintegration in *Buchnera* APS». *Trends in Genetics*, 17(11): 615-618.
- Simberloff, D. y Wilson, E. O. (1969): «Experimental zoogeography of islands: the colonisation of empty islands». *Ecology*, 50: 278-296.
- (1970): «Experimental zoogeography of islands: a two-year record of colonisations». *Ecology*, 51: 934-937.
- Simpson, E. H. (1949): «Measurement of Diversity». *Nature*, 163: 688.
- Smith, E. O. (2002): *When culture and biology collide*. Rutgers University Press, New Brunswick. 266 pp.
- Snow, C. P. (1959): *The Two Cultures*. La edición de 1993 (Cambridge University Press, Cambridge), incluye un ensayo aparecido en 1963: *The Two Cultures: a second look* y una interesante introducción y reevaluación del tema por Stephan Collini.
- Solano, C.; García, B.; Valle, J.; Berasain, C.; Ghigo, J. M.; Garnazo, C. y Lasa, I. (2002): «Genetic analysis of *Salmonella enteritidis* biofilm formation: critical role of cellulose». *Molecular Microbiology*, 43(3): 793-808.

- Solbrig, O. T.; Paarlberg, R. y di Castri, F. (2001): *Globalization and the Rural environment* The David Rockefeller Center Series on Latin American Studies Harvard University 527 pp.
- Solé, R. V.; Alonso, D. y Saldaña, J. (2004): «Habitat fragmentation and biodiversity collapse in neutral communities». *Ecological Complexity*, 1: 65-75.
- Sousa Martín, A. y García Murillo, P. (2005): *Historia ecológica y evolución de las lagunas peridunares del Parque Nacional de Doñana*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 170 pp.
- Streadman, D. W. (1989): «Extinction of birds in Eastern Polynesia: a review of the record and comparisons with other Pacific island groups». *J. Archaeological Science*, 16: 177-205.
- Stern, N. (2006): *The economics of Climatic change*. Informe al Primer Ministro del Reino Unido. 575 pp.
- Stevenson, A. C. (1984): «Studies in the vegetational history of SW Spain III Palynological investigation at El Asperillo, Huelva». *J. Biogeography*, 11: 527-551.
- Steward, J. H. (1955): *Theory of culture change*. University of Illinois Press. Urbana.
- Stoddart (Ed.) (2000): *Landscapes from antiquity*. Antiquity publications Ltd., Cambridge. 380 pp.
- Stork, N. E. (1988): «Insect diversity: facts, fiction and speculation». *Biological Journal Linnean Society*, 35: 321-337.
- Streb, P.; Tel-Or, E., y Feierabend, J. (1997): «Light stress effects and antioxidative protection in two desert plants». *Funct. Ecol.*, 11: 416-424.
- Tansley, G. (1935): «On the use and abuse of vegetational concepts and terms». *Ecology*, 16: 284-307.
- Temple, S. A. (1977): «Plant-animal mutualism: coevolution with Dodo leads to near extinction of plant». *Science*, 197: 885-886.
- Terborg, J. et al. (2001): «Ecological meltdown in predator free forest fragments». *Science*, 294: 1923-26. Comentarios en Diamond, J., 2001, Dammed experiments! *Science*, 294: 1847-48.
- Terradas, J. (2001): *Ecología de la vegetación*. Editorial Omega, Barcelona. 703 pp.
- (2006): *Biografía del mundo. Del origen de la vida al colapso ecológico*. Destino Imago Mundi, Barcelona. 503 pp.
- The World Watch Institute (2003): *State of the World 2003*. WWI. Nueva York.

- Tilman, D. (1988): *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Monographs in Population Biology, 26. Princeton U. Press. Princeton. 360 pp.
- (1994): «Competition and biodiversity in spatially structured habitats», *Ecology*, 75: 2-16.
- (1996): «Biodiversity: population versus ecosystem stability». *Ecology*, 77: 350-363.
- (1997a): «Community invasibility, recruitment limitation, and grassland diversity». *Ecology*, 78: 81-92.
- (1997b): «Distinguishing between the effects of species diversity and species composition». *Oikos*, 80: 185.
- (1999): «The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles». *Ecology*, 80: 1455-1474. Recopila los principios generales que parecen regir la diversidad de las comunidades en un trabajo que constituyó su Conferencia Robert McArthur de la Ecological Society of America.
- Tilman, D.; Lehman, C. L. y Bristol, C. E. (1998): «Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence?» *American Naturalist*, 151(3): 277-282.
- Tilman, D.; Lehman, C. L., y Thompson, K. T. (1997): «Diversity - stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence». *American Naturalist*, 151: 277-282.
- Toffler, A. (1990): *Powershift*. Bantam Books, Nueva York.
- Toja, J. (1984): *Limnología de los embalses de abastecimiento de Sevilla*. CEDEX/MOPU, Madrid. 159 pp.
- Torsvik, V.; Vreas, L. y Thingstad, T. F. (2002): «Prokariotic diversity- Magnitude, dynamics and controlling factors». *Science*, 296: 1064-66.
- Toya, J. M.; Pimm, S. L., Sole, R. V. (2006): «Ecological networks and their fragility». *Nature*, 442: 259-264.
- Transición hacia la sostenibilidad en el Siglo XXI* (2003): Número monográfico. *Rev. R. Aca. Cienc. Exact. Fis. Nat. (Esp.)*: 97(1).
- Tudela, P. (1991): *Desarrollo y Medio Ambiente en América Latina y el Caribe*. MOPT, Madrid.
- Turner II, B. L.; Gómez Sal, A.; González Bernáldez, F. y di Castri, F. (1993): *Global Land use Change. A perspective from the Columbian encounter*. CSIC, Madrid. 446 pp.
- Tuxen, R. (1937): «Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands». *Mitt- Florist- Soziol- Arbeitsgem- Niedersachsen*, 3: 1-170.

- Tuxen, R. y Elleberg, H. (1937): «Der systematische und der Ökologische Gruppenwert». *Ein Beitrag zur Begriffsbildung und Methodik in der Pflanzensoziologie Mitt Florist Soziol Arbeitsgem*, 3: 171-184.
- Umprey, G. J. (2006): «Sperm parasitism in ants: selection for interspecific mating and hybridization». *Ecology*, 87(9): 2148-59.
- Ulanowicz, R. E. (1979): «Complexity, stability and self-organization in natural communities». *Oecologia (Berl.)*, 43: 295-298.
- (1986): *Growth & Development: Ecosystems Phenomenology*, Springer Verlag, Nueva York. 203 pp.
- Ulanowicz, R. E. y Hannon, B. M. (1987): «Life and the production of entropy». *Proc. Roy. Soc., London B.*, 232: 181-192.
- Ulanowicz, R. E. y Zickel, M. J. (2003): «Using Ecology to quantify organization in fluid flows». En: A. Kleidon y R. Lorenz (Eds.), *Non-Equilibrium Thermodynamics and the Production of Entropy: Life, Earth, and Beyond*. Springer Verlag, Berlín: 57-66.
- UNESCO (2000): *Un mundo Nuevo*. Ediciones UNESCO. París.
- Valdés, B.; Talavera, S. y Fernández Galiano, E. (Eds.) (1989): *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Ketres editores, Barcelona, vols. 1-3.
- Valiela, I. y Bowen, J. L. (2004): «Recent shifts in winter distribution in birds: Effects of global warming and local habitat change». *Ambio*, 32: 476-480.
- Valiela, I. y Cole, M. L. (2002): «Comparative evidence that salt marshes and mangroves may protect seagrass meadows from land-derived nitrogen loads». *Ecosystems* 5: 92-102.
- Valiela, I. y Teal, J. M. (1979): «The nitrogen budget of a salt marsh ecosystem». *Nature*, 280: 652-656.
- Valiela, I.; Collins, G.; Kremer, J.; Lajtha, K.; Geist, M.; Seely, B.; Brawley, J. y Sham, C. H. (1997): «Nitrogen loading from coastal watersheds to receiving estuaries: New method and application». *Ecol. Appl.*, 7: 358-380.
- Valverde, J. A. (1967): «Aspectos ecológicos de la antropogénesis». En: M. Crusafont, B. Meléndez y E. Aguirre (Eds.), *La Evolución*. BAC. Madrid: 734-751.
- (1967): *Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres*. Monografías Estación Biológica de Doñana 1 (Monografías de Ciencia moderna CSIC, 76), Madrid.
- (2006): «Moral Biomásica». *Discurso de Ingreso Memorias*. Real Academia Sevillana de Ciencias. Sevilla.
- Van den Honert, T. H. (1948): «Water transport in plants as a catenary process». *Discussions Faraday Soc.*, 3: 146-153.

- Van Dam, J. A.; Abdul Aziz, H.; Álvarez Sierra, M. A.; Hilgen, F. J.; van den Hoek Ostende, L. W.; Lourens, L. J.; Mein, P. van der Meulen, A. y Peláez Campomanes, P. (2006): «Long-period astronomical forcing of mammal turnover». *Nature*, 443: 687-691.
- Van Valen, L. (1973): «A new evolutionary Law». *Evolutionary Theory*, 1: 1-30.
- (1974): «Two modes of evolution». *Nature*, 252: 298-300.
- Varios profesores de Vizcaya (1861): «El eclipse de sol de 1860». Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Memorias*, 5: 215-222.
- Vayda, A. P. y Rappaport, R. A. (1968): *Ecology: Cultural and Noncultural*. En: J. H. Clifton (Ed.). *Introduction to cultural Anthropology*. Houghton and Mifflin. Boston.
- Vera Torres, J. A. (2004): *Temas de actualidad en la interpretación del registro estratigráfico. Discurso de Ingreso*. Contestación de Emiliano de Aguirre Enríquez. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- Vidal, I. (1851): «Catálogo de las aves de la Albufera», 1.^a parte. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, *Memorias*: 1(2); 2.^a parte, 1857, *Memorias*: 4(2).
- Vitousek, P. M.; Mooney, H. A.; Lubchenco, J. y Melillo, J. M. (1997): «Human domination of Earth's ecosystem». *Science*, 277: 494-499.
- Vocabulario Científico y Técnico* (1996): Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales/ESPASA. Madrid.
- Volterra, V. (1926): «Variazioni e fluttiazioni del numero d'individui in specie animali conviventi». *Mem. Acad. Lincei (s.6)* 2: 31-113. Tuvo repercusión la traducción del artículo aparecida en el *Animal Ecology* de R. Chapman (1931), McGraw-Hill, Nueva York.
- Vrba, E. S. (1989): «Levels of selection and sorting with special reference to the species level». *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 6: 11-168.
- Waage, J. K. y Greathead, D. J. (1988): «Biological control: challenges and opportunities». *Philosophical Transactions Royal Society London, B* 318: 111-128.
- Wagensberg, J. (1990): «La Biosfera, un sistema dinámico y complejo». *Curso Máster en Educación Ambiental. Primer Bloque*. Módulo 2. UNED. Madrid.
- Wagensberg, J. (1985): *Ideas sobre la complejidad del mundo*. Tusquet Editores, Barcelona.

- Walter, E. (1964-68): *Die Vegetation der Erde in Öko-physiologischer Betrachtung*. VEB Fisher, Jena, 2 vol.
- (1980): *Zonas de vegetación y clima*. Omega. Barcelona.
- Warming, E. (1895): *Plantensanfund. Grundtræk af den Okologiske Plan-tegeografie*, Copenhagen. Rápidamente traducido, se divulga como *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie* (Berlín, 1896) y en la traducción inglesa de 1909, corregida y aumentada: *Oecology of Plants* Oxford University Press London.
- Watanabe, Y.; Martini, J. E. J. y Ohmoto, H. (2000): «Geochemical evidence for terrestrial ecosystems 2.6 billion years ago». *Nature*, 408: 574-578.
- Watson, J. D. y Crick, F. H. C. (1953): «Molecular structure of Nucleic Acids». *Nature*, 171: 737-738.
- Webster, B. (1981): «Late Pleistocene extinctions and human predations: a critical overview». En: R. S. O. Harding y G. Tleki (Eds.).
- Weiherr, E.; van der Werf, A.; Thompson, K.; Roderick, M.; Garnier, E., Eriksson, O. (1999): «Challenging Theophrastus. A common core list of plant traits for functional ecology». *J. Veg. Sci.*, 10: 609-620.
- Weiner, J. (1994): *The beak of the finch*, A. Knopf. Nueva York.
- Wenzel, M.; Radek, R.; Brugerolle, G. y König, H. (2003): «Identifica-tion of the ectosymbiotic bacteria of *Mixotricha paradoxa* involved in movement symbiosis». *European J. Parasitology*, 39(1): 11-23.
- Westoby, M. (1998): «A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme». *Plant and Soil*, 199: 213-227.
- Westoby, M. y Leishman, M. (1997): «Categorizing plant species into functional types». En: T. M. Mith, H. H. Shugart y F. I. Woodward (Eds.). *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge, U. Press. Cambridge: 104-121.
- White, G. (1789): *Natural History of Selborne*.
- White, L. A. (1949): *The Science of Culture*. Farrar, Straus and Cudahy, Nueva York.
- Whitehead, N. L. (2002): «Ecological history and historical ecology. Dia-chronic modelling versus historical explanation». En: W. Balée (Ed.), *Advances in Historical Ecology*. Columbia University Press, Nueva York: 30-41.
- Wier, L.; Ashen, J. y Margulis, L. (2000): «*Canaleparolina darwiniensis* gen. nov., sp. nov. and other pillotinaceous spirochaetes from in-sects». *International Microbiology*, 3: 213-223.
- Wier, A.; Dolan, M.; Grimaldi, D.; Guerrero, R.; Wagensberg, J. y Mar-gulis, L. (2002): «Spirochete and protist symbionts of a termite (*Mas-*

- totermes electrodominicus*) in Miocene amber». *Proceedings National Academy of Science*, 99(3): 1410-1413.
- Wigglesworth, V. B. (1982): «Carrington Bonsor Williams». *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society*, 28: 667-684.
- Wilson, E. O. (1975): *Sociobiology: the new synthesis*, Belknap Press of Harvard U. Press, Cambridge Massachussets. 697 pp.
- (1985): «The biological diversity crisis». *BioScience* 35: 700-706.
- (1992): *The diversity of life*. Belknap Press Harvard University Press (se ha utilizado la edición de Penguin de 1994).
- Wilson, E. O. y F. M. Meter (Eds.) (1988): *Biodiversity*. National Academy Press Washington.
- Wilson, D. S. (1997): «Altruism and organism: disentangling the themes of multilevel selection theory». *American Naturalist*, 150(2): 122-134.
- Wilson, D. S. y Dugatkin, L. A. (1997): «Group selection and assertive interactions». *American Naturalist*, 149(2): 336-351.
- Wilson, J. B. (1999): «Guilds, functional types and ecological groups». *Oikos*, 86: 507-522.
- Williams, C. B. (1943): «Area and number of species». *Nature*, 152: 264-267.
- (1944a): «Some application of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems». *J. Ecology*, 32: 1-44.
- (1944b): «The logarithmic series and its application to ecological problems». *J. Ecology*, 34: 235-272.
- (1950): «The application of the logarithmic series to the frequency of occurrence of plant species in quadrats». *J. Ecology*, 38: 107-138.
- (1954): «The statistical outlook in relation to ecology». *J. Ecology*, 42: 1-13.
- (1967): «The computer botanist». *Aust. J. Science*, 29: 266-271.
- Williams, W. T. y Lambert, J. M. (1960-67): «Multivariate methods in plant ecology. I Association analysis in plant communities». *J. Ecol.*, 47: 83-101; II The use of an electronic digital computer for association analysis. *J. Ecol.*, 48: 689-710; III Inverse association analysis. *J. Ecol.*, 49: 717-729; IV Nodal analysis. *J. Ecol.* 50: 775-802; V Similarity analysis and information analysis. *J. Ecol.*, 54: 427-445.
- Williams, W. T.; Lambert, J. M. y Lance, G. N. (1967): «Multivariate methods in plant ecology. VI Comparison of information analysis and association analysis». *J. Ecol.*, 54: 635-664.
- Willis, K. J. y Whittaker, R. J. (2002): «Species diversity-Scale matters». *Science*, 295: 1245-47.

- Wittfogel, K. (1957): *Oriental despotism: a comparative study of total power*. Yale University Press, New Haven.
- Wolff, J. O. (1997): «Population regulation in mammals. An evolutionary perspective». *J. Anim. Ecol.*, 66: 1-13.
- Wolpert, L. y Szathmáry, E. (2002): «Multicellularity: Evolution and the egg». *Nature*, 420: 745.
- World Commission on Environment and Development (1987): *Our common future*. Oxford University Press. Oxford.
- Worldwatch Institute (The) (2003): *La situación del mundo, 2003*. Icaria, Editorial Capellades, 415 pp.
- Worster, D. (Ed.) (1989): *The ends of the Earth. Perspectives on Modern Environmental History*. Cambridge University Press.
- Wynn-Williams, D. D. (1996): «Antarctic microbial diversity: the basis of polar ecosystem processes». *Biodiversity and Conservation*, 5: 1271-1293.
- Zapata, S. y Granado Lorencio, C. (1993): «Age, growth and feeding of the exotic species *Lepomis gibbosus* in a Spanish cooling reservoir». *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 90(4): 561-573.
- Zunzunegui, M.; Díaz Barradas, M. C.; Aguilar, F.; Ain Lhout, F.; Clavijo, A., y García Novo, F. (2002): «Growth response of *Halimium halimifolium* at four sites with different soil water availability regimes in two contrasted hydrological sites». *Plant and Soil*, 247: 271-281.
- Zunzunegui, M.; Díaz Barradas, M. C.; Clavijo, A.; Álvarez Cansino, L.; Ain Lhout, F. y García Novo, F. (2006): «Ecophysiology, growth timing and reproductive effort of three sexual forms of *Corema album* (Empetraceae)». *Plant Ecology*, 283: 35-46.

DISCURSO DE CONTESTACIÓN
DEL
EXCMO. SR. D. EMILIANO DE AGUIRRE
ENRÍQUEZ

*Excmo. Sr. Presidente,
Excmos. Sres. Académicos,
Señoras y Señores:*

Es ocasión de una de las mayores alegrías de cuantos estamos hoy bajo este techo la recepción de una nueva persona y personalidad científica, para participar en las tareas y responsabilidades de promoción y orientación de los avances científicos al más alto nivel institucional, que competen a esta Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, como miembro de la misma.

El hoy Profesor Francisco García Novo era estudiante de bachillerato cuando tuve la ocasión de conocerlo, y conocer un preámbulo de su currículum no escrito en las versiones formales de éste. Me traía un mapa geológico, elaborado por él con los colores reglamentarios, sobre uno topográfico, a escala 1:50.000, de la hoja número 458 de Prádena (Segovia). Comenzaba la década de 1960, y me dejé llevar por él al terreno. Reconocía los límites de los afloramientos de rocas paleozoicas, mesozoicas, cenozoicas y sus divisiones; me enseñó cómo un arroyo que descendía de la sierra se sumía en un boquete kárstico; me mostró bloques desplazados de brechas con fósiles de micromamíferos; luego encontramos *in situ* las fisuras de dónde procedían. Terminada la Enseñanza media, estudia Ciencias Biológicas en la Universidad Complutense de Madrid, Licenciado con Premio Extraordinario en 1966 y Premio Nacional Fin de Carrera. Doctor en Ciencias en 1968 en la misma Universidad y también con Premio Extraordinario. Completa su formación científica e inicia su carrera universitaria en la St. Andrews University del Reino Unido y en la de Sevilla los siete años siguientes. Catedrático de Ecología, su disciplina elegida, en la Universidad de Santiago de Compostela en 1976 y en la de Sevilla desde 1977.

Ha impartido enseñanzas, desarrollado investigación y formado investigadores sobre diversas ramas de las Ciencias del Medio

Ambiente, en particular sobre Ecología de la Vegetación, Ecología de Sistemas y Agrícola, Ecología del litoral en dunas y marismas en diversos continentes y latitudes, y en Educación ambiental. Ha estudiado cambios en sistemas vegetales; historia ecológica, gestión de parques naturales, sostenimiento y restauración, impactos ambientales, creando nuevos métodos de investigación y modelos numéricos. Ha impartido conferencias y desarrollado cursos sobre estos temas en España y países de Europa, de África, de Iberoamérica y Norteamérica. Es miembro de numerosas instituciones científicas nacionales y varias extranjeras; participante, consultor y director en programas internacionales y en comisiones internacionales sobre seguimiento y conservación ambiental y ha recibido por ello reconocimientos y galardones. Entre sus premios nacionales, la Cruz de Alfonso X el Sabio, y el Premio Rey Jaime I de Medio Ambiente, en 1995. Ha formado 25 doctores como director en sus tesis y tres laureados extranjeros. Es autor, o coautor, de 14 libros y 198 artículos o capítulos científicos y unas 100 publicaciones menores, docentes o de divulgación.

En el campo de la Ecología, había sido pionero el Excmo. Sr. Don Ángel Ramos Fernández, quien me precedió en el puesto que ocupó en esta Real Academia de Ciencias. El Doctor Francisco García Novo ha sido elegido para uno de los nuevos, de reciente creación, la Medalla número 47. Por ello quizá sea más obligado, y aun emotivo, mi reconocimiento a su labor y a su presentación de la Ecología, ciencia del gran sistema que formamos nosotros mismos con los mundos inorgánicos y orgánicos que nos rodean. Parte de ella es la historia de ese complejo sistema ambiental en las edades pasadas de la Tierra y de la Vida, y en particular en los tramos de la evolución humana: es en este dominio en el que puedo hacerme eco, con un escueto repaso, de las fecundas enseñanzas de la Ecología que nos aporta el nuevo Académico.

1. PRIMEROS DESARROLLOS DE LA PALEOECOLOGÍA

Si bien las interacciones e interdependencias entre seres y comunidades de la naturaleza dentro de un ámbito geográfico fueron, al menos en parte, conocidas por observadores y estudiosos antiguos —bastante antes de Darwin—, y autores de «Historia Natural», como Lequanda con su *Quadro de Historia Natural, Civil y Geográfica del Reyno de Perú* (inédito pero expuesto, 1799), y José de Acosta, autor de la *Historia Natural y Moral de las Indias* (Sevilla, 1590), no cuaja una «Ecología» como disciplina científica hasta

mediados del siglo XX. Entre los primeros ecólogos constructores de esta ciencia se cuenta el español y miembro correspondiente de esta Real Academia, Ramón Margalef (1959), cuya persona y estudios basados en observaciones en las rías bajas de Galicia cuando trabajaba en un centro del CSIC, tuvo ocasión de conocer en los Cursos Internacionales de Paleontología 2.º y 3.º (1954 y 1956), creados y dirigidos por Miquel Crusafont, en Sabadell. Quince años antes había nacido la Tafonomía como «rama de la Paleontología» (Efremov, 1940).

Por el mismo tiempo, F. Bernis (1959) incluye detalladas consideraciones paleoecológicas en un profundo estudio sobre especiación en las aves, L. Ceballos (1959) investiga el pasado de los bosques mediterráneos, y Bermudo Meléndez (1959) presenta la Tafonomía como área especial e instrumento indispensable de la Ecología paleontológica. El diferente contenido en un isótopo del oxígeno medido en conchas de foraminíferos planctónicos fue relacionado con ciclos glaciación-deglaciación por Cesare Emiliani en los años cincuenta; éste llega a presentar una curva de fluctuación paleotérmica cronometrada sobre muestras de sondeos de fondos marinos en el Caribe (Emiliani, 1966). Toma el relevo N. Shackleton (1967), y pronto empiezan a multiplicarse en todo el mundo las campañas oceanográficas, programas de sondeos y representaciones de escalas paleotérmicas, también en fondos bentónicos y más tarde en hielos polares.

También en la década de 1960 se publica en inglés un tratado de Paleoecología del autor ruso Gekker, con transcripción inglesa de su apellido (Hecker, 1965), y se relaciona la Ecología del pasado con el estudio de la evolución (Bates, 1960). No tarda en aparecer otro grueso volumen que trata de enfocar con vistas a la nueva ciencia los estudios evolutivos en curso sobre fauna y fósiles humanos de África (Bishop y Clark, 1967); en esta obra, la casi totalidad de los autores se ciñen a objetivos geocronológicos o de industrias paleolíticas; Bishop (*ibid.*) se abre más a los entornos geográficos, y F. C. Howell (1967) llama al trabajo propiamente paleoecológico. Por esos años pasaron al continente africano —con escala en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid— A. Keith Behrensmeyer y Andrew Hill para estudiar la ecología de las nuevas áreas del Rift Valley en que se estaban descubriendo fósiles humanos de edad pliocena (Behrensmeyer, 1978; Hill, 1978). En España, un ecólogo y estudioso del comportamiento animal expone el efecto selectivo de factores ambientales sobre la talla, morfología y funciones en los Primates (Valverde, 1967), como en otros mamíferos, particularmente insulares, y un paleontólogo

(Crusafont, 1967) refiere las aportaciones de la nueva Bioquímica al estudio de la evolución, no sólo en cuestiones genéticas y epigenéticas sino además en la parte de los ecosistemas.

En la década de los setenta se publica un Atlas paleobiogeográfico, con mapas para los diversos grupos en las sucesivas edades estratigráficas (Hallam, 1973), un libro monográfico sobre los fósiles y la Ecología (McKerrow, 1978), que comenta el cuaternarista Martinsson (1979), y otro sobre el clima y la evolución a través de los tiempos geológicos (Pearson, 1978). No podía faltar un protagonismo del tema evolutivo en el grupo humano en este crecer de la Paleoeología (Tuttle, 1975; Butzer, 1977; Isaac, 1978), y de la Tafonomía. La Unión Internacional para el estudio del Cuaternario (INQUA) se reorganizó en su IX Congreso, Nueva Zelanda, 1973; una nueva entre sus doce Comisiones era la de Paleoeología Humana, para la que fue elegido presidente H. de Lumley (ver Aguirre, 1974).

En los diez años siguientes se multiplican los trabajos publicados en materia de paleoeología, con su problemática dilatada y más diversa. Así se aplican estudios geológicos detallados en programas de prospección de áreas arqueológicas y paleantropológicas de Etiopía (de Heinzelin, ed. 1983); a establecer la secuencia evolutiva del cambio geográfico de una cuenca (Coltrinari *et al.*, 1984); a los cambios ambientales en la extensa región desértica del Sahara (Petit-Maire, 1986; Barry y otros, 1988) y en áreas menores, como en Valencia y sus cuevas (Fumanal, 1986), o en Huelva (Civis, 1987). Se desarrolla la Tafonomía en su problemática, método y técnicas (Hill, 1988; Bromage y Boyde, 1984; S. Fernández López, 1984; Y. Fernández-Jalvo, 1988). Se reconstruyen paleofaunas en el marco no sólo de las divisiones estratigráficas y las dinámicas sedimentarias sino también de la investigación sobre los climas y los ambientes, como hace R. Adrover (1986) con los roedores de los numerosos sitios que va descubriendo en la provincia de Teruel, y se analizan en profundidad casos peculiares como los fenómenos evolutivos inducidos en ambientes insulares (Sondaar, 1987; Sanges, 1988). Se abandonan las simples referencias a las cuatro Glaciaciones y los Interglaciales, y se intenta calibrar con más ajuste las fluctuaciones climáticas regionales, y correlacionarlas con la escala isotópica del océano, OIS (Shackleton, 1987).

Los estudios paleoecológicos y tafonómicos regionales aplicados a la evolución humana se extienden en África del Sur (Butzer, 1984), en Indonesia a las áreas con pitecántropos (Jacob, 1980), en Asia (Liu, 1982; Qi, 1989), en Europa (Freeman, 1981; Jordá, 1986;

Fernández-Jalvo, 1988). Surgen las más o menos grandes cuestiones debatidas en evolución humana: la primera, o primeras salidas de África, verdadera tesis paleoecológica (A. Turner, 1984) y, sobre todo, se abre la controversia sobre si fueron factores naturales o el factor humano los responsables de las extinciones de vertebrados en el Cuaternario (Agenbroad, 1988; Lundelius, 1988). En un simposio se aborda la cuestión de la ciclicidad en cambios del clima en la provincia mediterránea occidental durante el período cuaternario y las bases para su estudio (López-Vera, ed., 1986).

Una salvedad es necesario tener en cuenta: no todos los registros sedimentarios de los pasados ambientes son iguales, y muchos se perdieron. La reconstrucción paleoecológica del pasado nunca podría ser completa. Quedan y quedarán grandes lagunas. Pero vale la pena exponer lo que se puede. Son excepcionales los *Konservervat-Lagerstätten* (Seilacher *et al.*, 1985), niveles de sedimento muy fino e igual, en que se conservan no sólo esqueletos sino cubiertas quitinosas, pelo y plumas, finas nerviaciones, impresiones carnosas de vertebrados grandes y pequeños, insectos enteros, otros invertebrados y órganos vegetales. Conservan así registros muy cumplidos de ecosistemas en cuencas cerradas y tranquilas. Tales son, por ejemplo, las calizas litográficas de Solenhoffen, varios en Asia Central y otros continentes. En España son notables y ya estudiados en esa década, los infracretácicos del Montsec, Lérida (Gómez Pallerola, 1986; Martínez Delclós, 1991), Galve, Teruel (Sanz *et al.*, 1987); Las Hoyas, Cuenca (Sanz *et al.*, 1988; N. Meléndez, 1995; Ortega *et al.*, 1999); el de Mora de Rubielos en el Mioceno (ver Montoya *et al.*, 1996; Peñalver, 1998).

Son favorables a la preservación de restos óseos las fosas tectónicas, los *rifts*, los lagos intramontanos, humedales y meandros. Son frecuentes también y variados los fósiles en depósitos de ambientes litorales y circalitorales, cuyos cambios en variables de nivel del mar, tendencias en el arrastre y deposición, ordenación del grano, relieves, ensenadas, lagunas, alejamiento de la costa tanto en el mar como en tierra firme, quedan bien registrados (Mayoral y Muñiz, 1996; Mihraje, 1996; Fernández Peris *et al.*, 1999). Podemos tener en cuenta que en edades pasadas estos ambientes cambiantes parecen haber sido particularmente propicios a la evolución de órdenes y clases.

Las torcas y cuevas son buenas trampas sedimentarias: pueden conservar restos de vertebrados que allí se refugian, o caen entrapados, o bien restos de comida de carnívoros, o de pobladores humanos, o también arrastrados en coladas de barro (Kos, 1996;

Aguirre, 2000c). De aquí los ricos registros paleoecológicos de la Sierra de Atapuerca (Bermúdez de Castro *et al.*, 1995; Carbonell *et al.*, eds., 1999), secuenciados en el último millón de años, que no cesan de estudiarse.

2. EVIDENCIAS FÓSILES DIRECTAS E INDIRECTAS DE COMPONENTES Y CAMBIOS PALEOAMBIENTALES

Es corriente ilustrar las series estratigráficas y los sitios arqueológicos con los fósiles representativos de faunas contemporáneas de los distintos niveles. El propósito prioritario y casi exclusivo fue por mucho tiempo la aproximación geocronológica: últimamente se atiende más a inferir de ellos el ambiente, el clima y sus cambios en las diversas edades (E. Turner, 1991; Zhou *et al.*, 1991; Meco y Petit-Maire, 1997; Nakaya, 1999; Alcalá *et al.*, 2000; Villas, 2001; Hill, 2002). Donde el registro paleofaunístico es amplio, se puede para ello cotejar con la composición de las faunas de diversos ámbitos actuales (J. Rodríguez, 2001).

Sirven para ello fósiles de animales de distintos ámbitos marinos y litorales de todas las eras geológicas (Fa y Sheader, 2000; Gámez y Liñán, 2001; M. L. Aguirre, 2001; Meco *et al.*, 2002). También de aves (Louchart *et al.*, 1998; Sánchez Marco, 2002; Jiménez y Sánchez Marco, 2004), además de los grandes y pequeños mamíferos, sobre todo estos últimos y entre ellos los roedores (por ejemplo, Martín-Suárez *et al.*, 2001). Más particulares son los casos que ilustran insectívoros (Cuenca y Rofes, 2004) o murciélagos (Sevilla y Chaline, 2004). Entre los grandes se estudian inferencias ecológicas de los fósiles de carnívoros predadores (Hemmer, 2004), de las relaciones de éstos con herbívoros (Fernández Peris, 2004), de osos (Pinto *et al.*, 2005), de los contextos en yacimientos con elefantes en latitudes medias y altas (Palombo, 2004b; Mussi, 2005). Reptiles y anfibios pueden asimismo servir como buenos indicadores paleoambientales (Sanchiz, 1991; Pinto y Andrews, 1999).

Son corrientes los estudios sobre dientes fósiles sueltos de mamíferos, pues sus formas características y adaptadas bastan para clasificarlos y para inferir sus bioambientes. Más raro es un estudio sobre dientes aislados de dinosaurios, su atribución taxonómica y su información paleoecológica (Canudo *et al.*, 1999). Sin tener registros tan calibrados como las secuencias polínicas, se estudian los cambios evolutivos y crisis faunísticas en registros fósiles de

mamíferos correlacionados con y atribuibles a cambios ambientales (ver Lundelius, 1988; Haynes *et al.*, 1999; Maroto y otros, 2001; Alberdi y Prado, 2004). En particular, y en diversas épocas, se investigan casos patológicos en vertebrados (P. J. Pérez, 2004), y cambios en la talla (Altuna, 1995; Prado *et al.*, 2004), sobre todo en islas (Palombo, 2004a), que pueden tener análogos en el grupo humano.

Obviamente, se ha logrado relacionar con crisis o factores ambientales ciertos cuadros paleopatológicos en humanos de edades pretéritas (Campillo, 1994; P. J. Pérez, 2006), llegándose incluso a introducir el término «paleoepidemia» cuando se dispone de una población pretérita numerosa que proporciona apoyo a estudios estadísticos (P. J. Pérez y Gracia, 1998). También el estudio de causas de muerte puede llevar a reconocer un evento paleoclimático ocasional como el responsable de un accidente mortal, que puede afectar a uno o pocos individuos, o bien a un grupo numeroso; es el caso de la Sima de los Huesos, de Cueva Mayor en la Sierra de Atapuerca, donde un fuerte chaparrón esporádico estival provocó un corrimiento en la ladera que taponó una cueva dejando sin aire y sin salida al grupo de unos treinta que allí se había refugiado (Aguirre, 2000c). Luego el lodo en el interior se llevó los cadáveres al borde y al fondo de una sima.

Registros indirectos de faunas fósiles en el Pleistoceno Superior y el Holoceno son los conjuntos de pinturas y grabados rupestres, aun cuando se pueda advertir un sesgo en la selección de los taxones representados (Alcolea y Balbín, 2005). Dos tramos cronológicos distintos y la evolución paleogeográfica del área se estudian en rocas grabadas del Valle del Côa, Portugal (Zilhao, 1998).

La Paleocnología es también disciplina paleoecológica, porque revela efectos de funciones de organismos pretéritos grabados, estampados en su medio ambiente (Gámez Vintaned y Liñán, 1996). Así las diversas icnitas de animales en fondos marinos paleozoicos (Gámez y Mayoral, 1995), mesozoicos (Gibert y Benner, 2002; Neto y Rodríguez, 2003), los campos mesozoicos de huellas de dinosaurios en la Cuenca de Cameros (Moratalla *et al.*, 1999), icnitas miocenas (Uchman y Álvaro, 2000), las marcas de bioerosión en rocas y conchas marinas de diversas edades (Mayoral, 2001). Otros registros icnológicos veremos más abajo, al hablar de Tafonomía. Se reconocen nidos de himenópteros en estratos pleistocenos en las Islas Canarias (Edwards y Meco, 2000).

Se relacionan con graves eventos ambientales las crisis faunísticas con extinción de grandes taxones (Linares, 1997), la mayor al

final del Paleozoico, importante la del Devónico (García Alcalde *et al.*, 2001). Más célebre la de dinosaurios y amonites, al final del Cretácico, cuyos factores ecológicos no deben ignorarse (Canudo y Cuenca, 2004; Aguirre, 2005b). El factor humano no se excluye sin debate en extinciones cuaternarias (ver más abajo). En el Plioceno y Pleistoceno se cuentan pérdidas vegetales sucesivas en latitudes medio altas de Eurasia (Grichuk, 1997).

Conjuntos florísticos de edades pasadas se reconstruyen por impresiones de hojas y tallos en rocas paleozoicas con vetas de carbón, también en tobas calizas de antiguos lagos y manantiales. Más raros pero muy ilustrativos son los troncos mineralizados de taxones arbóreos, antiquísimas secuoyas (Hidalgo y Heras, 2003). Cambios en la megaflora fósil y en las muestras de polen se consideran documentos primordiales del cambio climático entre el Cretácico y el Paleógeno (Martín Closas, 2005; Wing, 2005).

Los granos de polen, gracias a su cubierta de polisacáridos quitinoides, resistentes a ácidos y alcaloides se conservan en sedimentos de grano fino, arcillas y limos, siempre que no hayan sufrido oxidación. Su estudio, la Palinología, es la fuente más común de información que permite reconstruir con fina calibración de tiempo y espacio secuencias florales detalladas y largas en diversas regiones (Scott, 1984; Semah, 1984; Barry *et al.*, 1988; Davis, 1994; Iriarte *et al.*, 2005; Ruiz Zapata *et al.*, 2005). Se estudian así sucesivas paleofloras continentales en cuencas subsidentes, calderas volcánicas y franjas costeras con polen y esporas extraídos en sondeos; también en fondos circalitorales: por ejemplo, en Colombia (Hooghiemstra y Ran, 1992), en Europa y África atlántica (Dupont, 1992) con calibración de menos de diez milenios para el Pleistoceno Superior y de la parte del Océano Índico (DeMenocal, 1995), así como de la Península Ibérica (Dupré, 1988; Diniz, 2001; Sánchez Goñi y D'Errico, 2005). Con las muestras de polen en depósitos de cuevas puede ocurrir que se desplacen por transporte en agua filtrante a niveles inferiores. Cabe también sesgo en la representación palinológica por efecto de vientos dominantes o de otros transportadores. En los años recientes se extiende el examen de polen extraído de coprolitos (Scott y otros, 1996; 2004; Fernández-Jalvo *et al.*, 1999c; Carrión y otros, 2004; González Sampériz *et al.*, 2005), evidencia sólida, no inferida, de relación real entre una paleofauna y su paleoflora. Se estudian variables paleotérmicas, de salinidad y corrientes oceánicas por cambios en la microfauna mediante sondeos submarinos (Knudsen, 1992).

Obviamente, las reconstrucciones de paleoclimas y paleorrelieves que se infieren de los conjuntos de fósiles animales y vegetales

deben cotejarse entre sí y con los que se deducen del estudio sedimentológico, los medios y las dinámicas terrestres (Woldegabriel *et al.*, 2000). En las Cordilleras Béticas, Ruiz Bustos (2004) establece varios ciclos de régimen lacustre para las cuencas de Baza en los últimos tres millones de años, teniendo en cuenta las faunas de micromamíferos como indicadores paleoambientales.

En África Oriental se distinguieron fases de lago y de curso fluvial en la cuenca del Lago Turkana y la evolución diferente de cuencas vecinas a lo largo del Valle del Rift, señalada por Nakaya *et al.* (1999), es compendiada por Trauth *et al.* (2005). Se puede explicar por alteraciones tectónicas en las cotas de fondo de la fosa, además del posible efecto erosivo remontante en los cursos fluviales de desagüe afectados por cambios en el nivel del mar, y se ha apuntado la correlación de estos cambios geográficos con los de vegetación y climáticos, según registros marinos y terrestres, con buena calibración entre hace 3,5 y 1,5 Ma (Behrensmeier, 2006).

En el sedimento, los tamaños de los granos y su distribución, sus formas y texturas, el contacto con la capa subyacente, el color de los finos, su cohesión, son signos macroscópicos de la geodinámica del paisaje, de las aguas corrientes, estancadas, inundantes o ausentes, del régimen pluvial y térmico, de oxidación o anoxia en un lugar. Más se afina con examen microscópico y petroquímico. Así, el estudio geométrico de las capas sedimentarias, de sus variaciones internas, de sus límites y contactos entre capas sucesivas en series estratigráficas da a conocer la topografía y las condiciones geodinámicas del entorno y sus cambios en una secuencia cronológica (por ejemplo, Hoyos y Aguirre, 1995; Freitas y Andrade, 2001; Torre *et al.*, 2004). Con ayuda de las técnicas geocronométricas se calibra el tiempo representado de la Historia del planeta Tierra y los ritmos de los cambios registrados, que se clasifican en ciclos: los hay de entre cientos de millones de años hasta paucianuales, estacionales y esporádicos (Vera, 1994). Así se obtienen reconstrucciones fiables y calibradas de las fluctuaciones del nivel de los océanos y mares (Zazo *et al.*, 2004), de los cambios y duraciones de las diversas formas geográficas litorales y circalitorales (Mateu, 1999), de las variables oceanográficas (varios en Taborda, Cascalho y Ortlieb, 2001), de las situaciones en relieves, cuencas, y en regiones enteras en tramos de tiempo (Molina, 2004; Rodríguez Vidal y Gracia Prieto, 2004), y se promueve una «arqueología del paisaje» (Criado, 1991; ver Aguirre, 1999). Cambios muy patentes como los del nivel del mar y el régimen de cuencas pueden a su vez obedecer a fluctuaciones del clima o bien a reactivaciones tectónicas o epirogénicas: unas y otras pueden también concurrir y

aun influirse. Tanto para conocer y mejor calibrar los escenarios de las sucesiones cíclicas paleoambientales de distinto orden en una región como sus factores determinantes, debemos cotejar las secuencias y magnitudes de los cambios regionales con los globales; también contrastar las secuencias y ciclos estratigráficos con los paleobiológicos y tafonómicos según los fósiles que contienen (Fernández López, 2004). Este y otros autores estudian así ciclos entre cienmilenarios y de menos de diez milenios y cambios eventuales en el Jurásico del Sistema Ibérico (G. Meléndez, 1997; Olóriz, 2001). Así combinando registros estratigráficos y paleontológicos se reconstruyen secuencias de fluctuaciones climáticas en áreas clave, como las Canarias (Meco, 2003), o en el relleno secuencial de una cueva (Olaria y Gusi, 1999; Straus *et al.*, 2001). Sólo investigar los distintos registros sedimentarios, paleobotánicos y paleozoológicos en un sitio y contrastar sus lecturas permite ver un escenario fiable, como el del entorno madrileño, tendiendo a la estepización, al comienzo de la regresión miocena, hace unos 15 Ma (Fernández Marrón *et al.*, 2004) y los bien estudiados en el Cuaternario valenciano (AEQUA, 1991).

Las gotas de resina que exudan árboles como las araucarias y pinos engloban pequeños invertebrados enteros y otros restos de animales, polen vegetal, microorganismos contemporáneos y subproductos moleculares. En determinadas condiciones ambientales, la resina se convierte en ámbar. Se conocen yacimientos relevantes de ámbar fosilífero de edades cenozoicas en China, Malasia, Méjico, República Dominicana y varios estados de Europa. En el Cretácico destacan: Manitoba en Canadá; New Jersey, Estados Unidos; Taimyr, Siberia; Archingeay, Francia; varios en Birmania; numerosos en España (Peñalver *et al.*, 1999) destacando Peñacerrada en Álava, y Jezzine en Líbano. En el Museo de Historia Natural de Álava se estudia una colección con pólenes de unas 60 especies vegetales, una veintena de órdenes animales representados, incluso reptiles y plumas de aves en ámbar, insectos y sus parásitos con nuevas especies, géneros y nuevas familias. Se emplean microscopios electrónicos, confocal de láser, de transmisión y rayos X. Y se analizan las condiciones geodinámicas y ambientales del entorno, químicas y diagenéticas del sedimento (Alonso y Wierzchos, 2005).

Las reconstrucciones para tiempos pasados de taigas, pinares, sabanas, garrigas, selva, chaparrales, bosques mediterráneos abiertos, vegas, páramos, matorrales, robledos, humedales, que proporcionan sobre todo los análisis polínicos, se complementan con estudios de paleosuelos reconocibles en los cortes estratigráficos. Es célebre la alternancia de tramos edáficos con clima templado hú-

medo y loésicos de arenas eólicas en el Pleistoceno Inferior a Medio del norte de China (Liu, 1982), y en Europa al pie de los Cárpatos, Korolevo (Gladiline y Sitlivy, 1991). La Edafología ha venido contribuyendo desde los comienzos a la Paleoecología, y su aportación sigue siendo indispensable en las reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas.

Se analizan cambios químicos en los depósitos debidos a condiciones climáticas en la región, o sedimentarias en la localidad, como son la anoxia, típica en los *Konservat-Lagerstätten* (Anadón *et al.*, 1988), con añadido de hipersalinidad en el depósito de Cuevas del Almanzora (Sendra *et al.*, 1996). Otras alteraciones químicas son epigenéticas y suceden en el tiempo al proceso deposicional o fosilización inicial: se estudian en Estratigrafía como diagénesis del material sedimentario, y en nuestro caso como «fósil-diagénesis» (Fernández López y Fernández-Jalvo, 2002a). Cambios diagenéticos pueden afectar de modo diverso a distintos componentes de un sedimento. Puede explicarse por heterocronía en el origen de carbonatos y fosfatos que componen un hueso o diente fósil de vertebrado la distinta proporción observada de isótopos de oxígeno (Sánchez Chillón y Alberdi, 1996). Condiciones climáticas se han inferido de diagénesis en fósiles de dinosaurios del Cretácico Superior de Brasil (Goldberg y García, 1996). Sus cambios a nivel global se estudian en un Programa conjunto de UNESCO y la IUGS (Meco y Petit-Maire, 1997).

Es notable el desarrollo y extensión reciente de la Tafonomía como disciplina auxiliar de la Paleoecología, que estudia en fósiles todas las marcas y patrones de alteración producida desde la muerte del individuo hasta su incorporación al sedimento y fosilización (G. Meléndez, 2004). Un tramo de tiempo muy corto y preciso, en que el estudio tafonómico conduce a identificar no pocas variantes ambientales, pues detecta modos y factores de transporte, acumulación, alteración y descomposición —erosión, fragmentación—, diagénesis, que dependen de condiciones físicas, químicas, geodinámicas y biodinámicas mortales y sobre todo postmortales, deposicionales y fosilizantes (Bromage *et al.*, 1991; Fernández-Jalvo, 1998; Denys *et al.*, 1995, 1997; Laudet *et al.*, 1998; Dauphin *et al.*, 1999). Entre las señales y sus agentes directamente identificables cabe contar la erosión y la selección eólica o del agua (B. Meléndez, 1997), agentes atmosféricos y arrastre, la acumulación (Fernández López *et al.*, 2002), las pautas de fractura, marcas de dientes —caninos, molares, incisivos— y erosiones por agentes digestivos, edáficos, humanos, de fuego (Freeman, 1994; Matthews, 2002; Dauphin *et al.*, 2004). La Tafonomía se viene aplicando con

éxito y extensión creciente en la reconstrucción de escenarios paleogeográficos, paleoclimáticos y paleoecológicos de remotas edades geológicas y en la detección del agente humano o los agentes naturales en las acumulaciones fósiles de huesos de grandes mamíferos (Gaudzinski y Turner, 1996).

No sólo la comparación con las acumulaciones y alteraciones observadas en situaciones actuales se aducen para comprobar las interpretaciones tafonómicas, sino que se añade la prueba experimental en las formas de alteración de huesos y dientes por corrientes de agua, por fuego (Fernández-Jalvo y Perales, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 2003) y otras causadas en el laboratorio o procesos de excavación (Costamagno, 2002). Mucha información sobre aves predatoras de las que no han quedado fósiles, pero que han dejado en sus egagrópilas los de sus presas preferidas y el modo de digestión que permiten identificarlas: eso sí, tras un estudio detallado de restos dejados por lechuzas, búhos, cárabos, cernícalos y mustélidos actuales con que se comparan los fósiles y el principio de actualismo lícitamente aplicado, así como en el estudio de otros excrementos fósiles (Andrews y Fernández-Jalvo, 1998; Santos *et al.*, 2001; Tournepicche y Couture, 1999). El método ha proporcionado abundante información paleoecológica en yacimientos de varios países europeos además de Atapuerca, de África oriental y meridional, y de otras regiones (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992; Fernández-Jalvo, 1995; 1998; Fernández-Jalvo *et al.*, 1998; 1999c; Dauphin *et al.*, 2004), y se ha añadido el método experimental con alteraciones en el laboratorio (Denys *et al.*, 1995).

Los cortes producidos en los huesos por cuchillos o raederos de piedra se distinguen bien de las marcas de mordiscos y otros agentes erosivos. Además de acusar prácticas carniceras de predadores o carroñeros humanos (Laudet *et al.*, 1997; Denys *et al.*, 2000), permiten apreciar la dexteridad en el autor (Bromage y Boyde, 1984), e informan sobre la formación del yacimiento y otras prácticas de interés zooarqueológico y uso de la fauna (Sánchez *et al.*, 1997; Denys *et al.*, 1998; Díez *et al.*, 1999; Fernández-Jalvo *et al.*, 1999a; Yravedra, 2001; Patou-Mathis, 2004; Peretto, 2004).

La alteración química en los fósiles de partes esqueléticas o cubiertas duras en animales se estudia también en relación con los procesos de diagénesis (Balter *et al.*, 2002; Hedges, 2002; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002). Estos, al igual que otras marcas de erosión y desplazamiento, son evidencias útiles —como otras paleoecológicas— en Estratigrafía (S. Fernández López, 1984; Fernández López

y Fernández-Jalvo, 2002; G. Meléndez, 2004). Resultado de la investigación tafonómica es una distinción y clasificación paleoecológica de los yacimientos por los sujetos, los agentes, las acciones o procesos que los fósiles fragmentarios, alterados, acumulados o triados puedan denunciar (Denys *et al.*, 1998; 2004; Jans *et al.*, 2002).

3. REGISTROS DE PALEOAMBIENTES Y EVOLUCIÓN HUMANA. ÚLTIMOS SIETE MILLONES DE AÑOS

Se investiga el influjo de factores y sistemas ecológicos en la evolución del clado humano, no sólo en general sino en tiempos y sitios determinados con registro humano fósil o arqueológico (Foley, 1987; Stanley, 1992; Wu y Poirier, 1995; Vrba *et al.*, 1996; Bromage y Schrenk, 1999). Con el patrocinio de un Programa de Cultura de la Unión Europea, el Consejo General de Alpes-Haute Provence, Francia, ha promovido con el apoyo de instituciones de otros países una exposición itinerante sobre «El hombre prehistórico y su entorno».

La especie humana es particularmente diversa. Su diversidad es muy notable e intraspecífica en rasgos físicos y culturales, en aptitudes y quehaceres funcionales, en situaciones sociales y en lenguas (C. Bernis, 2005). En otros animales, cambios que nos parecen insignificantes, interrumpen el flujo génico y multiplican el número de especies linneanas: una mancha o raya de color, brazos de mar entre islas, diferencia de talla, días de separación entre las limitadas estaciones de celo. En los humanos el celo y la fertilidad duran todo el año; gusta la pareja de distinto color y los mestizos superan un rechazo social: diferencias de tamaño, psíquicas y lingüísticas, no impidieron el flujo génico ni el intelectual, industrial ni político, tras miles de años de aislamiento entre japoneses y otras razas, ni el mestizaje de tasmanos. Somos ricamente diversos como razas o variedades dentro de una especie, no como especies distintas de un género. Pero, ¿cuáles pudieron haber sido las diferencias en el pasado evolutivo del género humano? Esta cuestión no ha sido tenida en cuenta por los autores que han multiplicado el número de nombres de especies taxonómicas para los fósiles del género *Homo* hasta más de 24; ya es mucho para dos millones de años. La carga subjetiva es obvia, porque los indonesios reconocen más «especies» en Indonesia, los chinos en China, los europeos meten más nombres en Europa a la vez que confunden a los fósiles de Zhoukoudian y otros asiáticos citándolos como *H. erectus*. Una

de dos: o aplican criterios distintos a los fósiles de sitios en que trabajan y a los de otros continentes, o carecen de criterio.

Diferencias de igual magnitud pueden ser interespecíficas o intraspecíficas: es lo primero lo que hay que probar antes de decidirlo *a priori* con un nombre definitivo y excluyente. El desarrollo mental y progreso tecnológico en clados que se consideran aislados por las distancias geográficas fue esencialmente comparable y casi contemporáneo entre el Paleolítico Inferior (Modo 2) y Medio (Modo 3), y entre éste y el Modo 4 o Paleolítico Superior. La agricultura y la cerámica surgen independientemente casi a la vez en el Próximo y el Extremo Oriente, al Sur del Sahara, en México y en Perú; parecidamente el arte, el bronce, los imperios y la escritura. Esto último se admite en la humanidad moderna por una expansión que corroboran estudios de Genética. En tiempos más antiguos, la falta de fósiles puede enmascarar contactos a través de barreras geográficas, pero no es eso sólo. Es más probable en el caso humano la interfecundidad mantenida en una especie polimorfa y global, y más difícil de probar lo contrario.

La relación de las condiciones ecológicas inferidas en los yacimientos de primates hominoideos fósiles con la evolución de este grupo, como factores selectivos, se estudió en profundidad cotejándola con los cambios anatómicos y las funciones inferidas, hace dos décadas (Olson y Seidel, 1983; Andrews, 1996). Este autor estudia la problemática de los primates trepadores, a medida que aumentaba su talla y su peso, en especial en el Vallesiense (c. 11 Ma a c. 9 Ma), el tiempo en que comienzan a exagerarse los descensos térmicos y del nivel del mar de nuestra Era Cenozoica. En ciertas cuencas circunmediterráneas —Grecia, Balkanes, Hungría, NE de España, Turquía— hay humedad y bosque, quizá de tipo monzónico, mientras en otras áreas se pronuncia la aridez —como en las mesetas castellanas al mismo tiempo y en África Oriental—. En estas circunstancias puede haber comenzado a diversificarse en varios grupos de grandes monos la locomoción. Al final del Vallesiense quedaron confinados en Asia meridional los parientes fósiles del orangután y de los gibones y en África los de gorilas, chimpancés y humanos.

Cambios críticos paleoambientales más relacionados con la evolución del clado o grupo zoológico humano se registran global y regionalmente entre hace 7 Ma y 5 Ma, con buena calibración sobre todo entre 6,8 MaAP y 5,3 MaAP. Enfriamiento progresivo del clima hasta c. 6,3 Ma, seguido de mejoría, nueva caída brusca con nuevo mínimo hace 5,5 Ma y recuperación rápida hasta óptimo térmico en 5,3 MaAP. Con los fríos, el hielo en el Casquete

Antártico alcanza mayor extensión que la actual y desciende notablemente el nivel de los océanos. Presiones tectónicas se añaden elevando cadenas montañosas, entre ellas el arco Bético-Rifeño. Al principio se acusa la pérdida de CO₂ en la atmósfera y el mar y pronto se produce el cambio entre plantas con Carbono-3 y Carbono-4, extinguiéndose numerosas especies vegetales, con retroceso de la selva húmeda y expansión en grandes extensiones de sabana, chaparral y matas leñosas (Van Couvering *et al.*, 1976; Berggren *et al.*, 1995; Cerling *et al.*, 1997; Aguirre, 2003). Comenzó esta crisis a detectarse en microfauna marina mediterránea (Cita, 1973) donde faltaron aguas atlánticas, se secaron franjas de sal y se aproximaron los continentes (Van Couvering *et al.*, 1976). En el tramo de distensión entre los dos cerrojazos —c. 6 MaAP a c. 5,7 MaAP— mejoran las lluvias, corren más los ríos y se forman lagos intramontanos con mosaico vegetal en torno, en latitudes tropicales y supratropicales, entre las dos fases frías propicias a la desertización. Cambian las faunas terrestres con estas sacudidas y con invasiones de especies extrañas a favor de istmos y puentes gracias al descenso del nivel del mar en Behringia y otros estrechos intercontinentales.

Son numerosos los yacimientos con faunas de vertebrados, sobre todo mamíferos fósiles, que ilustran estos cambios con calibraciones de menos de cien mil años, particularmente en España y sobre todo en cuencas intra-Béticas y del Sistema Ibérico. En sitios de Arenas del Rey, Granada, se encontraron fósiles de antílopes africanos; en Venta del Moro, Valencia —5,8 MaAP— se identifica por primera vez un camello que desde Norteamérica vino por el puente de Behring o las Aleutianas a cruzar Asia y prosperar en África y Europa (Morales *et al.*, 1980), y cerca un hipopótamo, también nueva especie y descrito ya en Arenas del Rey, en un conjunto faunístico variado y numeroso. Pronto se citan estos y otros mamíferos fósiles en numerosos sitios de dichas regiones, en secuencias estratigráficas bien establecidas (Alcalá *et al.*, 2000), y se infieren semejantes variaciones paleoclimáticas y ecológicas (Azanza *et al.*, 1999) en particular de los micromamíferos (Martín-Suárez *et al.*, 2001). Varios sitios con fauna fósil de esta época se conocen en Italia y en Hungría, algunos de ellos también con hipopótamos que bien pudieron cruzar estrechos del Mediterráneo endulzado por la escasez de aguas atlánticas; otros sitios en Grecia y países balcánicos, y en el Oeste, el Sur y el Este de Asia ilustran estos eventos paleoecológicos (van der Made, 1997; 1999; van der Made *et al.*, 2002). En Sudamérica estudia estos cambios Rosendo Pascual (1984), y la zonación de cubiertas vegetales en Marruecos atlántico Bachiri *et al.* (2001).

En una extensión antigua del Lago Chad, hoy desierto y entre montañas, se han hallado evidencias de suelo fértil y fauna contemporánea, un cráneo y otros restos del homínido erguido más antiguo conocido hasta hoy, *Sabelanthropus tchadensis*, de Toros-Menalla, Chad (Brunet *et al.*, 2002; Vignaud *et al.*, 2002). El Paleo-Chad fue mayor que el Mar Caspio actual. Afloramientos del Mioceno superior a terminal y Plioceno inferior revelan cambios entre desierto y paraíso (N. López, 2004). No van al ritmo global, aunque sí respondan con efectos insólitos y agudos a ciertas inflexiones del clima, más exageradas pero comparables a lo visto en otras depresiones entre cordilleras (Hernández-Fernández y Vrba, 2006). El ambiente y el clima hubo de ser parecido en el mismo intervalo benigno del Messiniense, hace alrededor de 6 Ma, al de las depresiones béticas, como lo son los conjuntos de macromamíferos, varias especies de proboscidos y de rumiantes, dos o tres de *Hipparion* —el caballo tridáctilo—, presencia de un rinoceronte, un jabalí y de hipopótamo, y camello (*Paracamelus*). Cita además Nieves López (2004) aves acuáticas, muy diversos reptiles y peces, e invertebrados, sus nidos, pistas y bolas de escarabajos, con escasos fósiles vegetales. Más semejante es aún la fauna mamífera en los sitios del rift africano oriental, donde se conocen otros fósiles atribuidos a bípedos, con datos poco inferiores a 6 Ma, en la Formación Lukeino, Cerros Tugen, Kenya (Senut *et al.*, 2001; Hill, 2002). La evolución del relieve, la hidrología y la vegetación del Rift en este tramo está descrita por M. Pickford (2002), y explica bien el éxito adaptativo de la bipedia incipiente y optativa en los pocos grandes monos que evolucionaron en márgenes de la selva en retroceso (Aguirre, 2003).

El Período Plioceno, en Cronostratigrafía, duró entre hace 5,3 Ma y 1,8 Ma. Una primera mitad se caracteriza globalmente por temperaturas muy altas, niveles del mar elevados e isoterma continuados, hasta una inversión del clima con fríos y altibajos, lluvias irregulares y tendencia árida, cambios en la circulación oceánica, por ejemplo, con la corriente fría de Canarias (Meco *et al.*, 2004), desde hace menos de 3,5 Ma. En ese tramo penetra el mar cuanto le permiten el relieve y los valles de ríos como el Danubio, Po, Ródano, el Guadalquivir hasta adentro de la Provincia de Córdoba, y menores como el Llobregat y en la costa malagueña, dejando potentes depósitos de conchas y caracolas de múltiples especies, no pocas nuevas, favorecidas por los nuevos espacios circalitorales. Son más o menos dispersos o discontinuos los tramos con faunas paleomastológicas. Particularmente en África, se conocen sitios con hominoideos, como *Ardipithecus ramidus*, de clasificación incierta, entre hace casi 6 Ma y 4,5 Ma, en Aramis,

Etiopía y con estudio paleoecológico (WoldeGabriel y otros, 1994; 2001). También del bípedo —y por tanto «homínido» en sentido estricto— *Australopithecus anamensis*, de Kanapoi y Allia Bay, Kenya, junto al L. Turkana, y del Awash medio, Etiopía de hace poco más y poco menos de 4 Ma (M. Leakey *et al.*, 1995; White *et al.*, 2006). Se comparan los ambientes de estas etapas y se trata de secuenciar el abandono de la trepación y la ocupación de espacios abiertos.

La segunda parte del Plioceno, desde hace poco menos de 3,5 Ma, es regresiva en nivel del mar, clima y vegetación. Evento notable hace 2,6 Ma es el comienzo de la Edad de Hielo con la formación del actual Casquete polar Ártico. Está mucho más finamente calibrada, ilustrada con yacimientos de todo el mundo, de África con fósiles humanos. Muchos *Australopithecus afarensis* desde Etiopía a Tanzania; uno de *Kenyanthropus platyops*, en Lomekwi, W del L. Turkana; *A. bahrelghazali* de Koro-Toro, Chad, y el «Piececito», sin nombre taxonómico aún, en nivel inferior de Sterkfontein, Sudáfrica. Les relevan aquí el *Australopithecus africanus* con menos de 3 Ma, y en Etiopía *A. garhi*, con cerca de 2,5 Ma (Heinzelin *et al.*, 1999). Este dato o poco más de 2,5 Ma es el de los primeros fósiles clasificados en el género *Homo* en sentido estricto y los primeros conjuntos de industria lítica que se multiplican en la división final del Plioceno (2,5-1,8 Ma). Se estudian contextos ecológicos de todos ellos (ver, por ejemplo, M. Leakey *et al.*, 2001; N. López, 2004), y sobre todo en las secuencias estratigráficas más largas del Awash y del entorno del Turkana, con mejoría inicial y progresivo deterioro de ambientes en torno a 1,9 Ma.

También hay estudios en cuencas y secuencias contemporáneas de otros continentes. Destacaremos los cambios entre régimen lacustre y régimen fluvial, repetidos en diversas zonas del Rift africano, con los que cambia también el entorno vegetal, y que no son coincidentes (Trauth *et al.*, 2005; Behrensmeyer, 2006). Esto puede indicar eventos locales de origen tectónico. Pero si cotejamos con estas secuencias la de las fases lacustres y climáticas en las cuencas béticas para el mismo período (Ruiz Bustos, 2004), vemos lagos penecontemporáneos:

- En Baringo hace entre más y menos de 2,6 Ma; Sur de Etiopía, entre 2,6 y 2,5 Ma. Béticos centrales entre 2,5 y 2,3 Ma.
- En Olduvai entre poco menos de 1,9 y 1,75 Ma, somero desde c. 2 Ma y hasta c. 1,5 Ma. Turkana-Omo entre cerca de 1,9 y 1,7 Ma. Sur de Etiopía, sólo somero entre menos

de 1,9 y 1,5 Ma. Afar, de 2 a 1,5 Ma, somero hasta 1,3 Ma. Béticos entre 1,95 y 1,75 Ma y somero entre esta fase y la anterior.

- Béticos, desde más de 1,4 Ma hasta menos de 1,3 Ma, luego somero, y renovado entre 1 Ma y 0,85 Ma. Lago Natrón y Olergesailie, entre más y menos de 1 Ma, luego somero. Centro de Kenya de 1 Ma a 0,95 Ma. Afar, de 1 Ma a 0,95 Ma, somero desde poco antes y hasta 0,8 Ma. En Omo-Turkana, sólo somero, 1,1-0,9 Ma. En Konso, Etiopía, se indica ambiente ribereño, de río o de lago, y más abierto en proximidad, para un cráneo de parántropo (*P. boisei*), hace muy poco más de 1,4 Ma (Suwa *et al.*, 1997).

La correlación o aproximación de las fases lacustres béticas de Ruiz Bustos a unas u otras del Rift africano podría atribuirse a cambios globales en factores climáticos, con efectos similares en parecidos relieves, casi contemporáneos o ligeramente diacrónicos en distintas latitudes. Otros estudios versan sobre el efecto de los descensos del nivel del mar en los intercambios faunísticos (Webb y Opdyke, 1995). Cambios morfodinámicos en el relieve de piedemontes, entre cordilleras y bordes de las mesetas, comúnmente atribuidos al tránsito entre Plioceno y Cuaternario, se han estudiado sobre evidencias sedimentarias y geoquímicas (Molina, 2004). Una fina secuencia de cambios en régimen pluvial se infiere de análisis sedimentológicos y datos cronométricos en volcanitas en el extremo oeste, más árido, de la Quebrada de Olduvai, sitio del maxilar OH65 de *Homo habilis*, muy próximo a hace 1,8 Ma, y en los restos faunísticos se estudian también dentelladas de carnívoros e incisiones de utensilios líticos: se sugieren de ahí cambios en el territorio de la paleocuenca y su uso por aquellos primitivos humanos (Blumenshine *et al.*, 2003; Tobias, 2003).

Con menos de hace 2 Ma y hasta unos 0,78 Ma (ó 780 Ka), esto es, en el Pleistoceno inferior, abundan los estudios paleoambientales, con bases palinológica, faunística, paleogeográfica o combinadas, en África sobre todo como contexto en localidades de fósiles humanos (por ejemplo, Nakaya *et al.*, 1999) o, más en general, de la extensión humana en el continente (Sahnouni, 1998; Lee-Thorp y Clift, eds., 1999; Iglesias *et al.*, 2004). En Asia se ha estudiado ecología en relación con signos de ocupaciones humanas al pie del Altai (Ranov *et al.*, 1995), en China (Schick *et al.*, 1991), y en Transbaikalia (Alexeeva y Erbaeva, 2004). En el Próximo Oriente, con detalle en los yacimientos de cuevas (Bar-Matthews *et al.*, 1996). De Europa, se citan ocupaciones de humanos y de car-

nívoros intercaladas en la cueva de Le Vallonnet, Francia (Échassoux, 2000). En España, cabe mencionar la identificación como desechos de hienas del sitio de Venta Micena, con un fósil humano¹ de hace 1,3 Ma en Orce (Arribas y Palmquist, 1998; Gibert *et al.*, 1999, Campillo *et al.*, 2006), y una interpretación de los de Fuente Nueva y Barranco León (B. Martínez-Navarro *et al.*, 2004). Los ambientes de final de este período, Pleistoceno Inferior, en la Sierra de Atapuerca se estudian en la unidad inferior de los sitios Gran Dolina y Sima del Elefante sobre diversas evidencias: sedimentogenéticas (Hoyos y Aguirre, 1995), micropaleomastológicas (Gil y Sesé, 1991; Gil, 1997; Cuenca, 2003; Cuenca y Rofes, 2004), de paleofauna en general (Made *et al.*, 2003), indirectas por método tafonómico (Fernández-Jalvo y Andrews, 2001). Los niveles de la mitad inferior del depósito de Gran Dolina en Atapuerca contienen registros paleoecológicos para los últimos doscientos mil años del Pleistoceno Inferior, que incluyen globalmente fuertes caídas térmicas y un tramo, en medio, de notable recuperación, pero que son pobres en registros fósiles humanos, con la excepcional abundancia del Estrato Aurora, de hace más de 800 Ka, muy bien contextualizada (J. Rodríguez, 2001).

El Pleistoceno Inferior tuvo en Indonesia una peculiar historia geográfica, con descenso relativo del mar e intercambios faunísticos con el continente asiático (F. Sémah, 1997). Se estudió la evolución de la flora y el clima (A. M. Sémah, 1984). Se ilustran varias áreas y unos veinte sitios con fósiles humanos en la segunda mitad de este tramo (1,2 a 0,7 Ma). Los pitecántropos, *Homo erectus*, de Java son otra excepción a la escasez paleantropológica mencionada. Las expansiones de humanos a latitudes medio-altas de Eurasia se conocen sobre todo por hallazgos arqueológicos (ver Aguirre, 2000b).

En el Pleistoceno Medio, hace de 780 a 130 Ka, se acentúan los extremos térmicos de frío y de calor, en siete grandes ciclos de la Escala Isotópica del Océano (EIO = OIS) con más de 90.000 años de intervalo medio. La calibración en secuencias estudiadas para los cambios paleoambientales registrados llega a ser diezmilenaria. Este período empieza a contar con una notable riqueza en cuadros paleoambientales, sobre todo a partir de los 600 KaAP, en que

¹ Tras una larga polémica, el carácter humano del fósil de Orce queda confirmado en la publicación: Campillo, D.; Cuesta, M. M.; García Guixé, E.; Chimenos, E.; Devenat, L. y Baxarias, J., 2006: «An occipital crest in an infant cranium from the Roman necrópolis of Francolí (Tarragona, Spain). Implications to the interpretation of the Orce skull». *Rev. Esp. Antropología Física* (2006) 26: 93-101.

concluye una fase con fríos muy profundos, máximos térmicos más suaves y niveles del mar no altos. Si el máximo frío del episodio OIS16, favoreció un nuevo paso del Sur al Norte del Mediterráneo, estaría aquí el origen de los preneandertales europeos que tienen parecidos con el cráneo de Bodo, de edad próxima, y otros fósiles de África (Aguirre, 2000a). Los yacimientos arqueológicos y paleantropológicos se multiplican desde hace 400 Ka. No bastan las condiciones tafonómicas de los sitios para explicarlo, y hay que pensar en una expansión demográfica y capacidad adaptativa (Santónja, 1992).

Paisajes africanos en dicho intervalo se estudian en el Este (ver Hill, 2002; Trauth *et al.*, 2005), en el Sur (Lee-Thorp y Clift, 1999), en el Maghreb con fósiles humanos (Geraads *et al.*, 1986), pero aquí hace falta más estudio (Zouak, 2001; Ramos, 2003). Los hay en el Próximo Oriente, también en Pakistán y en la India, con industria de Gran Formato y un fósil humano en Hathnora, Narmada (Misra, 2001).

No faltan en Asia central y oriental (Qi, 1989; Zhou, 1991; Ranov, 1991) y en Europa (Combiér, 2000; Gibert *et al.*, 1999). Cabe destacar un cotejo de análisis polínicos (Cattani *et al.*, 1994); varios yacimientos de Italia con notables registros, bien estudiados en estos aspectos y con museos en el sitio (Palombo, 2004b; Peretto *et al.*, 2004; Mussi, 2005; Gioia, 2005). Un caso entre otros del Pleistoceno Medio francés es el de la Cueva de Aldène (Simone, 2002), además del sitio con fósiles humanos de L'Arago en Tautavel (Lumley *et al.*, 2000).

En España, las áreas del Pleistoceno Medio más estudiadas en aspectos paleoecológicos son las de Torralba-Ambrona con anfibios y reptiles (Martínez Solano y B. Sanchiz, 2005), peces (Perea y Doadrio, 2005), invertebrados (Baltanás *et al.*, 2005), aves (Sánchez Marco, 2005), mamíferos (Sesé y Soto, 2005), diagénesis mineral por agente biológico en los sedimentos y fósiles (Pinilla *et al.*, 2005), el paisaje vegetal (Ruiz Zapata *et al.*, 2005a; 2005b), tras un repaso general (González Echegaray y Freeman, 1998), y, segundo, la Sierra de Atapuerca, en sus varios rellenos kársticos y sitios de superficie en el entorno: un nutrido estudio del sitio Galería (Carbonell *et al.*, eds., 1999; Rosas *et al.*, 1999); formación del sitio SH rico en fósiles humanos (ver más arriba); formación y paleoambientes de la Gran Dolina (Vallverdú *et al.*, 2001); biogeografía de los mamíferos registrados y estructura de las comunidades (van der Made *et al.*, 2003); puesta al día de los registros de mamíferos grandes y pequeños en Gran Dolina (Cuenca *et al.*, 2004); hallazgo de pupa-

rios de dípteros (Laplana *et al.*, 2004); evolución de la cubierta vegetal (García Antón, 1995); formación del yacimiento y paleoecología de la Sima del Elefante (Rosas *et al.*, 2004). Otros sitios con estudio paleoecológico son los de Áridos en Arganda (Panera *et al.*, 2005), Cuesta de la Bajada, Teruel (Santonja *et al.*, 2000), Cabo Busto, Asturias (Rodríguez Asensio, 2001).

Cambios ambientales del Pleistoceno Medio al Superior se estudiaron críticamente en varios sitios de la Comunidad de Valencia (Fumanal, 1993; Fumanal y Bernabeu, eds., 1993), en el valle del Tajo (Ruiz Zapata *et al.*, 2004), en sitios de cuevas de la Cantábrica (Arrizabalaga, 2005b), y en diversas áreas de Andalucía, relacionando diversas ocupaciones y complejos líticos con necesidades elementales, con cambios geográficos y ambientales en la Bahía de Cádiz (Herrero, 2002), con la variante proximidad al mar y recursos en las fluctuaciones ecológicas en la costa mediterránea (Jordá, 1986; 2004; Cortés *et al.*, 2005); se estudian las secuencias en detalle registradas en la Cueva de La Carihuela (Piñar, Granada), sitio de fósiles humanos, con valoración crítica tafonómica de los resultados cuantitativos (Ruiz Bustos, 2000). Para toda Andalucía, incluyendo Gibraltar, se ha estudiado la duración de cada modo cultural en el Paleolítico Medio y Superior, y contando el número de sitios de cada uno por milenios, de un total de unos 150 sitios, se han estimado las variaciones en la densidad de población y cotejado éstas con los cambios climáticos, con una calibración del orden de 500 años (Giles *et al.*, 2003). Un caso entre muchos también, en Cataluña, es el de L'Arbreda (Burjachs, 1993). Numerosos sitios del Pleistoceno Superior de Cantabria y el Pirineo francés se han comparado en aspectos tafonómicos y zooarqueológicos (Fosse y Quiles, 2006). Más escasos son los afloramientos y los estudios paleoecológicos en Galicia (Gracia *et al.*, 2004).

La calibración y modos (o «tempos») de los cambios del clima, en cuanto a temperaturas oceánicas, se ha afinado mucho recientemente para los últimos cien mil años y con arreglo a ello (Cacho *et al.*, 2001) se está tratando de estudiar con mayor precisión que hasta hace muy poco los cambios ocurridos en las poblaciones humanas y en la prehistoria entre las dos últimas crisis glaciales de hace unos 75 a 63 Ka y unos 25 a 11 Ka (Vega Toscano, 2005). Así en trabajos recientes en la franja vasco-cantábrica (Arrizabalaga, 2005a; Baena *et al.*, 2005; Freeman, 2005; Ruiz Zapata y Gil, 2005; Sesé, 2005). El frío y la estepización casi total de Iberia en la glaciación del OIS 4 (entre hace 73 y 50 Ka) se registra por la penetración del mamut y el rinoceronte lanudo en diversos sitios hasta la Turbera de El Padul (Granada) y Piñar respectivamente

(Aguirre, 1989). Abundan los estudios y secuencias finamente calibradas en otras regiones como, por citar un ejemplo, en los Cárpatos (Gaudeny *et al.*, 2003).

El análisis polínico de la muestra de un sondeo en las Tablas de Daimiel (Ciudad Real) ha revelado cambios en la vegetación que se correlacionan con los eventos de Heinrich 4, 3 y 2 (Valdeolmillos *et al.*, 2003): la segunda mejoría —hace 25.160 años— es más débil que la primera, y le sucede una estepización, con escaso matorral y pérdida del polen arbóreo, hace 21.120 años. En la cueva de El Mirón (Ramales, Cantabria), se estudian la fauna mastológica e ictiológica, macropaleobotánica, palinología, susceptibilidad magnética, sedimentología y micromorfología para reconstruir las secuencias paleoambiental y paleoclimática entre los sucesivos niveles arqueológicos datados: Paleolítico Medio final 41 Ka, y Superior temprano 27,5 Ka; Solutrense 19-17 Ka; Magdaleniense 17-11,5 Ka; Aziliense 11,5-9 Ka; Mesolítico 9,5-8,5 Ka; Neolítico 6-4,5 Ka; Calcolítico 4,5-3,5 Ka (González Morales y Straus, 2003; Altuna *et al.*, 2004).

El registro paleoclimático global es ya muy afinado en el cambio brusco de glacial a cálido, al final del Pleistoceno Superior y comienzo del Holoceno (entre hace 13 Ka y 9 Ka), cuando se registran los pasos de tecnologías paleolíticas terminales a epipaleolíticas, previas al pastoreo y a las agriculturas iniciales del Neolítico. De estos cambios también se conservan registros arqueológicos bien calibrados en diversas regiones, que los autores tratan de cotejar con los cambios de temperatura, humedad y ambientales en el contexto de un buen número de yacimientos, en Andalucía (Ramos, ed., 1995), en Levante (Butzer y Mateu, 1999; López y López, 1999), en Portugal (Santos *et al.*, 2003), en Aragón (Valero Garcés *et al.*, 2003), en Toledo (Benito *et al.*, 2003), en Cataluña (Bergadá *et al.*, 2005). En la Cantábrica se ha señalado la desaparición del reno y del mamut, menor frecuencia de caballos y mayor de corzos y jabalíes, a tono con el cambio en la vegetación (Altuna, 1995; 2004), si bien la crisis fue más leve o el cambio menos brusco y la adaptación de los pobladores menos forzada que en la vecina región de Aquitania, Francia (Straus, 1995) y se ha reevaluado la crisis de biodiversidad faunística para el SW de Europa (Brugal e Yravedra, 2006). Los cambios climáticos del Pleistoceno final al Holoceno, en temperaturas y pluviosidad, se estudiaron entre hace 30 Ka y hace 5 Ka con registros polínicos en varias cuencas lacustres de Brasil central (Salgado-Labouriau, 2001), y eventos pluviales análogos a El Niño desde hace 20 Ka y en el paso al Holoceno en registros sedimentarios del NW de Chile y SW de Perú (Vargas *et al.*, 2001).

En el Holoceno, con las secuencias culturales Neolítico-Cobre-Bronce-Hierro y edades Antigua y Media de nuestra Era progresivamente rápidas, son sobre todo las secuencias paleogeográficas y paleobotánicas las que ayudan a conocer los cambios ambientales. Así, en el sur de España, Borja *et al.* (1993), E. Bernáldez (1994), Yll *et al.* (2003), en el centro Pilar López (1997), Jiménez Guijarro y Sánchez Marco (2004); Roselló (2004) en Menorca, y en el Portalón de Cueva Mayor (Ibeas de Juarros, Sierra de Atapuerca) Ruiz Zapata *et al.* (2003). En el norte y sudeste de Brasil se han calibrado por fluctuaciones de niveles lacustres detectadas por restos de invertebrados (Andrade y Rocha, 2001). En el Sahara los estudió Barry (1988) y en Argentina se estudian despoblamientos y repoblamientos en función de importantes cambios en el clima (Sayago *et al.*, 2003).

4. ESTUDIOS PALEOECOLÓGICOS EN SITIOS PREHISTÓRICOS

Es tema de Paleoecología humana la evolución de las culturas como sistemas adaptativos del grupo humano (Piontek, 2001), y en detalle el estudio de la ocupación e interacción de antiguos pobladores humanos en territorios concretos analizando los modos de vida de aquellos, su subsistencia y cambios o progresos, ventajas y recursos geográficos y del biotopo que aprovechaban, y cómo, a la vez, superaban las condiciones adversas. Con estos enfoques se pasa revista a los datos arqueológicos mejor conocidos de pobladores ibéricos del Paleolítico Inferior y Medio. Los sitios de Ambona y Atapuerca, frecuentados en el Pleistoceno Medio, se hallan en collados, divisorias o pasos en grandes cordilleras entre cuencas principales. En el Pleistoceno superior son muchos los sitios cuyos entornos se estudian exhaustivamente en lo geodinámico y paleobiológico, identificando cuanto pudiera relacionarse con la vida de los humanos (Jordá *et al.*, 2003; Conard, 2004; Yravedra, 2002a,b; Baena *et al.*, 2005).

Se estudió, por ejemplo, el poblamiento paleolítico de Europa septentrional refiriéndolo al clima y a las formas de vegetación sucesivas (Roebroeks *et al.*, 1992), y el de Italia peninsular e insular (Mussi *et al.*, 2005). Se habla en general de patrones de subsistencia en el Paleolítico Medio de la Franja Cantábrica (Martínez Moreno, 2005), de ocupaciones en función del paleoclima (Sanguino y Montes, 2005); del uso del territorio y recursos en el detalle concreto de un pequeño valle en los cambios climáticos del Pleis-

toceno Superior del Esquilleu (Manzano *et al.*, 2005), del ambiente vegetal, leña y uso del fuego (Uzquiano, 2005), también el uso de huesos de mamíferos como combustible en tiempo de los neandertales (Yravedra *et al.*, 2005).

En la región de Murcia, entre 47 sitios de cuevas, abrigos y superficies con registro arqueológico del Paleolítico Medio, se conocen tres con fósiles de neandertal. Dos de ellos, la Sima de las Palomas (SPCG) y la Cueva Negra de Estrecho del Río Quipar (CNERQ) y sus entornos, próximo al mar y en el interior intramontano respectivamente, se han estudiado de modo exhaustivo los aspectos ecológicos —flora, fauna, clima, recursos hídricos, geodinámica— y del uso del territorio por vertebrados y humanos para nutrición y por los últimos en cuanto a materias primas y distancias hipotéticamente reconocibles, entre otras cuestiones paleoecológicas (Walker *et al.*, 2005).

La dieta constituye una interacción primaria entre un organismo vivo y su ambiente (Pérez Pérez, 2004; Martínez *et al.*, 2006). Se estudia su papel en la diversificación del clado humano con los otros grandes primates en el Mioceno (Ungar y Theaford, 2001). En la evolución del género humano ha sido debatida la procuración de la dieta cárnica y sobre todo el paso del carroñeo a la caza (N. Herrero, 2002). Con el primero se aprovechan crías moribundas o abandonadas o despojos que deja el predador, disputándose los a hienas o buitres. La caza, propiamente dicha, se reconoce en neandertales, se estudian sus trazas en los restos fósiles y el desarrollo tecnológico en las armas cinegéticas (Gaudzinski y Roebroeks, 2000; Mania, 2004; Márquez, 2004). Lo que cuesta reconocer es la caza en el Pleistoceno Medio, para la que se presentan lanzas de madera en el Paleolítico Inferior de Alemania (Thieme, 1997), y en particular la caza de elefantes (Haynes *et al.*, 1999; Haynes, 2005). El caso más debatido es el de Torralba y Ambrona (Soria, España) desde hace casi un siglo, renovado hace poco tras las interpretaciones prudentes nuevamente explicadas (Howell *et al.*, 1991; González Echegaray y Freeman, 1998) y las excavaciones renovadas en el área (Santonja y Pérez González, 2005). Son insistentemente negativos varios autores (Gamble, 2005; Villa *et al.*, 2005), pero éstos no parecen reconocer las distinciones que hacen los anteriores ni discuten sus análisis pormenorizados. Los primeros dejan claro que en Ambrona y en Torralba perecieron grandes herbívoros y elefantes sin intervención humana. Se encuentran huesos arrastrados en detriticos gruesos y otros sin apenas desplazar. No pocos morían enfangados en humedales salinos y lagunas de la altiplanicie visitados en el estío. Grupos humanos

aprovecharon carne de algunos atrapados. Traían utensilios desde lejos; retocaban algunos, hacían otros de materias locales más pobres y no permanecían allí mucho tiempo. La presencia en Torralba de puntas de madera y otros materiales permite sospechar que los humanos llegaron a perseguir a algunos de aquellos animales (Aguirre, 2005). Hay muchos parecidos con Torralba y Ambrona en sitios contemporáneos de Italia central, como La Polledrara (Anzidei *et al.*, 1999). En Torralba y Ambrona todos reconocemos el aprovechamiento repetido de animales muertos o moribundos en trampas naturales y no hay evidencia suficiente para negar que temprano o tarde, se hubiera llegado a practicar el atrapamiento por acoso.

La competencia entre humanos y otros carnívoros se ha estudiado en Bolomor, Valencia (Fernández Peris, 2004). En Atapuerca cabe explicar por carroñeo, robo de presas a predadores o consumo de accidentados, los restos de mamíferos y humanos descarnados del Nivel TD6 superior, «Aurora», en Gran Dolina: este último hábito de canibalismo intrafamiliar, repetido en la Prehistoria (Fernández-Jalvo *et al.*, 1999b), y en nuestros días, tiene obvias connotaciones de influjo ambiental. No me parece que se excluya la caza en el denso depósito de fragmentos de TD10 medio a superior (Carbonell y Rosell, 2004), y está claro el aprovechamiento de reses atrapadas en la torca del Complejo Tres Simas-Galería (Huguet *et al.*, 1999; Rosas *et al.*, 1999). En Saint-Césaire se ha investigado el modo de subsistencia de los últimos neandertales franceses (Patou-Mathis, 2006).

La explotación de recursos marinos, conocida de antiguo por los concheros, forzada en todo el mundo, en costas atlánticas y pacíficas y desde cerca de los círculos polares hasta casi el ecuador por la crisis climática final de la última glaciación —paso OIS 2 a OIS 1—, ha vuelto a tratarse (Parkington, 2001). En otros lugares, próximos al mar, el instrumental lítico sugiere una explotación de mariscos semejante como recurso transitorio en tiempos antiguos, con pérdida de un espacio productivo habitual por transgresión marina y ascenso térmico, bien en el sur de la Península Ibérica como el Aculadero, Cádiz, o en el norte (Aguirre, 2001). Los cambios de las condiciones climáticas globales y sus ritmos en el paso mencionado entre los episodios últimos de la escala de isótopos del oxígeno, OIS2 a OIS1, son ahora conocidos con muy fina calibración (Mörner, 1993; Hughen *et al.*, 2004); también lo son las respuestas humanas de los intervalos epipaleolíticos y las innovaciones neolíticas con los inventos independientes de la agricultura en distintos continentes y del pastoreo.

Como estudios de casos particulares, citemos la dificultad para el cruce de estrechos profundos, que se ha estudiado en el paso a la Isla Flores (Van den Bergh *et al.*, 1999), la crítica del pretendido pastoreo de un ovicaprino insular en las Baleares, género *Myotragus*, basada en excavaciones e investigación paleoecológica de los contextos muy rigurosa (Ramis y Alcover, 2004), y las aportaciones paleobioquímicas al conocimiento de las paleodietas, desde datos históricos (ver Trancho y Robledo, 2004), hasta los parántropos y humanos del Pleistoceno Inferior (Lee-Thorp y Sillen, 2001).

Los usos prehistóricos del territorio en extensión pueden agruparse como migraciones o expansiones intercontinentales o transoceánicas, intercambios o influencias inter-regionales, nomadismo, y desplazamientos ocasionales, cíclicos o estacionales. Unos y otros vienen a ser respuestas paleoecológicas a condiciones ambientales de subsistencia y sus variaciones, como las diferencias, aludidas más arriba, en el poblamiento humano de distintas bandas de latitud en Europa (Lumley y Tuffrau, 2000).

Entre los casos más llamativos de desplazamiento en poblaciones humanas están los éxodos o emigraciones colectivas de un continente a otro (Tchernov, 1992). Quizá el más intrigante y debatido actualmente sea el de la primera, o primeras salidas de África al continente eurasiático de humanos primitivos. Admitido un origen singular de la humanidad actual y prehistórica, frente al poligenismo geográfico que algunos planteaban hace medio siglo, los hallazgos recientes en Dmanisi, Georgia, atestiguan un dato no inferior a 1,8 Ma, que bien puede ser próximo o de más de 1,9 Ma (Justus y Nioradze, 2000). Tengo la sospecha de que pudo ocurrir una salida anterior a los de Dmanisi, si les precedieron los que cruzaron el sur de Asia hasta el Extremo Oriente e Indonesia (Aguirre, 2000a). Se discute la puerta de salida a Eurasia: si fue única la de Suez o se pudo pasar por el Estrecho de Gibraltar (Finlayson, 2003; Iglesias *et al.*, 2004; Martínez-Navarro *et al.*, 2005; Mussi *et al.*, 2005). Veo sostenible algún cruce del Mediterráneo, por Tarifa, o Alborán, o por Túnez-Pantellaria, en alguna migración posterior, del Pleistoceno Medio: ninguna evidencia apoya estas vías en las primeras salidas. Estas cuestiones se han replanteado con estudios pormenorizados y discutido en septiembre de 2006, en una Conferencia del Museo de Gibraltar, «*Calpe 06*», sobre Estrechos, refugios y geografía de poblaciones, con «Perspectivas globales y regionales», «Perspectivas locales», y «Perspectivas ecológicas: habitats, paisajes y refugios».

El debate sobre las presiones ambientales o demológicas que pudieron empujar al éxodo es aquí más relevante (Larick y Cio-

chon, 1996; García Sánchez, 2004; Huguet, 2004). La consideración de los humanos como parte de una biocomunidad en casos del Pleistoceno Medio (A. Turner, 1994) es válida para las primeras salidas. Se ha señalado el cambio climático, no tanto el frío como la aridez (Aguirre, 2000a). Entre unos 2 Ma y 1,7-1,5 Ma, no obsta el crecimiento de cuencas lacustres al deterioro edáfico y la pérdida de vegetación leñosa en el Rift (Behrensmeyer, 2006), que también lleva a cambios en las faunas, y se conoce el entorno de las faldas del Cáucaso en el mismo tiempo (Vekua y Lordkipanidze, 1998). Para otros, prevalecen los cambios dietarios relacionados con la telencefalización sobre el progreso tecnológico, más bien subsiguiente que concomitante, en la exigencia de territorio más extenso (Antón *et al.*, 2001), o bien se añade al recorte territorial debido a la aridez una exclusión por excesivo crecimiento demográfico (Aguirre y Carbonell, 2001). Pienso que se sumaron el aumento de aridez, de la edad de adolescencia, tamaño de poblaciones, para urgir la salida de grupos, siguiendo a ciertos herbívoros y carnívoros. Se estaba a la vez progresando notablemente con el «Modo 1 evolucionado». Entre los que quedaron, algunos siguieron progresando frente a la adversidad con el invento de los grandes bifaces del llamado Modo 2, Achelense o «Gran Formato» que se conoce en África desde hace más de 1,6 Ma (Domínguez *et al.*, 2001). Es verdad que la cosa merece estudios paleoecológicos aún más afinados. De tiempos y eventos próximos se ha cotejado la diversificación observada en parántropos africanos con la reconocida en otros mamíferos contemporáneos en los mismos ámbitos (Turner y Wood, 1993).

La cuestión de los territorios ocupados (o «HR», *home range*), que crecen potencialmente en extensión a la vez por el aumento de la población y de la actividad metabólica y neuronal, comprende obviamente la evolución tecnológica. También crecieron los contactos e intercambios comerciales y culturales antes de llegar a los choques bélicos. La extinción de la raza, o especie, de Neanderthal ha podido explicarse por deriva genética o creciente diferencia demográfica con los «modernos» en expansión, teniendo en cuenta probables contactos, vecindad e intercambios (Wong, 2006).

Así se estudian cerca del centenar de localidades en el Pleistoceno de Siberia, distinguiendo entre regiones ocupadas con permanencia y salidas sin continuación (Laukhin, 2004), o bien una localidad de Europa Central en su entorno amplio (Valoch, 2004), o conjuntos de localidades de una comarca, como el Levante valenciano (Aura Tortosa *et al.*, 1993; Fumanal *et al.*, 1993), el sur de Andalucía (Ramos *et al.*, 1994a, b; Ramos, 1995), o la parte cen-

tral de las Cordilleras Béticas entre la vertiente mediterránea y el valle del Guadalquivir (Borrás *et al.*, 2004). Intercambios o influencias entre regiones próximas y separadas con accidente geográfico importante se han estudiado entre Aragón y Valencia (Utrilla, 1992), entre Aragón, Rioja y Cantabria (Utrilla, 1995), entre Magreb y Andalucía (Finlayson, 2003; Otte, 2004). La escasez de Paleolítico Medio y superior en la India se atribuye al clima árido por Misra (2001), quien ve más afinidad tecnológica con Oriente Próximo y Europa que con Asia más al Norte.

La definición de territorios en una comarca, en tiempos del Paleolítico Inferior, se ha intentado en Asturias (Rodríguez Asensio, 2004). En el entorno limitado de la Sierra de Atapuerca y en un radio de pocos kilómetros se estudian, además de distintos usos de cavidades, las diferentes actividades y desplazamientos deducibles de los hallazgos y del análisis operacional de éstos y sus contextos (Carbonell y Rosell, 2004; Navazo *et al.*, 2005): esta última autora ha sostenido en junio del pasado año, en la Universidad de Burgos, su tesis doctoral sobre «Sociedades cazadoras-recolectoras en la Sierra de Atapuerca durante el Paleolítico medio. Patrones de asentamiento y estrategias de movilidad». Sobre las breves estancias ocasionales de Ambrona y Torralba en busca de carne queda por investigar las áreas de procedencia y distancias recorridas por los buscadores (Freeman, 1994; 2001). En otras partes se distinguen también «sitios especializados» (Moigne, 2000). El estudio de sitios de actividad prolongada o notable permanencia, del Pleistoceno Medio (Liu, 1991; Rodríguez de Tembleque, 2004) y del Superior, con neandertales (González Urquijo, 2005), y en particular el tema de los hogares, al aire libre, en cuevas, o en abrigo (Ramos *et al.*, eds., 2003; Uzquiano, 2005; Yravedra, 2005) incluido el uso de huesos de grandes mamíferos como combustible lento (Yravedra *et al.*, 2005), abre la puerta al de la casa o, para empezar, la cabaña. Es difícil la conservación de las que se hicieran con vegetales, al aire más o menos libre, pero sí se han excavado y reconstruido las levantadas con huesos largos y defensas de elefántidos en la cuenca esteparia del Dniester por pobladores del Paleolítico Medio, probablemente neandertales (Goretsky e Ivanova, 1982; Ivanova y Tzeitlin, eds., 1987). Para el estudio de verdaderas aldeas y poblados y su impacto paleoecológico hay que venir más cerca, a las edades del Cobre y del Bronce (por ejemplo, Maya *et al.*, 1998).

Del desarrollo paleotecnológico como respuesta a las presiones o vacíos ambientales, algo hemos citado más arriba y poco podríamos decir de lo mucho que se ha escrito en los últimos años sobre tecnología paleolítica antigua y su evolución (Carbonell *et al.*,

2001); sobre paleolítico superior (San Juan-Foucher y Vercoutère, 2005) y final (Cacho y Martos, 2004; Freeman y Echegaray, 2004; Utrilla *et al.*, 1999); metales y evolución de la minería (Blasco y Sánchez-Capilla, 2004; Puche y Ayarzagüena, 2005). Las técnicas del arte rupestre también implican una instrumentación de recursos naturales (Montes Barquín *et al.*, 2004).

Permítaseme recordar no más el análisis microscópico de marcas de uso sobre materias vegetales de algunos, entre los primeros, grandes bifaces de hace más de 1,5 Ma, cerca del Lago Natrón, Tanzania (Domínguez *et al.*, 2001), el que se hace en diversos utensilios de otros sitios y edades (Márquez *et al.*, 2001), y el empleo de huesos como materia prima para fabricación de utensilios parecidos a los líticos en sitios del Pleistoceno Medio, La Polledrara y Rebibbia, alrededores de Roma (Anzidei *et al.*, 1999), parecidos y mejor estudiados que los de Ambrona y Torralba (Aguirre, 2005). Al final del Pleistoceno, en el Paleolítico superior, la distinción personal usa insignias y adornos, huesos, dientes y aun conchas de moluscos de lugares distantes (Julien *et al.*, 1999; Borrello, 2004; San Juan-Foucher, 2004). Los fósiles llamaron la atención ya en el Pleistoceno Medio: algunos se conservaron destacados en la talla de bifaces del Modo 2 (Jelinek, 2001).

En el año 2006, en los tres volúmenes de la revista *Munibe* dedicados como homenaje a Jesús Altuna (Mariezkurrena, ed., 1995-1996), se pueden ver numerosos nuevos trabajos sobre estos temas de Paleoecología humana que considero tan urgentes como ilustrativos y atractivos para conocer la prehistoria integrada de nuestros antepasados y sus ambientes.

Sólo queda mencionar, o señalar algunos de los relevantes trabajos que también se dedican a la cuestión de cómo y desde cuándo la evolución humana influye en el ambiente más que lo contrario (ver F. Bernis, 1959; B. Meléndez, 1967; Rightmire, 1993; Feibel, 1997). Se trata el tema desde el Pleistoceno Medio y sobre todo desde el Pleistoceno Final y en la Protohistoria del Holoceno; con profusión en referencias a la extinción de los mamuts (Agenbroad, 1988; Haynes *et al.*, 1999), no tanto sobre los caballos (Azzaroli, 1992), y concretamente sobre efectos ambientales de primeros poblamientos en islas (Sondaar, 1987; Alcover *et al.*, 1999; Machado y Galván, 1997). Entre otras cuestiones o casos particulares examinados, citemos el de un efecto de agente natural, geodinámico, muy superior (Butzer y Mateu, 1999), y las dudas y balance de las desapariciones contemporáneas de neandertales y osos de las cavernas (Estévez, 2004). En otros trabajos se han examinado a fondo impactos concretos en faunas y floras atribuibles a

agentes naturales o humanos (Schüle, 1991; 1992ab; Schuster y Schüle, 2004), y se ha intentado distinguir registros fósiles de incendios forestales por agente natural o humano en depósitos con cenizas (Cordeiro y Turcq, 2001).

Y terminar preguntándonos en qué medida o hasta qué punto los conocimientos inferidos acerca de factores de cambio ecológico y sus efectos en el pasado pueden ayudarnos en nuestra responsabilidad actual sobre el entorno y su sostenibilidad. Ello envuelve cuestiones epistemológicas sobre actualismo y reduccionismo (Renzi, 2001). Pero éstas no invalidan el deseo y la convicción de ser útiles conociendo mejor la historia de los ecosistemas terrestres, de sus cambios, diversidad y tendencias, de sus interacciones con la evolución de nuestros antepasados².

BIBLIOGRAFÍA

- A.E.Q.U.A. (1991): *Medios sedimentarios, cambios ambientales y hábitat humano*. VIII Reunión Nacional sobre Cuaternario. Valencia, 1991. *Guía de las Excursiones*. Universidad de Valencia, Diputación de Valencia.
- Adrover, R. (1986): *Nuevas faunas de roedores en el Mio-Plioceno continental de la región de Teruel (España)*. Interés bioestratigráfico y paleoecológico. Instituto de Estudios Turolenses, Teruel.
- Agenbroad, L. D. (1988): «Clovis people: the human factor in the Pleistocene megafauna extinction equation». En: A. R. Carlisle (Ed.). *American Before Columbus: Ice-Age Origins*. Ethnology Monographs, 12. Dept. of Anthropology, University of Pittsburgh: 63-74.
- Aguirre, E. (1974): «El Cuaternario, ciencia interdisciplinar». En: T. Alexandre, J. Gallardo y A. Pérez González (Eds.). *Actas I Reunión Nacional G. T. de Cuaternario. Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario* 2: 7-14.
- (1989): «Vertebrados del Pleistoceno continental». En: A. Pérez González (Ed.). *Mapa del Cuaternario de España*. Escala 1:1.000.000: 47-70.
- (1999): «Paisajes para antiguos pobladores. Paleoecología humana en España». En: J. F. Mateu Vegés (Ed.). *Geología i Quaternari litoral. Memorial Maria Pilar Fumanal*. Universidad de Valencia: 37-48.

² Agradezco la ayuda eficaz e indispensable de Teresa Montero en la preparación de este texto.

- (2000a): *Evolución humana. Debates actuales y vías abiertas*. Discurso de Ingreso. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid.
 - (2000b): «Poor fossil record and major changes around 1 MaBP». *Human Evolution*, 15 (1-2): 51-62.
 - (2000c): «Sima de los Huesos. Escenarios de la formación del yacimiento, crítica y sesgo demográfico». En: L. Caro Dobón *et al.* (Eds.). *Tendencias actuales de Investigación en la Antropología Física española*: Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, León: 31-42.
 - (2001): *Prólogo*. En: J. A. Rodríguez Asensio. *Yacimiento de Cabo Busto*. G.E.A., Luarca.
 - (2003): «Messiniense, compleja y grave crisis ecológica». *Estudios Geológicos*, 59 (1-4): 205-212.
 - (2005a): «Torralba y Ambrona. Un siglo de encuentros». *Zona Arqueológica*, 5: 40-77.
 - (2005b): «Cretácico, tiempo de órdagos evolutivos». En: G. Meléndez y M. Moreno-Azanza (Eds.). *La vida y los ambientes en el Período Cretácico*: SEPAZ, Mem. 7. Universidad de Zaragoza: 1-36.
 - (2006): «La industria ósea primitiva de Torralba». *Munibe*, 57 (II): 19-52.
- Aguirre, E., y Carbonell, E. (2001): «Early human expansions into Eurasia: the Atapuerca evidence». *Quaternary International*, 75: 11-18.
- Aguirre, M. L. (2001): «Molluscs as indicators of climatic changes in the marine Holocene of Argentina (South America)». En: R. Taborda, J. Cascalho y L. Ortlieb (Eds.). *V Reunião do Quaternário Ibérico. I Congresso do Quaternário de Países de Línguas Ibéricas. Actas. Lisboa, 2001*. Sociedad Geológica de Portugal, Lisboa: 382-385.
- Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (2004): *Caballos fósiles de América del Sur. Una historia de tres millones de años*. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. Buenos Aires.
- Alcalá, L.; Alonso-Zarza, A. M.; Álvarez Sierra, M. A.; Azanza, B.; Calvo, J. P.; Cañaveras, J. C.; van Dam, J. A.; Garcés, M.; Krijgsman, W.; van der Meulen, A. J.; Morales, J.; Peláez-Campomanes, P.; Pérez González, A.; Sánchez Moral, S.; Sancho, R. y Sanz Rubio, E. (2000): «El registro sedimentario y faunístico de las cuencas de Calatayud-Daroca y Teruel. Evolución paleoambiental y paleoclimática durante el Neógeno». *Revista Sociedad Geológica de España*, 13 (2): 323-343.
- Alcolea, J. J. y Balbín, R. D. (2005): «Testigos del frío. La fauna en el arte rupestre paleolítico del interior peninsular». En: M. Santonja,

- A. Pérez González y J. Machado (Eds.). *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA. Almazán: 547-566.
- Alcover, J. A.; Bover, P. y Seguí, B. (1999): «Una aproximació a la paleoecologia de les illes». En: J. A. Alcover (Ed.). *Ecologia de les illes*. Monografies de la Societat d'Historia Natural de les Balears, 6: 169-204.
- Alexeeva, N. y Erbajeva, M. (2004): «Quaternary environment changes in the Western Transbaikal area». *Zona Arqueològica*, 4 (1): 14-19.
- Alonso, J. y Wierzchos, J. (2005): «Los yacimientos ambarígenos del Cretácico Inferior de Sierra Cantabria (Peñacerrada, Alava)». En: G. Meléndez y M. Moreno-Azanza (Eds.). *La vida y los ambientes sedimentarios en el Periodo Cretácico*: Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ), 7: 81-144.
- Altuna, J. (1995): «Faunas de mamíferos y cambios ambientales durante el Tardiglacial cantábrico». En: A. Moure y C. González (Eds.). *El final del Paleolítico cantábrico*: Universidad de Cantabria, Santander: 77-118.
- Altuna, J.; Cuenca, G.; Elorza, M.; García Pimienta, J. C.; Lobo J.; Mariezkurrena, K.; Pérez Ripoll, M.; Sanchiz, B.; González Morales, M. y Straus, L. G. (2004): «Post-pleistocene faunas from the archaeological site of El Mirón cave (Ramales de la Victoria, Cantabria, Spain): a preliminary summary». *Zona Arqueològica*, 4 (2): 40-49.
- Anadón, P.; Cabrera, L. y Juliá, R. (1988): «Anoxic-oxic cyclical lacustrine sedimentation in the Miocene Rubielos de Mora Basin, Spain». En: A. J. Feet; K. Kelts y M. R. Talbot (Eds.). *Lacustrine Petroleum Source Rocks*. Geological Society London, Special Publication, 40: 353-367.
- Andrade-Morrays, M. y Rocha, O. (2001): «Invertebrate remains as indicators of Holocene lake level changes in Brazil». En: R. Taborda, J. Cascalho y L. Ortlieb (Eds.). *V Reunião do Quaternário Ibérico. I Congresso do Quaternário de Países de Línguas Ibéricas. Actas. Lisboa, 2001*. Sociedade Geológica de Portugal, Lisboa: 386-389.
- Andrews, P. (1990): *Owls, Caves and Fossils*. N. H. Museum Publications, Londres.
- (1996): «Palaeoecology and hominoid palaeoenvironments». *Biology Reviews*, 71: 257-300.
- Andrews, P. y Fernández-Jalvo, Y. (1998): «101 uses for fossilized faeces», *Nature*, 393: 629-630.
- Antón, S. C.; Aziz, F. y Zaim, Y. (2001): «Plio-Pleistocene *Homo*: Patterns and Determinants of Dispersal». En: P. V. Tobias *et al.* (Eds.).

- Humanity from African Naissance to Coming Millenia*. Firenze University Press. Florencia: 91-102.
- Anzidei, A. P.; Arnoldus-Huyzendveld, A.; Caloi, L.; Lemorini, C. y Palombo, M. R. (1999): «Two Middle Pleistocene sites near Rome (Italy): La Polledrara di Cecanibbio and Rebibbia-Casal de'Pazzi». En: S. Gaudzinski y E. Turner (Eds.). *The role of early humans in the accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic bone assemblages*. Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz.-Monogr., 42: 173-195.
- Arribas, A. y Palmqvist, P. (1998): «Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the Lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain)». *Geobios*, 31 (3): 3-47.
- Arrizabalaga, A. (2005a): «Retorno a Lezetxiki (Arrasate, País Vasco): nuevas perspectivas de la investigación». En: M. Santonja, A. Pérez González y M. J. Machado (Eds.). *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Almazán: 81-98.
- (2005b): «Two tales of two caves? La transición Paleolítico medio/superior en el Cantábrico oriental». En: M. Santonja, A. Pérez González y M. J. Machado (Eds.). *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Almazán: 99-112.
- Aura Tortosa, J. E.; Fernández Peris, J. y Fumanal, P. (1993): «Medio físico y corredores naturales: Notas sobre el poblamiento paleolítico del País Valenciano». *Recerques del Museu d'Alcoi*, 2: 89-107.
- Azanza, B.; Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (1999): «Large mammal turnover pulses correlated with Latest Neogene glacial trends in the northwestern Mediterranean region». En: M. B. Hart (Ed.). *Climates: Past and Present*. Geological Society London. *Special Publications*, 181: 161-170.
- Azzaroli, A. (1992): «Ascent and decline of monodactyl equids: a case for prehistoric overkill». *Annuaire Zoology Fennici*, 28: 151-163.
- Bachiri Taoufiq, N.; Barhouin, N.; Suc, J.-P.; Meon, H.; Elaouad, Z. y Benbouziane, A. (2001): «Environnement, végétation et climat du Messinien au Maroc». *Paleontologia i Evolució*, 32-33: 127-138.
- Baena, J.; Carrión, E.; Ruiz, B.; Ellwood, B.; Sesé, C.; Yravedra, J.; Jordá, J.; Uzquiano, P.; Velásquez, R.; Manzano, I.; Sánchez, A. y Hernández, F. (2005): «Paleoecología y comportamiento humano durante el Pleistoceno Superior en la comarca de Liébana: la secuencia de la Cueva de El Esquilleu (Occidente de Cantabria, España)». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado*

- de la cuestión. Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santillana del Mar. *Monografías*, 20: 461-487.
- Baltanás, A.; Alcorlo, P. y Namiotko, T. (2005): Ostrácodos (Crustacea, Ostracoda) del yacimiento pleistoceno de Ambrona. *Zona Arqueológica*, 5: 222-231.
- Balter, V.; Saliège, J. F.; Bocherens, H. y Person, A. (2002): «Evidence of physico-chemical and isotopic modifications in archaeological bones during controlled acid etching». *Archaeometry*, 44 (3): 329-336.
- Bar-Matthews, M.; Ayalón, A.; Matthews, A.; Sass, E. y Halicz, L. (1996): «Carbon and oxygen isotope study of the active water-carbonate system in a karstic Mediterranean cave: Implications for paleoclimatic research in semiarid regions». *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60 (2): 337-347.
- Barry, J. P.; Jaouen, X.; Musso, J. y Riser, J. (1988): «Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara. Note IX: entre Sahel et Sahara: le Tagant. Biogéographie et géomorphologie». *Ecologia Mediterranea*, 14 (1/2): 156-183.
- Bates, M. (1960): «Ecology and evolution». En: S. Tax (Ed.). *Evolution after Darwin*, University of Chicago Press, Chicago. Vol. 1: 547-568.
- Behrensmeyer, A. K. (1978): «Taphonomic and ecologic information from bone weathering». *Paleobiology*, 4 (2): 150-163.
- (2006): «Climate Change and Human Evolution». *Science*, 311: 476-478.
- Benito, G.; Sopena, A.; Sánchez-Moya, Y.; Machado, M. J. y Pérez González, A. (2003): «Paleoflood magnitude and frequency in the context of the Late Pleistocene-Holocene climatic changes (Tagus river, Central Spain)». En: B. Ruiz-Zapata *et al.* (Eds.). *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. INQUA y Universidad de Alcalá: 271-278.
- Bergadà, M. M.; Peña, J. L.; Poch, R. M.; Serrat, D. y Fullola, J. M. (2005): «Reconstrucción paleoambiental y geoarqueológica del curso medio del Segre (Alós de Balaguer, Lleida) durante el Pleistoceno Superior e inicios del Holoceno». En: M. Santonja, A. Pérez-González y M. J. Machado (Eds.). *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Almazán: 369-382.
- Berggren, W. A.; Hilgen F. J.; Langereis, C. G.; Kent, D. V.; Obradovich, J. D.; Raffi, I.; Raymo, M. E. y Shackleton, N. J. (1995): «Late Neogene Chronology: New perspectives in high resolution stratigraphy». *GSA Bulletin*, 107 (11): 1272-1287.
- Bermúdez de Castro, J. M.; Díez, J. C.; Mosquera, M.; Nicolás, M. E.; Pérez Pérez, A.; Rodríguez, J. y Sánchez Marco, A. (1995): «El ni-

- cho ecológico de los homínidos del Pleistoceno medio de Atapuerca». *Complutum*, 6: 9-56.
- Bernaldez, E. (1994): «Inferencias paleoecológicas y paleoeconómicas del estudio tafonómico del yacimiento de El Estanquillo en San Fernando, Cádiz». En: J. Ramos, A. Sáez, V. Castañeda y M. Pérez (Eds.). *Aproximación a la Prehistoria de San Fernando*. Ayuntamiento de San Fernando: 203-230.
- Bernis, F. (1959): «Variabilidad intraespecífica y especiación geográfica en las aves». *Revista de la Universidad de Madrid*, 8 (29-31): 351-410.
- Bernis, C. (2005): «Ecología Humana». En: E. Rebato, C. Susanne y B. Chiarelli (Eds.). *La antropología biológica. Evolución y Biología Humana*. Ed. Verbo Divino, Pamplona: 643-654.
- Bishop, W. W. y Clark, J. D. (Eds.) (1967): *Background to Evolution in Africa*. University of Chicago Press, Chicago.
- Blasco, M. C.; Calle, J. y Sánchez-Capilla, M. L. (2004): «La metalurgia del Bronce medio y final (Protocogotas y Cogotas I): evolución y contexto». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 48-65.
- Blumenschine, R. J.; Peters, C. R.; Masao, F. T.; Clarke, R. J.; Deino, A. L.; Hay, R. L.; Swisher, C. C.; Stanistreet, I. G.; Ashley, G. M.; McHenry, L. J.; Sikes, N. E.; van der Merwe, N. J.; Tactikos, J. C.; Cushing, A. E.; Deocampo, D. M.; Njau, J. K. y Ebert, J. I. (2003): «Late Pliocene *Homo* and Hominid Land Use from Western Olduvai Gorge, Tanzania». *Science*, 299: 1217-1221.
- Borja, F.; Campos, J. y Pozo, F. (1993): «Morfogénesis reciente del paleocantilado holoceno y estero de Palos de la Frontera (Huelva). Interpretación geoarqueológica». En: M. P. Fumanal y J. Bernabeu (Eds.). *Estudios sobre Cuaternario. Medios sedimentarios. Cambios ambientales. Hábitat humano*. Universidad de Valencia, Valencia: 283-288.
- Borrás, C.; Giles, F.; Santiago, A.; Finlayson, C.; Finlayson, G.; Calvo, C.; Gutiérrez, J. M. y Mata, E. (2004): «Paleolítico Medio en Alcalá la Real. Tecnocomplejos líticos de ocupaciones de neandertales en el Pleistoceno medio-superior de los Llanos de Santa Ana y Ermita Nueva. Alcalá la Real. Jaén». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 72-79.
- Borrello, M. A. (2004): «Moluscos fósiles y modernos utilizados como ornamentos en Suiza durante la Prehistoria». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 80-87.
- Bromage, T. G. y Boyde, A. (1984): «Microscopic Criteria for the Determination of Directionality of Cutmarks on Bone». *American Journal of Physical Anthropology*, 65: 359-366.

- Bromage, T. G.; Bermúdez de Castro, J. M., Fernández-Jalvo, Y. (1991): «The SEM in taphonomy research and its application to studies of cut-marks generally and the determination of handedness specifically». *Anthropologie*, 19: 163-169.
- Bromage, T. G., Schrenk, F. (Eds.) (1999): *African Biogeography, Climate Change and Human Evolution*. Oxford University Press, New York.
- Bromage, T. G.; Vidal, A.; Aguirre, E. y Pérez-Ochoa, A. (Eds.) (2006): *Integrative Approaches to Human Health and Evolution*. Elsevier, Amsterdam.
- Brugal, J.-P. y Yravedra, J. (2006): «Essai sur la biodiversité des associations de grands mammifères à la fin du Pleistocène dans le Sud-Ouest de l'Europe». *Munibe*, 57; *Homenaje a Jesús Altuna* (v. 1): 139-162.
- Brunet, M.; Guy, F.; Pilbeam, D.; Mackaye, H. T. y otros 34 coautores (2002): «A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa». *Nature*, 418: 145-151.
- Burjachs, F. (1993): «Paleopalinología del Paleolítico superior de la Cova de l'Arbreda (Serinyà, Catalunya)». En: M. P. Fumanal y Bernabeu (Eds.). *Estudios sobre Cuaternario. Medios sedimentarios. Cambios ambientales. Hábitat humano*. Universidad de Valencia. Valencia: 149-158.
- Burjachs, F. y Allué, E. (2004): «Paleoclimatic evolution during the last glacial cycle at the NE of the Iberian peninsula». En B. Ruiz Zapata et al. (Eds.). *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá: 191-200.
- Butzer, K. W. (1977): «Environment, Culture and Human Evolution». *American Scientist*, 65 (5): 572-584.
- (1984): «Archaeogeology and Quaternary environment in the interior of Southern Africa». En: R. G. Klein (Ed.). *Southern African Prehistory and paleoenvironments*. A. A. Balkema, Rotterdam: 1-64.
- Butzer, K. W., y Mateu, J. F. (1999): «Pleistocene versus Holocene: Geomorphological Change in a small but steep Watershed of Mediterranean Spain». En: J. F. Mateu (Ed.). *Geoarqueología i Quaternari Litoral, Memorial Maria Pilar Fumanal*. Universidad de Valencia, Valencia: 97-112.
- Cacho, C., y Martos, J. A. (2004): «Estudio tecnológico de los niveles magdalenienses del Tossal de la Roca (Vall d'Alcalá, Alicante)». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 88-101.
- Cacho, I.; Grimalt, J. O.; Canals, M.; Shackleton, N.; Schönfeld, J. y Zahn, R. (2001): «Variability of the Western Mediterranean sea surface temperature during the last 25.000 years and its connection with

- the Northern Hemisphere climatic changes». *Paleoceanography*, 16: 40-52.
- Campillo, D. (1994): *Paleopatología*, 2.^a p., Fundación Uriach, Barcelona. Colección Histórica de Ciencias de la Salud. 5.
- Campillo, D.; Cuesta, M. M.; García Guixé, E.; Chimenos, E.; Devenat, L. y Baxarias, J. (2006): «An occipital crest in an infant cranium from the Roman necropolis of Francolí (Tarragona, Spain). Implications to the interpretation of the Orce skull». *Rev. Esp. Antropología Física* (2006) 26: 93-101.
- Canudo, J. I. y Cuenca Bescós, G. (2004): «La extinción de los dinosaurios: lo que puede aportar el registro fósil español». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 118-127.
- Canudo, J. I.; Cuenca Bescós, G., y Ruiz Omeñaca, J. I. (1999): «Dientes aislados de dinosaurios: su estudio». En: J. A. Gámez Vintaned y E. Liñán (Eds.). *25 años de Paleontología aragonesa*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 217-238.
- Carbonell, E., y Rosell, J. (2004): «Ocupaciones de homínidos en el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 102-115.
- Carbonell, E.; Rosas, A., y Díez, J. C. (Eds.) (1999): *Atapuerca: ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León. *Arqueología en Castilla y León*, 7.
- Carbonell, E.; Mosquera, M.; Ollé, A.; Rodríguez, X. P.; Sahnouni, M.; Sala, R. y Vergés, J. M. (2001): «Structure morphotechnique de l'industrie lithique du Pleistocène inférieur et moyen d'Atapuerca» (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie*, 105 (2): 259-280.
- Carrión, J. S.; Fernández, S. y Fuentes, N. (Eds.) (2006): *Paleoambientes y cambio climático*, Fundación Séneca, Agencia de Ciencia y Tecnología de la Región de Murcia, Murcia.
- Carrión, J. S.; Yll, R.; Riquelme, J. A. y González, P. (2004): «Perspectivas del análisis polínico de coprolitos y otros depósitos biogénicos útiles en la inferencia paleoambiental». *Zona Arqueológica* 4 (2): 128-139.
- Cattani, L.; García-Antón, M. y Renault-Miskovsky, J. (1994): «The Lower and Middle Pleistocene in the Circum-Mediterranean Region. Attempts and results of archaeo-palynological correlations». En: D. K. Davis (Ed.). *Aspects of Archaeological Palynology: Methodology and applications*: ASSP Contributions Ser. 29: 27-52.
- Ceballos, L. (1959): *Pasado y presente del bosque en la región mediterránea*. Conferencia de Inauguración de Curso. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.

- Cerling, T. E.; Harris, J. M.; MacFadden, B. J.; Leakey, M. G.; Quade, J.; Eisenmann, V. y Ehleringer, J. R. (1997): «Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary». *Nature*, 389: 153-158.
- Cita, M. B. (1973): «Mediterranean evaporite: paleontological arguments for a deep-basin desiccation model». En: C. W. Drooger (Ed.), *Messinian Events in the Mediterranean*. North-Holland, Amsterdam: 206-228.
- Civis, J. (Ed.) (1987): *Paleontología del Neógeno de Huelva (W. Cuenca del Guadalquivir)*. Ed. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Coltrinari, L.; Nakashima, P. y de-Queiroz Neto, J. P. (1984): «Evolução Cuaternária do vale médio do rio Parateí, Estado de Sao Paulo, Brasil». *Revista do departamento de Geografia USP*, 3: 7-19.
- Conard N. J. (Ed.) (2004): *Settlement Dynamics of the Middle Palaeolithic and Middle Stone age*, Kerns Verlag, Tubinga, 2 vols.
- Combier, J. (2000): «Mode d'établissement et mode de vie des hommes du Paléolithique inférieur en caverne (Orgnac III, Azé) et en plein air (Curson, Régny)». *Les premiers habitants de l'Europe, Tautavel, avril 2000. Programme. Résumés*: Muséum d'Histoire Naturelle, Paris: 147-148.
- Cordeiro, R. C. y Turcq, B. (2001): «Comparação dos fluxos de deposição de partículas de carvão em diferentes escalas temporais relacionadas a mudanças paleoambientais e mudanças do uso da terra». En: R. Taborda, J. Cascalho y L. Ortlieb (Eds.), *V Reunião do Quaternário Ibérico. I Congresso do Quaternário de Países de Línguas Ibéricas. Lisboa, 2001, Actas*: Sociedade Geológica de Portugal, Lisboa: 398-401.
- Cortés, M.; Ferrer, J. E.; Marqués, I.; Baldomero, A. y Simon, M. D. (2005): «Aportaciones cronoestratigráficas de Cueva Bajondillo al tránsito Paleolítico medio-superior en el sur de la Península Ibérica». En: M. Santonja, A. Pérez González y M. J. Machado (Eds.), *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Almazán: 181-196.
- Costamagno, S. (2002): «Laboratory taphonomy, material loss and skeletal part profiles: the example of Saint-Germain-la-Rivière (Gironde, France)». *Archaeometry*, 44 (3): 495-506.
- Criado, F. (Ed.) (1991): *Arqueología del paisaje. El área Bocelo-Furelos entre los tiempos paleolíticos y medievales*. Xunta de Galicia, Santiago de Compostela. *Monogr. Arqueoloxia/Investigación*, 6.
- Crusafont, M. (1967, 1986⁴): «Bioquímica, Paleobioquímica y Evolución». En: M. Crusafont, B. Meléndez y E. Aguirre (Eds.), *La Evolución*. BAC, Madrid: 277-294.

- Cuenca, G. (2003): «The micromammal record as proxy of paleoenvironmental changes in the Pleistocene of the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain)». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.). *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 133-138.
- Cuenca, G., y Rofes, J. (2004): «Insectívoros (Mammalia), clima y paisaje de los niveles inferiores de Trinchera Elefante (Pleistoceno Inferior, Atapuerca)». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 150-157.
- Cuenca, G.; García, N. y Made, J. van der (2004): «Fossil mammals of the Lower to Middle Pleistocene site of Trinchera Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain)». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 140-149.
- Dauphin, Y.; Williams, C. T.; Andrews, P.; Denys, C. y Fernández-Jalvo, Y. (1999): «Diagenetic alterations of micromammal fossil bones from Olduvai Bed-I of the Lower Pleistocene sequence at Olduvai Gorge, Tanzania». *Journal of Sedimentary Research*, 69: 612-621.
- Dauphin, Y.; Andrews, P.; Denys, C.; Fernández-Jalvo, Y. y Williams, T. (2004): «Structural and Chemical Bone Modifications in a Modern Owl Pellet Assemblage from Olduvai Gorge (Tanzania)». *Journal of Taphonomy*, 4: 209-232.
- Davis, O. K. (Ed.) (1994): *Aspects of Archaeological Palynology: Methodology and applications*. AASP Contributions series n. 29. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation.
- DeMenocal, P. B. (1995): Pleistocene African Climate. *Science*, 270: 53-59.
- Denys, C.; Fernández-Jalvo, Y. y Dauphin, Y. (1995): «Experimental Taphonomy: preliminary results of the digestion of micromammal bones in the laboratory». *C. R. Academie des Sciences Paris*, 321, IIa: 803-809.
- Denys, C.; Dauphin, Y. y Fernández-Jalvo, Y. (1997): «Apports biostratigraphiques et paléoécologiques de l'étude taphonomique des assemblages de micromammifères. Bilan et perspectives». *Geobios*. Mémoire spécial n. 20: 197-206.
- Denys, C.; Andrews, P.; Dauphin, Y.; Williams, T. y Fernández-Jalvo, Y. (1998): «Towards a site classification: comparison of stratigraphic, taphonomic and diagenetic patterns and processes». *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 168 (6): 751-757.
- Denys, C.; Andrews, P. y Fernández-Jalvo, Y. (2000): «Quantitative Taphonomy: a new method for estimating predation in micromammal assemblages». *Quaternary International* 63/64: 49.
- Denys, C.; Canet, C.; Cuisin, J. y Pharisat, A. (2004): «Diversité des petits mammifères et prédation: l'importance des études néotaphono-

- miques pour la reconstruction paléocéologique des sites plio-pleistocènes, le cas d'Etrabonne (Jura, France)». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 158-179.
- Díez, J. C.; Fernández-Jalvo, Y.; Rosell, J. y Cáceres, I. (1999): «The site formation (Aurora Stratum Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain)». *Journal of Human Evolution*, 37 (3/4): 623-652.
- Diniz, F. (2001): «Aspects of the Plio-Quaternary transition in Portugal. Pollen records, vegetation and climate». En: R. Taborda, J. Cascalho y L. Ortlieb (Eds.), *V Reunião do Quaternário Ibérico. I Congresso do Cuaternario de Países de Línguas Ibéricas. Lisboa, 2001, Actas: Sociedade Geológica de Portugal, Lisboa*: 109-112.
- Domínguez-Rodrigo, M.; Serrallonga, J.; Juan-Treserras, J.; Alcalá, L. y Luque L. (2001): «Word-working activities by early humans: a plant residue analysis on Acheulian stone tools from Peninj (Tanzania)». *Journal of Human Evolution*, 40: 289-299.
- Dupont, L. M. (1992): «Marine palinology of interglacial-glacial transitions». En: G. J. Kukla y E. Went (Eds.), *Start of a Glacial: NATO ASI Series*. Springer Verlag, Berlín: 137-156.
- Dupré, M. (1988): *Palinología y paleoambiente. Nuevos datos españoles. Referencias*. Diputación Provincial de Valencia. Valencia.
- Echassoux, A.; Echassoux, E.; Fournier, A.; de Lumley, H. y Moullé, P. E. (2000): «Recherche d'alternances de sols d'habitats préhistoriques et de repaires de carnivores dans la grotte du Vallonnet, Roquebrune-Cap. Martín, Alpes Maritimes». En: Echassoux, A. (Ed.), *Les premiers habitants de l'Europe, Tautavel, avril 2000. Programme. Résumés*: 142. Muséum National d'Histoire Naturelle, París.
- Edwards, N. y Meco, J. (2000): «Morphology and palaeoenvironment of brood cells of Quaternary ground-nesting solitary bees (Hymenoptera, Apidae) from Fuerteventura, Canary Islands, Spain». *Proceedings of the Geologists Association*, 111: 173-183.
- Efremov, J. A. (1940): «Taphonomy: new branch of Paleontology». *Pan-American Geologist*, 74: 81-93.
- Emiliani, C. (1966): «Isotopic paleotemperatures». *Science*, 154: 851-856.
- Estévez, J. (2004): «La extinción de grandes carnívoros: sugerencias sobre el destino de *Homo neanderthalensis*». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 126-139.
- Fa, D. A. y Shearer, M. (2000): «Zonation patterns and fossilization potential of the rocky-shore biota along the Atlantic-Mediterranean interface: A possible framework for environmental reconstruction». En: C. Finlayson, G. Finlayson y D. A. Fa (Eds.), *Gibraltar during the Quaternary*. Gibraltar Government H.P.M., Gibraltar: 237-252.

- Feibel, C. S. (1997): «Debating the Environmental Factors in Hominid Evolution». *DSA Today* 7 (3): 1-7.
- Fernández-Jalvo, Y. (1988): «Marcas de descarnado». En: S. Ripoll (Ed.), *La cueva de Ambrosio (Almería, España) y su posición cronoestratigráfica en el Mediterráneo Occidental*. *British Archaeological Research Int. Series*. 462: 416-436.
- (1995): «Small mammal Taphonomy at la Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironmental interpretations». *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. & Palaeoecol.*, 114: 167-195.
- (1998): «Interpretación paleoambiental y etológica en Atapuerca a través de métodos tafonómicos». En: E. Aguirre (Ed.), *Atapuerca y la evolución humana*: Fundación Ramón Areces, Madrid.
- (1999): «Tafonomía de micromamíferos del yacimiento Galería de Atapuerca». En: E. Carbonell, A. Rosas y J. C. Díez (Eds.), *Atapuerca. Paleocología y Ocupaciones Humanas del Yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León: 95-128.
- Fernández-Jalvo, Y., y Andrews, P. (1992): «Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain». *Journal of Archaeological Science*, 19: 407-428.
- (2001): «Atapuerca, le conte de deux sites». *L'Anthropologie*, 105 (2). *Atapuerca, 2e. Partie*: 223-236.
- (2003): «Experimental effects of water abrasion on bone». *Journal of Taphonomy*, 3: 147-163.
- Fernández-Jalvo, Y., y Perales, C. (1990): «Análisis macroscópico de huesos quemados experimentalmente». En: S. Fernández-López (Ed.), *Tafonomía y Fosilización*: 105-113.
- Fernández-Jalvo, Y.; Denys, C.; Andrews, P.; Williams, T.; Dauphin, Y. y Humprey, L. (1998): «Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania)». *Journal of Human Evolution*, 34: 137-172.
- Fernández-Jalvo, Y.; Andrews, P. y Denys, C. (1999a): «Cutmarks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-I». *Journal of Human Evolution*, 36: 587-589.
- Fernández-Jalvo, Y.; Díez, J. C.; Cáceres, I. y Rosell, J. (1999b): «Human cannibalism in the early Pleistocene of Southern Europe (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain)», *Journal of Human Evolution*, 37 (3/4): 591-622.
- Fernández-Jalvo, Y.; Scott, L., y Denys, C. (1999c): «Taphonomy of pollen associated with predation». *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. & Palaeoecol.*, 149 (1-4): 271-282.

- Fernández-Jalvo, Y.; Sánchez-Chillón, B.; Andrews, P.; Fernández-López, S. y Alcalá, L. (2002): «Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition». *Archaeometry*, 44 (3): 353-362.
- Fernández-López, S. (1984): «Nuevas perspectivas en Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas». *Estudios Geológicos*, 40: 215-224.
- (2004): «Diagnóstico paleontológico de ciclos paleoambientales en plataformas epicontinentales carbonáticas. Ejemplos del Jurásico Medio de la Cordillera Ibérica». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 180-201.
- Fernández-López, S. y Fernández-Jalvo, Y. (2002): «The limit between biostratigraphy and fossil diagenesis». En: Renzi, M. de; Pardo Alonso, M. V.; Belinchón, M.; Peñalver, E.; Montoya, P. y Márquez-Aliaga, A. (Eds.), *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*. Ayuntamiento de Valencia, Valencia: 27-36.
- Fernández-López, S.; Fernández-Jalvo, Y. y Alcalá, L. (2002): «Accumulation: taphonomic concept and other palaeoecological uses». En: Renzi, M. de; Pardo Alonso, M. V.; Belinchón, M.; Peñalver, E.; Montoya, P. y Márquez-Aliaga, A. (Eds.), *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*: 37-47.
- Fernández Marrón, M. T.; Fonollá, J. F.; Sesé, C. y Jiménez Rodrigo, J. C. (2004): «Estudio paleoambiental de nuevos yacimientos de plantas y vertebrados de la "Unidad Intermedia" del Mioceno Medio de la cuenca de Madrid». *Revista Española de Paleontología*, 19 (2): 199-214.
- Fernández Peris, J. (2004): «Datos sobre la incidencia de carnívoros en la Cova del Bolomor (Tavernes de la Vallidigna, Valencia)». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 140-157.
- Fernández Peris, J.; Guillem, P. y Martínez, R. (1999): «Datos paleoclimáticos y culturales de la Cova de Bolomor vinculados a la variación de la línea de costa en el Pleistoceno medio». En: J. F. Mateu (Ed.), *Geoarqueología i Quaternari Litoral. Memorial Pilar Fumanal*. Universidad de Valencia: 125-138.
- Foley, R. (1987): *Another unique species. Patterns in human evolutionary ecology*. Longman Scientific and Technical, Harlow, England.
- Finlayson, C. (2003): «The role of climate in the spatio-temporal pattern of human colonization and extinction in the Pleistocene with specific reference to the Mediterranean Region». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*: Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares: 57-66.
- Fosse, P. y Quiles, J. (2006): «Tafonomía y arqueozoología comparadas de algunos yacimientos de los Pirineos franceses y de Cantabria». *Munibe*, 57. *Homenaje a Jesús Altuna* (v. 1): 163-181.

- Freeman, L. (1981): «The Fat of the Land: Notes on Paleolithic diet in Iberia». En: R. Harding y G. Teleki (Eds.), *Omnivorous Primates: Gathering and Hunting in Human Evolution*: 104-165.
- (1994): «Torralba and Ambrona. A Review of Discoveries». En: R. S. Coruccini y R. L. Ciochon (Eds.), *Integrative Paths of the Past. Paleoanthropological Advances in Honor of F. Clark Howell*: Prentice Hall, New Jersey: 597-637.
- (2001): «Were there scavengers at Torralba?» En: D. Wets (Ed.), *Proceedings of the International Conference on Mammoth Site Studies*. University of Kansas, Lawrence: *Publications in Anthropology*, 22: 45-55.
- (2005): «La investigación del Paleolítico Medio en la Región Cantábrica». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión*: Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santillana del Mar. *Monografías*, 20: 21-38.
- Freeman, L., y González Echegaray, J. (2004): «Minimally retouched magdalenian bone artifacts from El Juyo (Cantabria, Spain)». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 170-177.
- Freitas, M. C. y Andrade, C. (2001): «Marcadores ambientais na evolução dos espaços lagunares do SW português durante o Holocénico: a formação das barreiras arenosas e a influência antrópica». En: R. Taborada, J. Cascalho y L. Ortlieb (Eds.), *V Reunião do Quaternário Ibérico. I Congresso do Quaternário de Países de Línguas Ibéricas. Lisboa, 2001. Actas*. Sociedade Geológica de Portugal. Lisboa: 113-116.
- Fumanal, P. (1986): *Sedimentología y clima en el País Valenciano. Las cuevas habitadas en el Cuaternario reciente*. Diputación Provincial de Valencia, Valencia.
- (1993): «El yacimiento premusteriense de la Cova de Bolomor». *Cuadernos de Geografía*, 54: 223-248.
- Fumanal, P. y Bernabeu, J. (Eds.) (1993): *Estudios sobre Cuaternario. Medios sedimentarios. Cambios ambientales. Hábitat humano*. Universidad de Valencia. Valencia.
- Fumanal, P.; Viñals, M. J.; Ferrer, C.; Aura, E.; Bernabeu, J.; Casabó, J.; Gisbert, J. y Sentí, M. A. (1993): «Litoral y poblamiento en el litoral valenciano durante el Cuaternario reciente: Cap de Cullera-Puntal de Moraira». En: M. P. Fumanal y J. Bernabeu (Eds.), *Estudios sobre Cuaternario, 1993*. Universidad de Valencia. Valencia: 249-259.
- Gamble, C. (2005): «Torralba, Ambrona y la noción de la caza en el Pleistoceno. Plenitud, crisis y renovación del concepto». *Zona Arqueológica*, 5: 124-139.

- Gámez Vintaned, J. A. y Liñán, E. (1996): «Revisión de la terminología icnológica en español». *Revista española de Paleontología*, 11 (2): 155-176.
- (2001): *La Era Paleozoica. El desarrollo de la vida marina. VII Jornadas Aragonesas de Paleontología. Ricla, 9-11 Nov. 2001*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza.
- Gámez Vintaned, J. A. y Mayoral, E. (1995): «Paleoicnología del Grupo Mesones (Cámbrico Inferior-Medio) en Murero (Cadena Ibérica occidental, NE de España)». En: J. A. Gámez Vintaned, y Liñán, E. (Eds.), *La expansión de la vida en el Cámbrico: IV Jornadas Aragonesas de Paleontología*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 219-252.
- García-Alcalde, J. L.; Arbizu, M. y Truyols-Massoni, M. (2001): «Extinciones masivas en el Devónico». En: J. A. Gámez Vintaned y Liñán, E. (Eds.), *La Era Paleozoica. El desarrollo de la vida marina*: Institución Fernando el Católico CSIC, Zaragoza: 125-146.
- García Antón, M. (1995): «Paleovegetación del Pleistoceno Medio de Atapuerca a través del análisis polínico». En: Bermúdez, J. M.; Arsuaga, J. L. y Carbonell, E. (Eds.), *Evolución humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca*. Junta de Castilla y León, Valladolid: 147-166.
- García Sánchez, E. (2004): «El poblamiento más antiguo de la Península Ibérica. Una revisión, una propuesta cronoestratigráfica y algunas reflexiones sobre la colonización de Eurasia». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 178-195.
- Gaudeny, T.; Jovanovic, M.; Sumegi, P. y Markovic, S. B. (2003): «The North Boundary of the Mediterranean paleoclimate influences during the Late Pleistocene at southeastern part of the Carpathian Basin based on assemblages of mollusca (Vojvodina, Yugoslavia)». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares: 41-48.
- Gaudzinski, S. y Roebroeks, W. (2000): «Adults only. Reindeer hunting at the Middle Palaeolithic site Salzgitter Lebenstedt, Northern Germany». *Journal of Human Evolution*, 38: 497-521.
- Gaudzinski, S. y Turner, E. (1996): «The role of early humans in the accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic bone assemblages». *Current Anthropology*, 37 (1): 153-156.
- Geraads, D.; Hublin, J.-J.; Tong, H.; Sen, S. y Toubeau, P. (1986): «The Pleistocene hominid site of Ternifine, Algeria: new results of the environment, age and human industries». *Quaternary Research*, 25: 380-386.

- Gibert, J.; Sánchez, F.; Gibert, L. y Ribot, F. (Eds.) (1999): *The hominids and their environment during the lower and middle Pleistocene of Eurasia. Proceedings of the International Conference of Human Paleontology*. Orce, 1995. Instituto de Paleontología Miquel Crusafont, Sabadell.
- Gibert, J. M. y Benner, J. S. (2002): «The trace fossil *Gyrochorte*: etology and paleoecology». *Revista Española de Paleontología*, 17 (1): 1-12.
- Gil, E. (1997): «Los micromamíferos del tránsito Pleistoceno inferior-medio de Atapuerca (Burgos, España). Implicaciones bioestratigráficas y evolutivas». *Geogaceta*, 22: 73-76.
- Gil, E. y Sesé, C. (1991): «Middle Pleistocene small mammals from Atapuerca (Burgos, Spain)». En: Raynal, J. P. y Miallier, D. (Eds.). *Datation et caractérisation des milieux pléistocènes. Actes Sympos. 11 et 17, XIe. Réunion Sciences de la Terre, Clermont-Ferrand, 1986*: CNRS. *Cahiers du Quaternaire*, 16: 337-347.
- Giles, F.; Finlayson, C.; Santiago, A.; Fa, D.; Gutiérrez, J. M. y Finlayson, G. (2003): «The effect of climate change on the distribution of humans in southern Iberia in the Late Quaternary». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 67-80.
- Gioia, P. (2005): «Museos en los yacimientos pleistocenos italianos con elefantes: situación y perspectivas». *Zona Arqueológica*, 5: 418-444.
- Gladiline, V. y Sitlivy, V. (1991): «Les premières industries en Subcarpatie». En: E. Bonifay y B. Vandermeersch (Eds.). *Les premiers européens*, CTHS, Paris: 217-231.
- Goldberg, K. y García, A. J. V. (1996): «Stratigraphic correlation and paleoclimatic inferences from diagenetic analysis of Neocretaceous dinosaur bones in Bauru Group (Paraná Basin) Brazil». En: G. Meléndez, F. Blasco y J. Pérez Urresti (Eds.), *II Reunión de Tafonomía y fosilización*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 135-140.
- Gómez Pollerota, J. E. (1986): «Nuevos insectos fósiles de las calizas litográficas del Cretácico Inferior del Montsec (Lérida)». *Boletín Geológico y Minero*, 103 (5): 783-813.
- González-Echegaray, J. y Freeman, L. G. (1998): *Le Paléolithique inférieur et moyen en Espagne*. Jérôme Millon, Collection L'Homme des origines, Série Préhistoire d'Europe. Grenoble.
- González Morales, M. y Straus, L. G. (2003): «El Mirón cave: A long, stratified Late Quaternary sequence in the Cantabrian Cordillera». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 89-92.

- González-Sampéris, P.; Montes, L. y Utrilla, P. (2005): «Análisis palinológico alternativo en un yacimiento arqueológico: Los coprolitos de hiena de la cueva de Los Moros de Gabasa (Huesca, España)». En: M. Santonja, A. Pérez González y M. J. Machado (Eds.), *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*: ADEMA, Almazán: 587-595.
- González Urquijo, J. E.; Ibáñez, J. J.; Ríos, J.; Bourguignon, L., Castañón, P. y Tarrío, A. (2000): «Excavaciones recientes en Axlór. Movilidad y planificación de actividades en grupos de neandertales». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión*: Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santillana del Mar. *Monografía*, 20: 527-539.
- Goretsky, G. I., e Ivanova, I. K. (Eds.) (1982): *Molodova I. Unikalnoe Musterskoe poselenie na Srednem Dniestre/Molodova I. Unique mousterian settlement on the middle Dniestr Region*. Nauka, Moscú.
- Gracia, F. J.; Giles, F.; Cano, J.; Santiago, A.; Mata, E. y Gutiérrez, J. M. (2004): «Evolución geomorfológica de la cuenca del río Louro en conexión con el valle del Miño y poblamiento paleolítico (Gándaras de Budiño, Tuy, Pontevedra)». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 218-229.
- Grichuk, V. P. (1997): «Cenozoic changes of flora in extra-tropical Eurasia in the light of paleomagnetic stratigraphy». En: J. A. van Couvering (Ed.), *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*. Cambridge University Press, Cambridge: 104-113.
- Hallam, A. (1973): *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier, Amsterdam.
- Haynes, G. (2005): «Las acumulaciones modernas de huesos de elefante como modelo para interpretar Ambrona y otras áreas con fauna fósil a orillas del agua». *Zona Arqueológica*, 5: 154-175.
- Haynes, G.; Klimovicz, J. y Reumer, J. W. F. (Eds.) (1999): *Mammoths and the Mammoth Fauna: Studies of an Extinct Ecosystem. Proceedings of the First International Mammoth Conference, St. Petersburg, Russia, October, 1995*. Natuurmuseum, Rotterdam.
- Hecker, R. F. (1965): *Introduction to Palaeoecology*. American Elsevier Publish. Comp. Nueva York.
- Hedges, R. E. M. (2002): «Bone diagenesis: an overview of processes». *Archaeometry*, 44 (3): 319-328.
- Heinzelin, J. de (1983): *The Omo Group. Archives of the International Omo Research Expedition* (2 vols.). Musée Royal de l'Afrique Central, Tervuren. *Annales, ser. in 8°, Sciences Géologiques*, 85.
- Heinzelin, J. de; Clark, J. D.; White, T.; Hart, W.; Renne, P.; Woldegabriel, G.; Beyene, Y. y Vrba, E. (1999): «Environment and Behaviour of 2.5 Million-Year-Old Bouri Hominids». *Science*, 284: 625-635.

- Hemmer, H. (2004): «Notes on the ecological role of European cats (*Mammalia: Felidae*) of the last two million years». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 214-233.
- Hernández Fernández, M. y Vrba, E. S. (2006): «Plio-Pleistocene climatic change in the Turkana Basin (East Africa): Evidence from large mammal faunas». *Journal of Human Evolution*, 50 (6): 595-626.
- Herrero, N. (2002): *Los productos arqueológicos de La Caleta (Cádiz). Un ejemplo de la tecnología de la formación económico social cazadora-recolectora en la Bahía de Cádiz*. Servicio Publicaciones UCA, Ayuntamiento, Cádiz.
- Hidalgo, P. J. y Heras, M. A. (2003): «The effects of climate fluctuations on tree rings of *Pinus pinaster* Ait. and *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 7-12.
- Hill, A. (1978): «Taphonomical background to fossil man». En: W. W. Bishop (Ed.), *Geological Background to Fossil Man*. Scottish Academic Press, Geological Society of London: 87-101.
- (1988): *Taphonomy*. En: I. Tattersall, E. Delson y J. van Couvering (Eds.), *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory*. Garland. New York: 212-213.
- (2002): «Paleoanthropological research in the Tugen Hills, Kenya». *Journal of Human Evolution*, 42: 1-10.
- Hooghiemstra, H. y Ran, E. T. H. (1992): «Interglacial to glacial climatic change: Observations from selected Colombian pollen records». En: G. J. Kukla y E. Went (Eds.), *Start of a Glacial*. NATO ASI Series. Springer Verlag, Berlin: 71-84.
- Howell, F. C. (1967): «Later Cenozoic studies in Africa and palaeoanthropology». En: Bishop, W. W. y Clark, J. D. (Eds.), *Background to evolution in Africa*, University of Chicago Press, Chicago: 903-922.
- Howell, F. C.; Butzer, K. W.; Freeman, L. G. y Klein, R. G. (1991): «Observations on the Acheulean occupation site of Ambrona (Soria Province, Spain). With particular reference to recent investigations (1980-1983) and the lower occupation». *Jahrbuch des Römisch-germanischen Zentralmuseums Mainz*, 38: 33-82.
- Hoyos, M. y Aguirre, E. (1995): «El registro paleoclimático pleistoceno en la evolución del karst de Atapuerca (Burgos): el corte de Gran Dolina». *Trabajos de Prehistoria*, 52 (2): 31-45.
- Hughen, K. A.; Eglinton, T. L.; Xu. L. y Makou, M. (2004): «Abrupt Tropical Vegetation Response to Rapid Climatic Changes». *Science*, 304: 1959-1962.

- Huguet, R. (2004): «Las primeras ocupaciones humanas de Europa: una aproximación al estado de la cuestión». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 238-251.
- Huguet, R.; Cáceres, I.; Díez, C. y Rosell, J. (1999): «Estudio tafonómico y zooarqueológico de los restos óseos de macromamíferos de la unidad GII de Galería (Sierra de Atapuerca)». En: E. Carbonell, A. Rosas y J. C. Díez (Eds.), *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León. *Arqueología en Castilla y León*, 7: 245-264.
- Iglesias, A.; Ribot, F.; Gibert, J.; Fernández Cañadell, C.; Sánchez López, F.; Gibert, L. y González, F. (2004): «Evolución y dispersión del género *Homo* durante el Plio-Pleistoceno (2,6/0,78 Ma)». *Zona Arqueológica*, 4 (3): 200-210.
- Isaac, G. (1978): «The food-sharing behaviour of protohuman hominid». *Scientific American*, 238: 90-106.
- Iriarte, M. J.; Gómez-Orellana, L.; Muñoz Sobrino, C.; Ramil-Rego, P. y Arrizabalaga, A. (2005): «La dinámica de la vegetación en el NW peninsular durante la transición del Paleolítico Medio al Paleolítico superior». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión*: 231-251. Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santillana del Mar, Monografías, 20.
- Ivanova, I. K., y Tzeitlin, S. M. (Eds.) (1987): *Mnogosloinaya paleoliticheskiy stoyanka Molodova V. Liudi kamennogo veka i okruzhayushaya sreda/The multilayered paleolithic site Molodova V. The Stone age men and environment*. Nauka, Moscú.
- Jacob, T. (1980): «The *Pithecanthropus* of Indonesia: phenotype, genetics and ecology». En: L.-K. Koenigsson (Ed.), *Current Argument of Early Man*. Pergamon Press: 170-179.
- Jans, M. M. E.; Kars, H.; Nielsen-Marsh, C. M.; Smith, C. I.; Nord, A. G.; Arthur, P. y Earl, N. (2002): «*In situ* preservation of archaeological bone: a histological study within a multidisciplinary approach». *Archaeometry*, 44: 343-352.
- Jelinek, J. (2001): «Some Innovations and Continuity in the Behaviour of European Middle and Late Pleistocene Hominids». En: P. V. Tobias *et al.* (Eds.), *Humanity from African Naissance to Coming Millennia*. Firenze University Press, Florencia: 159-166.
- Jiménez Guijarro, J. y Sánchez Marco, A. (2004): «La Cueva de la Ventana: datos arqueológicos y faunísticos para la interpretación paleoecológica del Neolítico Inferior». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 252-263.
- Jordá Pardo, J. F. (Ed.) (1986): *La prehistoria de la Cueva de Nerja* (Málaga). Patronato de la Cueva de Nerja. Málaga.

- (2004): «Análisis geomorfológico y paleogeográfico de la Costa del Sol Oriental en los alrededores de Nerja (Málaga, S. de España)». *Zona Arqueológica*, 4 (1): 52-71.
- Jordá Pardo, J. F.; Aura Tortosa, J. E.; Rodrigo García, M. J.; Pérez Ripoll, M. y Badal García, E. (2003): «El registro paleobiológico cuaternario del yacimiento arqueológico de la Cueva de Nerja (Málaga, España)». *Boletín R. Soc. Española de Historia Natural*, secc. *Geología*, 18 (1-4): 73-89.
- Julien, M.; Averbou, A.; Ramseier, D.; Bellier, C.; Buisson, D.; Cattelain, D.; Patou-Mathis, M. y Provenzano, N. (Eds.) (1999): *Préhistoire d'os. Offert à Henriette Camps-Fabrer*. Université de Provence, Aix-en-Provence.
- Justus, A. y Nioradze, M. (2000): «Neun Jahre Ausgrabungen in Dmanisi (Georgien, Kaukasus). Ein Überblick». *Mitteilungen der Berliner Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte*, 21: 61-92.
- Knudsen, K. L. (1992): «A long marine Eemian-Weichselian shelf record in north Denmark, Scandiavia». En: G. J. Kukla y E. Went (Eds.), *Start of a Glacial*: NATO ASI Series. Springer Verlag, Berlin: 157-172.
- Kos, A. M. (1996): «Limb bone breakage patterns from a pit-fall fossil deposit. In the lower Glenelg Region of Southeastern Australia». En: G. Meléndez, F. Blasco y I. Pérez Urresti (Eds.), *II Reunión de Tafonomía y fosilización*, Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 425-432.
- Laplana, C.; Compte, A. y Cuenca, G. (2004): «Puparios de dípteros del Pleistoceno Medio en la Sierra de Atapuerca (Burgos, España)». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 246-255.
- Laudet, F.; Denys, C. y Fernández-Jalvo, Y. (1997): «Les critères de prédation sur les assemblages fossiles en milieu karstique: Application aux Phosphorites du Quercy (France)». *Proceedings of the 12th International Congress of Speleology*, 3: 165-168.
- (1998): «Taphonomie des vertébrés oligocènes de Pech Crabit (Lot, Phosphorites du Quercy): Implications géodynamiques et paléoécologiques des remaniements postmortem». *Geobios*. Mémoire spécial, n. 20: 307-313.
- Larick, R. y Ciochon, R. L. (1996): «The African Emergence and Early Asian Dispersals of the Genus *Homo*». *American Scientist*, 84: 538-551.
- Laukhin, S. (2004): «New Data About the Northern Asia Settlement by the Paleolithic Man». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 264-279.

- Leakey, M. G.; Feibel, C. S.; McDougall, I. y Walker, A. (1995): «New Four million year old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya». *Nature*, 376: 565-571.
- Leakey, M. G.; Spoor, F.; Brown, F. H.; Gathogo, P. N.; Klarie, C.; Leakey, L. N. y McDougall, I. (2001): «New Hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages». *Nature*, 410: 433-440.
- Lee-Thorp, J. y Clift, H. (Eds.) (1999): *The environmental Background to Hominid Evolution in Africa. INQUA XV International Congress, Book of Abstracts*. University of Cape Town, Cape Town.
- Lee-Thorp, J. y Sillen, A. (2001): «Chemical Signals in Fossil Offer New Opportunities for Assessing and Comparing Dietary Niches of South African Hominids». En: P. V. Tobias *et al.* (Eds.), *Humanity from African Naissance to Coming Millennia*. Firenze University Press, Florencia: 321-326.
- Linares, A. (1997): «Las grandes extinciones en la Historia de la Vida». En: J. A. Gámez Vintaned y E. Liñan (Eds.), *Vida y ambientes del Jurásico. V Jornadas Aragonesas de Paleontología*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 223-236.
- Liu, T. (Ed.) (1982): *Quaternary geology and environment of China*. China Ocean Press, Pekín.
- (1991): *Highlights of Quaternary Geology in China* (19 vols.), INQUA XIII International Congress Beijing 1991. Press University of Science and Technology of China, Pekín.
- López, P. (Ed.) (1997): *El paisaje vegetal de la Comunidad de Madrid durante el Holoceno final. Monográfico de Arqueología, Paleontología y Etnografía*, 5. Consejería de Educación y Cultura, Madrid.
- López Martínez, N. (2004): «Expedición al Chad: el entorno de los homínidos Toumai y Abel». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 264-275.
- López Sáez, J. A. y López García, P. (1999): «Rasgos paleoambientales de la transición Tardiglacial-Holoceno (16-7,5 KaBP) en el Mediterráneo Ibérico de Levante a Andalucía Oriental». En: J. F. Mateu (Ed.), *Geoarqueología i Quaternari Litoral. Memorial Maria Pilar Fumagall*. Universidad de Valencia. Valencia: 139-152.
- López-Vera, F. (Ed.) (1986): *Quaternary Climate in Western Mediterranean*. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Louchart, A.; Mourer-Chauviré, C.; Guleç, E. y Howell, F. C. (1998): «L'avifaune de Dursunlu, Turquie, Pleistocène inférieur: climat, environnement et biogéographie». *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, 327: 341-346.

- Lumley, H. de y Tuffreau (2000): «Différence de modalités de peuplement entre l'Europe du Nord-Ouest et les régions méditerranéennes». En: *Les premiers habitants de l'Europe. Tautavel, avril 2000. Programme. Résumés*: 139, M.N.H.N., Paris.
- Lumley, H. de; Moigne, A. M.; Pois, V.; Barsky, D. y Gregoire, S. (2000): «Les niveaux d'habitats de la Caune de l'Arago à Tautavel: bivouacs, haltes de chasse, campements saisonniers, campements de longue durée». En: *Les premiers habitants de l'Europe, Tautavel, avril 2000. Programme. Résumés*: 145-146. M.N.H.N., Paris.
- Lundelius, E. L., Jr. (1988): «What happened to the mammoth? The climatic model». En: R. C. Carlisle (Ed.), *American before Columbus: Ice-Age Origins. Ethnology Monographs 12*. Department of Anthropology. University of Pittsburg: 75-82.
- Machado, M. C. y Galván, B. (1997): «El impacto humano y cambios en la vegetación en las Cañadas del Teide (Tenerife) antes de la Conquista castellana: El yacimiento de Chafarí». En: J. Rodríguez Vidal (Ed.). *Cuaternario Ibérico*: 346-348.
- Made, J. van der (1997): «Intercontinental dispersal events, eustatic sea level and early and middle Miocene Stratigraphy». En: J. P. Aguilar, S. Legendre y J. Michaux (Eds.), *Actes du Congrès Biochro M'97. Mémoires et Travaux E.P.H.E. Institut, Montpellier*, 21: 75-81.
- (1999): «Intercontinental relationship Europe-Africa and the Indian subcontinent». En: G. Rösser y K. Heissig (Eds.). *The Miocene Land Mammals of Europe*. Friedrich Pfeil, München: 457-472.
- Made, J. van der; Morales, J.; Sen, S. y Aslan, S. (2002): «The first camel from the Upper Miocene of Turkey and the dispersal of the camels into the Old World». *C.R. Palévol.*, 1: 117-122.
- Made, J. van der; Aguirre, E.; Bastir, M.; Fernández-Jalvo, Y.; Huguet, R.; Laplana, C.; Márquez, B.; Martínez, C.; Martínón, M.; Rosas, A.; Rodríguez, J.; Sánchez, A.; Sarmiento, S. y Bermúdez de Castro, J. M. (2003): «El registro paleontológico y arqueológico de los yacimientos de la Trinchera del Ferrocarril en la Sierra de Atapuerca». *Coloquios de Paleontología*, vol. extr. 1: 345-372.
- Mania, D. (2004): «The Neanderthal had pitch. New cultural flash-lights emerging from the darkness of our past». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 292-299.
- Manzano, I.; Baena, J.; Lázaro, A.; Martín, D.; Dapena, L.; Roca, M. y Moreno, E. (2005): «Análisis de los recursos líticos en la Cueva del Esquilleu: gestión y comportamiento durante el Musteriense (comarca de la Liébana, Occidente de Cantabria)». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos*, Museo Nacional y Centro

- de Investigación de Altamira, Santillana del Mar. *Monografías*, 20: 285-300.
- Margalef, R. (1959): «Ecología, biogeografía y evolución». *Revista de la Universidad de Madrid*, 8 (29-31): 221-273.
- Mariezkurrena, K. (Ed.) (2005-2006): *Homenaje a Jesús Altuna*. *Munibe*, 57. Extraordinario (3 vols.).
- Márquez, B. (2004): «Los análisis traceológicos como forma de reconstruir las actividades prehistóricas: el caso de la caza». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 300-311.
- Márquez, B.; Ollé, A.; Sala, R. y Vergés, J. M. (2001): «Perspectives méthodologiques de l'analyse fonctionnelle des ensembles lithiques du Pleistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne)». *L'Anthropologie*, 105 (2): 281-300.
- Martin i Closas, C. (2005): «El paisaje vegetal del Cretácico Inferior de la Cordillera Ibérica». En: G. Meléndez y M. Moreno-Azanza (Eds.), *La vida y los ambientes sedimentarios en el Período Cretácico*, Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ), *Publicaciones*, 7: 49-58.
- Martín-Suárez, E.; Freudenthal, M. y Civis, J. (2001): «Rodent palaeoecology for the continental Upper Miocene of Crevillente (Alicante, SE Spain)». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165: 349-356.
- Martínez, L. M.; Pérez-Pérez, A. y Turbón, D. (2006): «Nutrition in ancient hominids». En: T. G. Bromage *et al.* (Eds.), *Integrative Approaches to Human Health and Evolution*, Elsevier, Amsterdam: 16-22.
- Martínez-Delclós, X. (Ed.) (1991): *Les calcàries litogràfiques del Cretaci inferior del Montsec*. Institut d'Estudis Ilerdencs, Lérida.
- Martínez-Moreno, J. (2005): «Una aproximación zooarqueológica al estudio de los patrones de subsistencia del Paleolítico Medio Cantábrico». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión*. Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira. Santillana del Mar. *Monografías*, 20: 209-230.
- Martínez-Navarro, B.; Toro, J. y Agustí, J. (2004): «Las asociaciones de grandes mamíferos de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5 (Orce, Granada, España): resultados preliminares». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 292-305.
- Martínez-Navarro, B.; Toro, J.; Agustí, J.; Oms, O. y Turf, A. (2005): «Escenario ecológico de la primera dispersión humana hacia Europa: los hallazgos de Orce (Granada)». En: M. Santonja, A. Pérez González y M. J. Machado (Eds.), *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Almazán: 29-36.

- Martínez Solano, I. y Sanchiz, B. (2005): «Anfibios y reptiles del Pleistoceno medio de Ambrona». *Zona Arqueológica*, 5: 232-239.
- Martinsson, A. (1979): «Ecology of animal remains». *Lethaia*, 12: 274.
- Mateu Bellés, J. F. (Ed.) (1999): *Geoarqueología i Quaternari Litoral. Memorial Maria Pilar Fumanal*. Universidad de Valencia, Valencia.
- Matthews, T. (2002): «South African micromammals and predators: some comparative results». *Archaeometry*, 44 (3): 363-370.
- Máya, J. L.; Cuesta, F. y López Cachero, J. (Eds.) (1998): *Genó: Un poblado del Bronce Final en el Bajo Segre (Lleida)*. Publicacions, Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Mayoral, E. (2001): «Evidencias de bioerosión en fósiles marinos del Paleozoico». En: J. A. Gámez Vintaned y E. Liñán (Eds.), *La Era Paleozoica. El desarrollo de la vida marina*. Institución Fernando el Católico, CSIC, Zaragoza: 223-250.
- Mayoral, E. y Muñiz, F. (1996): «Tafonomía de las pistas fósiles y su aplicación en las reconstrucciones paleoambientales del Neógeno marino de Lepe (Huelva)». En: G. Meléndez, M. F. Blasco y I. Pérez Urresti (Eds.), *II Reunión de Tafonomía y fosilización*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 205-210.
- McKerrow, W. S. (Ed.) (1978): *The Ecology of Fossils*. Duckworth, Londres.
- Meco, J. (2003): *Paleoclimatología de Lanzarote y La Graciosa*. Servicio Patrimonio Histórico del Cabildo de Lanzarote.
- Meco, J., Petit-Maire, N. (Eds.) (1997): *Climates of the Past*. UNESCO, IUGS. París.
- Meco, J.; Guillou, H.; Carracedo, J. C.; Lomoschitz, A.; Ramos, A. J. G. y Rodríguez-Yáñez, J. J. (2002): «The maximum warmings of the Pleistocene world climate recorded in the Canary Islands». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 185: 197-210.
- Meco, J.; Guillou, H.; Carracedo, J. C.; Petit-Maire, N.; Lomoschitz, A.; Ramos, A. J. G. y Ballester, J. (2004): «Cambios del clima, durante los últimos cinco millones de años, observados en el África Atlántica (Islas Canarias)». *Zona Arqueológica*, 4 (1): 92-105.
- Meléndez, B. (1959): «La Tafonomía al servicio de la Paleontología». *Cursillos y Conferencias del Instituto Lucas Mallada*, 6: 63-73.
- (1967. 1986⁴): «Evolución y Paleontología». En: M. Crusafont, B. Meléndez y E. Aguirre (Eds.), *La evolución*. BAC, Madrid: 227-276.
- (1997): «Efecto de la selección hidrodinámica y eólica en la formación de tafocenosis». En: J. A. Gámez Vintaned y E. Liñán (Eds.),

- Vida y ambientes del Jurásico. V Jornadas Aragonesas de Paleontología*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 133-136.
- Meléndez, G. (1997): «Ambientes sedimentarios y ecosistemas del Jurásico de la Cordillera Ibérica». En: J. A. Gámez Vintaned y E. Liñán (Eds.), *Vida y ambientes del Jurásico. V Jornadas Aragonesas de Paleontología*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 57-90.
- (2004): «La tafonomía evolutiva como un programa de investigación: aspectos epistemológicos». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 306-319.
- Meléndez, N. (Ed.) (1995): *Las Hoyas. A Lacustrine Konservat-Lagerstätte, Cuenca, Spain*. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Mihraje, A.; El Hajjaji, K. y Ben Moussa, A. (1996): «Taphofaciès à bivalves et paléoenvironnements du Pliocène Inférieur d'Oulad Messaoud (Asilah, NW Maróc)». En: G. Meléndez, M. F. Blasco y J. Pérez Urresti (Eds.), *II Reunión de Tafonomía y fosilización*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 233-240.
- Misra, V. N. (2001): «Archaeological Evidence of Early Modern Human Occupation in South Asia». En: P. V. Tobias *et al.* (Eds.), *Humanity from African Naissance to Coming Millenia*. Firenze University Press, Florencia: 223-230.
- Moigne, A.-M. (2000): «Exploitation des territoires, sites spécialisés». En: Moigne, A.-M. (Ed.), *Les premiers habitants de l'Europe, Tautavel, avril 2000. Programme. Résumés*, Muséum National d'Histoire Naturelle, París: 150-151.
- Molina, E. (2004): «El papel de las alteraciones en Geomorfología: el caso de los piedemontes de relieves residuales en el zócalo Hercínico Ibérico». *Zona Arqueológica*, 4 (1): 106-115.
- Montes Barquin, R.; Lasheras, J. A.; Heras, C. de las; Rasines, P. y Fatás, P. (2004): «Los "aerógrafos" de la Cueva de Altamira». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 320-327.
- Montoya, P.; Peñalver, E.; Ruiz-Sánchez, F. J.; Santisteban, C. de; Alcalá, L.; Belinchón, M. y Lacomba, J. I. (1996): «Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón)», *Revista Española de Paleontología*, número extraordinario: 215-224.
- Morales, J.; Soria, D., y Aguirre, E. (1980): «Camélido finimioceno en Venta del Moro. Primera cita para Europa occidental». *Estudios Geológicos*, 36: 139-142.
- Moratalla, J.; Sanz, J. L. y Jiménez, S. (1999): *Dinosaurios en La Rioja*. Gobierno de La Rioja, Iberdrola, Logroño.
- Mörner, N.-A. (1993): «Global change: the high-amplitude changes 13-10Ka ago novel aspects». *Global and Planetary Change*, 7: 243-250.

- Mussi, M. (2005): «Hombres y elefantes en las latitudes medias: una larga convivencia». *Zona Arqueológica*, 5: 396-417.
- Mussi, M.; Palombo, M. R. y Melis, R. T. (2005): «Il più antico popolamento della penisola italiana, della Sardegna e de la Sicilia». En: M. Santonja, A. Pérez González y M. J. Machado (Eds.), *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Almazán: 17-28.
- Nakaya, H.; Suwa, A. y Asfaw, B. (1999): «Early Pleistocene Mammalian Fauna and Paleoenvironments from Konso, Southern Ethiopia». *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19 (3): 66A.
- Navazo, M.; Jordá, J. F. y Díez, J. C. (2005): «Geoarqueología y registro arqueológico del Paleolítico Medio en el entorno de la Sierra de Atapuerca (Burgos)». En: M. Santonja, A. Pérez González y M. J. Machado (Eds.), *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Almazán: 235-250.
- Neto de Carvalho, C. y Rodrigues, N. P. C. (2003): «Los *Zoophycos* del Bajociense-Bathonense de la Praia de Mareta (Algarbe, Portugal): Arquitectura y finalidades en régimen de dominancia ecológica». *Revista Española de Paleontología*, 18 (2): 229-241.
- Olaria, C. y Gusi, F. (1999): «Aproximació al paleoambient d'un habitat magdalenian superior final a través de les anàlisis sedimentològiques i arqueològiques: Cova Matutano, Vilafamés, Castelló». En: J. F. Mateu (Ed.), *Geoarqueologia i Quaternari Litoral. Memorial Pilar Fumanal*. Universidad de Valencia: 193-204.
- Olóriz, F. (2001): «Interpretaciones ecoestratigráficas. Aplicaciones a los materiales del Jurásico Superior». En: J. A. Gámez-Viintaned y E. Liñán (Eds.), *Vida y ambientes del Jurásico*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 33-56.
- Olson, T. R. y Seidel, M. R. (1983): «The Evolutionary Basis of Some Clinical Disorders of the Human Foot: A comparative survey of the living primates». *Foot & Ankle*, 3 (6): 322-341.
- Ortega, F.; Sanz, J. L.; Barbadillo, L.; Buscalioni, A. C.; Diéguez, C.; Evans, S. E.; Fregenal-Martínez, M. A.; Fuente, M. de la; Madero, J.; Martín-Closas, C.; Martínez-Delclós, X.; Meléndez, M.; Moratalla, J. J.; Pérez-Moreno, B. P.; Pinardo-Moya, E.; Poyato Ariza, F. J.; Rodríguez Lázaro, J.; Sanchiz, B. y Wenz, S. (1999): «El yacimiento de Las Hoyas (La Cierva, Cuenca): Un *Konservat-Lagerstätte* del Cretácico Inferior». En: E. Aguirre y I. Rábano (Eds.), *La huella del pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha*. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Toledo: 195-216.
- Otte, M. (2004): «Influences africaines sur la préhistoire espagnole». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 328-335.

- Palombo, M. R. (2004a): «Dwarfing in insular mammals: the endemic elephants of Mediterranean islands». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 354-371.
- (2004b): «Guilds of large Mammals from the Pliocene to the Late Pleistocene in the Italian Peninsula». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 372-391.
- Panera, J.; Pérez-González, A.; Rubio Jara, S. y Sesé, C. (2005): «El yacimiento paleolítico de HAT en el valle del Jarama: una aportación del Cuaternario de la Cuenca de Madrid al debate sobre el inicio del Paleolítico Medio». En: M. Santonja, A. Pérez González y M. J. Machado (Eds.), *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Almazán: 251-260.
- Parkington, J. (2001): «Milestones: the Impact of the Systematic Exploitation of Marine Foods on Human Evolution». En: P. V. Tobias *et al.* (Eds.), *Humanity from African Naissance to Coming Millennia*: Firenze University Press, Florencia: 327-336.
- Parra, M. y Walker, M. J. (Eds.) (2003): *Europeos arcaicos y neanderthales*. Museo de la Ciencia y el Agua, Ayuntamiento de Murcia.
- Pascual, R. (1984): «La sucesión de las edades-mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericano durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes». *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Buenos Aires), 36: 15-37.
- Patou-Mathis, M. (2004): «Origine des bois de chute de renne dans un site du Paléolithique moyen: la grotte Raj, Pologne». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 336-351.
- (2006): «Comportement de subsistence des Néandertaliens du niveau châtelperronien de Saint-Césaire (Charente-Maritime)», *Munibe*, 57. *Homenaje a Jesús Altuna* (v. 1): 197-204.
- Pearson, R. (1978): *Climate and Evolution*. Academic Press, Londres.
- Peñalver Mollá, E. (1998): *Estudio tafonómico y paleoecológico de los insectos del Mioceno de Rubielos de Mora (Teruel)*. Instituto de Estudios Turolenses, Teruel.
- Peñalver Mollá, E.; Martínez-Delclós, X. y Arillo, A. (1999): «Yacimientos con insectos fósiles en España». *Revista Española de Paleontología*, 14 (2): 231-245.
- Perea, S., y Doadrio, I. (2005): «Estudio paleosistemático de la ictiofauna pleistocénica del yacimiento de Ambrona». *Zona Arqueológica*, 5: 240-247.
- Peretto, C.; Arzarello, M.; Gallotti, R.; Lembo, G.; Minelli, A. y Thun-Hohenstein, U. (2004): «Middle Pleistocene behavioural strategies: the contribution of Isernia La Pineta site (Molise, Italy)». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 368-381.

- Pérez, P. J. (2004): «Resultados de la investigación paleopatológica en fósiles no humanos y restos arqueozoológicos del Holoceno». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 406-427.
- (2006): «The paleopathological and taphonomical context in human evolution and its records». En: T. G. Bromage *et al.* (Eds.), *Integrative Approaches to Human Health and Evolution*. Elsevier, Amsterdam: 23-40.
- Pérez, P. J. y Gracia, A. (1998): «Los homínidos de Atapuerca: información sobre modos de vida a partir de datos paleoepidemiológicos». En: E. Aguirre (Ed.). *Atapuerca y la evolución humana*. Fundación Ramón Areces, Madrid: 333-360.
- Pérez Pérez, A. (2004): «Dieta y adaptación en los homínidos: ¿una cuestión de supervivencia?» *Zona Arqueológica*, 4 (3): 278-291.
- Petit-Maire, N. (1986): «Paleoclimates in the Sahara of Mali. A Multidisciplinary Study». *Episodes*, 9 (1): 7-16.
- Pickford, M. (2002): «Paleoenvironments and hominoid evolution». *Zeitschrift Morphol. Anthropologie*, 83 (2/3): 337-348.
- Pinilla, A.; López-García, M. J.; Pérez-González, A. y Santonja, M. (2005): «Contribución de las biomineralizaciones silíceas a la investigación paleoecológica de yacimientos arqueológicos. El caso de Ambrona». *Zona Arqueológica*, 5: 200-213.
- Pinto, A. C. y Andrews, P. J. (1999): «Amphibian taphonomy and its application to the fossil record of Dolina (middle Pleistocene, Atapuerca, Spain)». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 411-429.
- Pinto, A. C.; Andrews, P. J. y Etxebarria, F. (2005): *Tafonomía y paleoecología de úrsidos cuaternarios cantábricos*. Fundación Oso de Asturias, Oviedo.
- Piontek, J. (2001): «Culture as a Human Adaptive System: Human Ecology and Culture». En: P. V. Tobías *et al.* (Eds.), *Humanity from African Naissance to Coming Millennia*: Firenze University Press, Florencia: 43-50.
- Prado, J. L.; Alberdi, M. T.; Azanza, B. y Rodríguez, J. (2004): «Patterns of body-size change in large mammals during the Late Cenozoic in the Northwestern Mediterranean». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 464-479.
- Puche, O. y Ayarzagüena, M. (Eds.) (2005): *Minería y metalurgia históricas en el sudoeste europeo*. Sociedad Española para la Defensa del Patrimonio Geológico y Minero (SEDPGYM) y Sociedad Española de Historia de la Arqueología (SEHA), Madrid.
- Qi, G. (1989): «Pleistocene Human Environment in North China». *The Quaternary Research*, 28 (4): 327-336.

- Ramis, D. y Alcover, J. A. (2004): «Irrupción humana y extinción faunística en las grandes islas del Mediterráneo durante el Holoceno». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 390-401.
- Ramos, J. (Ed.) (1995): *El Paleolítico Superior final del río Palmones (Algeciras, Cádiz)*. Instituto de Estudios Campogibraltareños, Algeciras.
- (2003): «Metodología para el estudio de las comunidades cazadoras-recolectoras. Reflexiones en el ámbito del Estrecho de Gibraltar». En: J. Ramos, D. Bernal y V. Castañeda (Eds.), *El abrigo y cueva de Benzú en la prehistoria de Ceuta*. Universidad de Cádiz, Servicio de Publicaciones, Cádiz: 27-54.
- Ramos, J.; Sáez, A.; Castañeda, V.; Pérez, M. y Cepillo, J. (1994a): «La ocupación neolítica». En: J. Ramos *et al.* (Eds.), *Aproximación a la prehistoria de San Fernando. Un modelo de poblamiento periférico en la Banda Atlántica de Cádiz*. Ayuntamiento de San Fernando: 255-309.
- Ramos, J.; Sáez, A. y Castañeda, V. (1994b): «La ocupación de la Edad del Bronce». En: J. Ramos *et al.* (Eds.), *Aproximación a la prehistoria de San Fernando. Un modelo de poblamiento periférico en la Banda Atlántica de Cádiz*. Ayuntamiento de San Fernando: 357-392.
- Ramos, J.; Bernal, D. y Castañeda, V. (Eds.) (2003): *El abrigo y cueva de Benzú en la Prehistoria de Ceuta*. Servicio de Publicaciones. Universidad de Cádiz, Cádiz.
- Ranov, V. A. (1991): «Les sites très anciens de l'âge de la pierre en U.R.S.S.». En: E. Bonifay y B. van der Meersch (Eds.), *Les premiers européens*. Editions du C.T.H.S., París: 209-216.
- Ranov, V. A.; Carbonell, E. y Rodríguez, X. P. (1995): «Kuldara: earliest human occupation in Central Asia in its Afro-Asian context». *Current Anthropology*, 36: 37-346.
- Renzi, M. de (2001): «Has Palaeontology answers for some current environmental problems?», *Revista Española de Paleontología*, número extraordinario: 5-14.
- Rightmire, G. P. (1993): «Did Climatic Change Influence Human Evolution?». *Evolutionary Anthropology*: 43-45.
- Rodríguez, J. (2001): «Structure de la communauté de mammifères pléistocènes de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Espagne)». *L'Anthropologie*, 105 (1), *Atapuerca, 1^{re} partie*: 131-157.
- Rodríguez Asensio, J. A. (2001): *Yacimiento de Cabo Busto*. G.E.A., Luarca.
- (2004): «¿Territorios en el Paleolítico antiguo? El caso de Asturias (Norte de la Península Ibérica)». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 432-439.

- Rodríguez de Tembleque, J. M. (2004): «Yacimiento de Puente Pino: nuevas perspectivas en el estudio del Paleolítico inferior de la Península Ibérica». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 440-451.
- Rodríguez Vidal, J. y Gracia Prieto, F. J. (2004): «Evolución geomorfológica del Sur de Iberia durante el Neógeno y el Cuaternario». *Zona Arqueológica*, 4 (1): 124-133.
- Roebroeks, W.; Conard, N. J. y van Kolfschoten, T. (1992): «Dense Forests, Cold Steppes, and the Palaeolithic Settlement of Northern Europe». *Current Anthropology*, 33 (5): 551-585.
- Rosas, A.; Carbonell, E.; Ollé, A.; Pérez-González, A.; Vallverdú, J.; Huguet, R.; Cáceres, I.; Rosell, J.; Sala, R.; Mosquera, M.; Made, J. van der; Sánchez Marco, A.; Cuenca, G.; Rodríguez, X. P. y Rodríguez, J. (1999): «Contribución del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca) al Cuaternario Ibérico». En: Carbonell, E.; Rosas, A. y Díez, J. C. (Eds.), *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León, *Arqueología en Castilla y León*, 7: 377-390.
- Rosas, A.; Huguet, R.; Pérez-González, A.; Carbonell, E.; Vallverdú, J.; van der Made, J.; Allué, E.; García, N.; Martínez-Pérez, R.; Rodríguez, J.; Sala, R.; Saladié, P.; Simón, G.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; Sánchez, A. y Parés, J. M. (2004): «Initial approach to the site formation and Paleocology of the “Sima del Elefante”: a Pleistocene karst locality at Atapuerca Hill». *Zona Arqueológica*, 4 (1): 134-155.
- Roselló, V. (2004): «Menorca y la antropización. Indicios de un poblamiento tardío». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 462-471.
- Ruiz Bremon, M. y San Nicolás, M. P. (1998): *Los Íberos: aspectos arqueológicos, antropológicos y médicos*. UNED, Madrid.
- Ruiz Bustos, A. (2000): *Estudio paleoecológico de los sedimentos con presencia del hombre de neandertal en la Cueva de la Carihuela* (Piñar, Granada). Ayuntamiento de Piñar.
- (2004): «Características paleoecológicas y bioestratigráficas del Cuaternario aportadas por el estudio de los mamíferos fósiles en la Cordillera Bética. El Valle del Guadalquivir como ámbito de las primitivas poblaciones humanas». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 488-505.
- Ruiz Zapata, M. B. y Gil García, M. J. (2005): «Los neandertales cantábricos: su paisaje vegetal». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión*: Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santillana del Mar. *Monografías*, 20: 275-284.

- Ruiz Zapata, M. B.; Ortega, A. I.; Dorado, M.; Valdeolmillos, A.; Gil García, M. J.; Arsuaga, J. L.; Carretero, J. M.; Martínez, I. y Pérez-González, A. (2003): «Vegetational history during Bronze and Iron Ages in Portalón Cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain)». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.). *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. INQUA y Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 99-106.
- Ruiz Zapata, M. B.; Dorado, M.; Valdeolmillos, A.; Gil, M. J.; Martín, T. y Pérez-González, A. (2004): «Registro paleoambiental del Pleistoceno Medio y Superior en depósitos fluviales del valle del río Tajo (Toledo)». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 506-517.
- Ruiz Zapata, M. B.; Gil García, M. J.; Dorado, M. y Valdeolmillos, A. (2005a): «El paisaje vegetal durante el Pleistoceno medio en el interior peninsular». *Zona Arqueológica*, 5: 214-221.
- Ruiz Zapata, M. B.; Gil, M. J.; Valdeolmillos, A.; Pérez-González, A. y Santonja, M. (2005b): «El paisaje vegetal durante el Pleistoceno Medio en los yacimientos arqueo-paleontológicos de Torralba-Ambroña (Soria, España)». En: M. Santonja, A. Pérez-González y J. Machado (Eds.), *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*, ADEMA, Almazán: 579-586.
- Ruiz Zapata, M. B.; López Sáez, J. A.; Vegas, H. J.; López García, M. J.; Pérez-González, A.; Gil García, M. D.; Dorado Valiño, M. y Valdeolmillos, A. (2003): «Environmental changes during the late Glacial-Holocene transition in Sierra de Neila (Laguna Grande lacustrine band, Spain)». En: Ruiz Zapata *et al.* (Eds.). *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. INQUA y Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 139-148.
- Sahnouni, M. (1998): *The Lower Palaeolithic of the Maghreb. Excavations and Analyses at Ain Hanech, Algeria*. British Archaeological Reports. International Series, 689. Oxford.
- Salgado-Labouriau, M. L. (2001): «Late Quaternary climatic changes in the cerrados of Central Brazil». En: R. Taborda, J. Cascalho y L. Ortlieb (Eds.), *V. Reunião do Quaternário Ibérico. I Congresso do Quaternário de Países de Línguas Ibéricas. Lisboa, 2001. Actas*. Sociedad Geológica de Portugal, Lisboa: 360-363.
- San Juan-Foucher, C. (2004): «La parure en coquillage». En: C. San Juan-Foucher (Ed.), *La grotte de Gargas (Aventignan, Hautes Pyrénées)*. Service reg. de l'Archéologie de Midi-Pyrénées, Toulouse: 36-38.
- San Juan-Foucher, C. y Vercoutère, C. (2005): «Les "sagaies d'Isturitz" des niveaux gravettiens de Gargas (Hautes-Pyrénées) et de Pataud (Dordogne). Un exemple d'approche pluridisciplinaire et complémen-

- taire de l'industrie osseuse». *Préhistoire Anthropologie Méditerranéennes*, 12: 75-94.
- Sánchez, V.; Denys, C. y Fernández-Jalvo, Y. (1997): «Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monte di Tuda (Corse, Holocène). Contribution de l'étude taphonomique des micromammifères». *Geodiversitas*, 19 (1): 129-157.
- Sánchez Chillón, B. y Alberdi, M. T. (1996): «Taphonomic modification of oxygen isotopic composition in some south-american quaternary mammal remains». En: G. Meléndez, M. F. Blasco y I. Pérez Urresti (Eds.), *II Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 353-356.
- Sánchez Goñi, M. F. y D'Errico, F. (2005): «La historia de la vegetación y el clima del último ciclo climático (OIS 5-OIS 1, 140.000-10.000 aBP) en la Península Ibérica y su posible impacto sobre los grupos paleolíticos». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión*: Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santillana del Mar. *Monografías*. 20: 115-129.
- Sánchez Marco, A. (2002): «Aves fósiles de la Península Ibérica». *Quercus*, 191: 29-41.
- (2005): «Pocos huesos para tanta historia: las aves fósiles de Ambroña y Torralba». *Zona Arqueológica*, 5: 248-257.
- Sanchiz, B. (1991): «Algunas herpetofaunas de yacimientos del Pleistoceno medio ibérico». *Revista Española Herpetología*, 5: 9-13.
- Sanges, M. (Ed.) (1988): *I primi uomini in ambiente insulare (Congresso Internazionale)/Early Man in island Environments*. Ilisso Ediz. Nuoro, 3 vols.
- Sanguino, J.; Montes, R. y Martín, P. (2005): «El marco cronoestratigráfico y paleoclimático del Pleistoceno Superior de la región cantábrica. ¿Un gigante con pies de barro?» En: M. Santonja, A. Pérez González y M. J. Machado (Eds.). *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA. Almazán: 127-138.
- Santonja, M. (1992): «La adaptación al medio en el Paleolítico inferior de la Península Ibérica. Elementos para una reflexión». En: A. Moure Romanillo (Ed.), *Elefantes, Ciervos y Ovicaprinos. Economía y aprovechamiento del medio en la Prehistoria de España y Portugal*: Universidad de Cantabria, Santander: 37-76.
- Santonja, M., y Pérez González, A. (2005): «Arqueología y elefantes en el Pleistoceno medio de la Península Ibérica». *Zona Arqueológica*, 5: 382-395.
- Santonja, M.; Pérez González, A.; Villa, P.; Sesé, C.; Soto, E.; Mora, R.; Eisenmann, V. y Dupré, M. (2000): «El yacimiento paleolítico de Cues-

- ta de la Bajada (Teruel) y la ocupación humana de la zona oriental de la Península Ibérica en el Pleistoceno Medio». En: M. Santonja y A. Pérez González (Eds.), *Scripta in honorem Enrique A. Llobregat Conesa*, Instituto Alicantino de Cultura Juan Gil-Albert, Alicante: 79-101.
- Santos, L.; Sánchez-Goñi, M. F.; Freitas, M. C. y Andrade, C. (2003): «Climatic and environmental changes in the Santo André coastal area (SW Portugal) during the last 15.000 years». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 175-180.
- Sanz, J. L.; Buscalioni, A. D.; Casanovas-Cladellas, M. L. y Santafé, J. V. (1987): «Dinosaurios del Cretácico inferior de Galve (Teruel, España)». *Estudios Geológicos*, vol. extraordinario *Galve-Tremp*: 45-64.
- Sanz, J. L.; Wenz, S.; Yébenes, A.; Estes, R.; Martínez-Delclós, X.; Jiménez-Fuentes, E.; Diéguez, C.; Buscalioni, A. D.; Barbadillo, L. J. y Via, L. (1988): «An Early Cretaceous faunal and floral continental assemblage: Las Hoyas fossil site (Cuenca, Spain)», *Geobios*, 21 (5): 611-635.
- Sanz, J. L.; Chiappe, L. M.; Fernández-Jalvo, Y.; Ortega, F.; Sánchez-Chillón, B.; Poyato-Ariza, F. J. y Pérez-Moreno, B. P. (2001): «An early Cretaceous pellet». *Nature*, 409: 998-1000.
- Sayago, J. M.; Sampietro, M. M.; Caria, M. y Collantes, M. (2003): «Paleoclimatic changes and human crisis in north west Argentina during the European medieval warm period». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares: 81-88.
- Schick, K.; Toth, N.; Qi, W.; Clark, J. D. y Etler, D. (1991): «Archaeological perspectives in the Nihewan Basin, China». *Journal of Human Evolution*, 21: 13-26.
- Schrenk, F. y Bromage, T. G. (2006): «Corredor de Homínidos en África sudoriental». *Investigación y Ciencia. Temas*, 44: 56-63.
- Schüle, W. (1991): «Human evolution, animal behaviour, and quaternary extinctions: A paleo-ecology of hunting». *Homo*, 41 (3): 228-250.
- (1992a): «Vegetation, Megaherbivores, Man and Climate in the Quaternary and the Genesis of Closed Forests». En: J. G. Goldammer (Ed.), *Tropical Forests in Transition*: Birkhäuser Verlag, Basilea: 45-76.
- (1992b): «Anthropogenic trigger effects on Pleistocene climate?» *Global Ecology and Biogeography Letters*, 2: 33-36.
- Schuster, S. y Schüle, W. (2004): «La extinción antropogénica de los grandes herbívoros y su influencia en los ecosistemas». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 542-557.

- Scott, L. (1984): «Palynological evidence for Quaternary paleoenvironments in Southern Africa». En: R. G. Klein (Ed.), *Southern African Prehistory and paleoenvironments*. A. A. Balkema. Rotterdam: 65-80.
- Scott, L.; Fernández-Jalvo, Y. y Denys, C. (1996): «Owl pellets, pollen and the palaeoenvironment». *South African Journal of Science*, 92: 223-224.
- Scott, L.; Fernández-Jalvo, Y.; Carrión, J. S., Brink, J. S. (2004): «Preservation and interpretation of pollen in hyena coprolites: taphonomical observations from Spain and Southern Africa». *Palaeontologia Africana*, 39: 83-91.
- Seilacher, A.; Reif, W. E. y Westphal, F. (1985): «Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten». *Phil. Transactions Royal Society London*, B311: 5-23.
- Sémah, F. (1997): «Plio-Pleistocene reference sections in Indonesia». En: J. A. van Couvering (Ed.), *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*. Cambridge University Press, Cambridge: 264-272.
- Sémah, A.-M. (1984): «Palynology and Javanese Pithecanthropus paleoenvironment». En: J. L. Franzen y P. J. Andrews (Eds.), *G.H.R. von Koenigswald Memorial Symposium*. Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt. *Courier*, 69: 245-252.
- Sendra, J.; Stokes, M. y de Renzi, M. (1996): «Consecuencias tafonómicas de la evolución de un fan-delta: el *Konservat Fossil-Lagerstätte* de Cuevas del Almanzora (Plioceno, Almería, España)». En: G. Meléndez, M. F. Blasco y I. Pérez Urresti (Eds.), *II Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 357-362.
- Sénut, B.; Pickford, M.; Gommery, D.; Mein, P.; Cheboi, K. y Coppens, Y. (2001): «First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)». *C. R. Académie Sciences Paris, Paléontologie. Earth and Planetary Sciences*, 332: 137-144.
- Sesé, C. (2005): «Aportación de los micromamíferos al conocimiento paleoambiental del Pleistoceno Superior en la Región Cantábrica: nuevos datos y síntesis». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neanderthales cantábricos, estado de la cuestión: Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santillana del Mar. Monografías*, 20: 167-200.
- Sesé, C., y Soto, E. (2005): «Mamíferos del yacimiento del Pleistoceno medio de Ambrona: análisis faunístico e interpretación paleoambiental», *Zona Arqueológica*, 5: 258-281.
- Sevilla, P., y Chaline, J. (2004): «The fossil Middle Pleistocene bats from the Cave of Aldène (Hérault, France)». *Zona Arqueológica*, 4 (2): 592-603.

- Shackleton, N. J. (1967): «Oxygen isotope analyses and Pleistocene temperatures reassessed». *Nature*, 216: 1079-1082.
- (1987): «Oxygen isotopes, ice volume and sea level». *Quaternary Science Review*, 6: 183-190.
- Simone, S. (2002): «Assessment of the Researches about the Middle Pleistocene of the Aldène Cave». *Bulletin Musée Anthropologie préhistorique de Monaco*, 42: 15-21.
- Sondaar, P. Y. (1987): «L'impacte dels homes primerencs sobre els ambients insulars». *Revista de Ciència*, 18: 45-56.
- Stanley, S. M. (1992): «An ecological theory for the origin of *Homo*». *Paleobiology*, 18 (3): 237-257.
- Straus, L. G. (1995): «A través de la frontera Pleistoceno-Holoceno en Aquitania y en la Península Ibérica: cambios ambientales y respuestas humanas». En: A. Moure y C. González Sainz (Eds.), *El final del Paleolítico cantábrico*. Universidad de Cantabria, Santander: 341-363.
- Straus, L. G.; González Morales, M.; Farrand, W. R. y Hubbard, W. J. (2001): «Sedimentological and Stratigraphic Observations in El Mirón, a Late Quaternary Cave site in the Cantabrian Cordillera, Northern Spain». *Geoarchaeology: An International Journal*, 16: 603-630.
- Taborda, R.; Cascalho, J. y Ortlieb, L. (Eds.) (2001): *V Reunião do Quaternario Ibérico. I Congresso do Quaternario de Países de Línguas Ibéricas. Ambientes quaternários: interacção entre geodinâmica, clima, biodiversidade e Homem. Actas*. Sociedad Geológica de Portugal, Lisboa.
- Tchernov, E. (1992): «Eurasian-African biotic exchanges through the levantine corridor during the Neogene and Quaternary». *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 153: 103-123.
- Thieme, H. (1997): «Lower Palaeolithic hunting spears from Germany». *Nature*, 385: 807-810.
- Tobias, P. V. (2003): «Encore Olduvai». *Science*, 299: 1193-1194.
- Torre, I. de la; Luque, L. y Elez, J. (2004): «Medios sedimentarios y distribución de los yacimientos arqueológicos del Plio-Pleistoceno en África». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 484-499.
- Tournepiche, J. F. y Couture, C. (1999): «The hyaena den of Rochelot cave (Charente, France)». En: Tournepiche, J. F. y Couture, C. (Eds.), *The role of early humans in the accumulation of European lower and middle Paleolithic bone assemblages*. Monographien des Römisch-germanischen Zentralmuseums, Mainz, 42: 89-101.
- Trancho, G. J. y Robledo, B. (2004): «Paleodieta en el reino de León. Análisis de oligoelementos en el Panteón de Reyes de San Isidoro». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 500-515.

- Trauth, M. H.; Maslin, M. A.; Deino, A. y Strecker, M. R. (2005): «Late Cenozoic Moisture History of East Africa». *Science*, 309: 2051-2053.
- Turner, A. (1984): «Hominids and Fellow Travellers: Human Migration into High Latitudes as Part of Large Mammal Community». En: *Hominid Evolution*. Academic Press, Londres: 193-217.
- (1994): «Evolution and dispersal of larger mammals in Europe during the time-span of *Homo erectus*». En: J. L. Frenzen (Ed.), *100 Years of Pithecanthropus*: Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt-an-Main: 241-247.
- Turner, A., y Wood, B. (1993): «Taxonomic and geographic diversity in robust australopithecines and other African Plio-Pleistocene larger mammals». *Journal of Human Evolution*, 24: 147-168.
- Turner, E. (1991): «Pleistocene Stratigraphy and Vertebrate Faunas from the Neuwied Basin region of Western Germany». *Cranium*, 8 (1): 21-34.
- Tuttle, R. H. (Ed.) (1975): *Paleoanthropology. Morphology and Paleoecology*. Mouton Publishers, La Haya.
- Uchman, A. y Álvaro, J. J. (2000): «Non-marine invertebrate trace fossils from the Tertiary Calatayud-Teruel basin, NE Spain». *Revista Española de Paleontología*, 15 (2): 203-218.
- Ungar, P. S. y Teaford, M. (2001): «The Dietary Split Between Apes and the Earliest Human Ancestors». En: P. V. Tobias *et al.* (Eds.), *Humanity from African Naissance to Coming Millennia*. Firenze University Press, Florencia: 337-352.
- Utrilla, P. (1992): «Aragón/Litoral Mediterráneo. Relaciones durante el Paleolítico». En: P. Utrilla (Ed.), *Actas del Congreso Aragón/Litoral Mediterráneo. Intercambios culturales durante la Prehistoria*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza: 9-35.
- (1995): «El valle del Ebro durante el Tardiglacial y comienzos del Holoceno. Las relaciones con el Magdaleniense cantábrico». En: A. Moure y C. González (Eds.), *El final del Paleolítico cantábrico*. Universidad de Cantabria, Santander: 281-312.
- Utrilla, P.; González-Sampériz, P.; Ferrer, C., y Blasco, F. (1999): «La ocupación magdaleniense del valle del río Henar: los asentamientos de Cetina (Zaragoza) y Deza (Soria)». En: J. F. Mateu (Ed.), *Geoarqueología i Quaternari Litoral. Memorial Maria Pilar Fumanal*. Universidad de Valencia: 283-296.
- Uzquiano, P. (2005): «El registro antracológico durante la transición Musteriense-Paleolítico Superior Inicial en la Región Cantábrica: vegetación, paleoambiente y modos de vida alrededor del fuego». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado de*

- la cuestión*. Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santillana del Mar, *Monografías*, 20: 255-274.
- Valdeolmillos, A.; Dorado, M.; Ruiz Zapata, M. B.; Bardají, T. y Bustamante, I. de (2003): «Palaeoclimatic record of the last glacial cycle at Las Tablas de Daimiel National Park (southern Iberian Meseta, Spain)». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 221-228.
- Valero-Garcés, B. L.; González-Sampériz, P.; Navas, A.; Machín, A., Delgado-Huertas, A.; Mata, P. y González-Barrios, A. (2003): «Late glacial and Holocene effective moisture reconstructions from saline lakes in the central Ebro valley (NE Spain)». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 265-270.
- Vallverdú, J.; Courty, M. A.; Carbonell, E.; Canals, A., y Burjachs, F. (2001): «Les sédiments d'*Homo antecessor* de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Espagne). Interprétation micromorphologique des processus de formation et enregistrement paléoenvironmental des sédiments». *L'Anthropologie*, 105 (1): 45-70.
- Valoch, K. (2004): «Le Magdalénien morave dans le contexte européen». *Zona Arqueológica*, 4 (4): 540-553.
- Valverde, J. A. (1967/1986⁴): «Aspectos ecológicos de la antropogénesis». En: M. Crusafont, B. Meléndez y E. Aguirre (Eds.), *La Evolución*: B.A.C., Madrid: 734-751.
- Van den Bergh, G. D.; De Vos, J.; Aziz, F. y Sondaar, P. Y. (1999): «*Homo erectus* in SE Asia: Time, space and migration routes. The Flores case». En: J. Gibert *et al.* (Eds.), *The hominids and their environment during the lower and middle Pleistocene of Eurasia: International Conference, Orce (Granada)*: 353-362.
- Van Couvering, J. A.; Berggren, V. A.; Drake, R. E.; Aguirre, E. y Curtis, G. H. (1976): «The terminal Miocene event». *Marine Micropaleontology*, 1: 263-286.
- Vargas, G.; Rutlant, J. y Ortlieb, L. (2001): «ENSO impacts on the occurrence of heavy rainfalls, and palaeoclimatic implications of debris-flow deposits in the coastal area of the Atacama desert». En: R. Tabor da, J. Cascalho y L. Ortlieb (Eds.). *V Reunião do Quaternario Ibérico. I Congresso do Quaternário de Países de Línguas Ibéricas. Lisboa, 2001. Actas*: Sociedade Geológica de Portugal, Lisboa: 360-363.
- Vega Toscano, L. G. (2005): «El final del Paleolítico Medio y el inicio del Paleolítico Superior: más allá de los datos cantábricos». En: R.

- Montes y J. A. Lasheras (Eds.). *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión*. Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, *Monografías*, 20: 541-556.
- Vekua, A. y Lordkipanidze, D. (1998): «The Pleistocene paleoenvironment of the Transcaucasus». *Quaternaire*, 9 (4): 261-266.
- Vera, J. A. (1994): *Estratigrafía. Principios y Métodos*. Editorial Rueda. Alcorcón.
- Vignaud, P.; Düringer, P.; Mackaye, H. T.; Likies, A.; Blondel, C.; Boissérie, J.-R.; Bonis, L. de; Eissenmann, V.; Etienne, M.-E.; Geraads, D.; Guy, F.; Lehmann, T.; Lihoreau, F.; López-Martínez, N.; Mourer-Chauviré, C.; Otero, O.; Rage, J.-C.; Schustern, M.; Viriot, L.; Zazzo, A. y Brunet, M. (2002): «Geology and paleontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad». *Nature*, 418: 152-155.
- Villa, P.; Soto, E.; Santonja, M.; Pérez-González, A.; Mora, R.; Parcerisas, J. y Sesé, C. (2005): «Nuevos datos sobre Ambrona: cerrando el debate caza versus carroñeo». *Zona Arqueológica*, 5: 352-381.
- Villas, E. (2001): «Paleogeografía y paleoclimatología del Ordovícico». En: J. A. Gámez-Vintaned y E. Liñán (Eds.), *La Era Paleozoica. El desarrollo de la vida marina*. Institución Fernando el Católico, CSIC, Zaragoza.
- Vrba, E. S.; Denton, G. H.; Partridge, T. C. y Burckle, L. H. (Eds.) (1996): *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*. Yale University Press, New Haven.
- Walker, M. J.; Gibert Clols, J.; Eastham, A.; Rodríguez, T.; Carrión, J. S.; Yll, E. I.; Legaz, A.; López Jiménez, A.; López Martínez, M. y Romero Sánchez, G. (2004): «Neanderthals and their landscapes: Middle Palaeolithic land use in the Segura basin and adjacent areas of Southeastern Spain». En N. J. Conrad (Ed.), *Settlement Dynamics of the Middle Palaeolithic and Middle Stone Age*, Kerns Verlag, Tübinga: 461-511.
- Webb, S. D. y Opdyke, N. D. (1995): «Global Climatic Influence on Cenozoic Land Mammal Faunas». En: Webb, S. D. (Ed.), *Effects of Past Global Change on Life*: National Academy Press: 184-208.
- White, T.; Woldegabriel, G., Asfaw, B. y otros 19 aa. (2006): «Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*». *Nature*, 440: 883-889.
- Wing, S. L.; Harrington, G. J.; Smith, F. A.; Bloch, J. I.; Boyer, D. M. y Freeman, K. H. (2005): «Transient Floral Change and Rapid Global Warming at the Paleocene-Eocene Boundary». *Science*, 310: 993-996.
- WoldeGabriel, G.; White, T. D.; Suwa, G.; Renne, P.; Heizelin, J. de; Hart, W. K., y Heiken, G. (1994): «Ecological and temporal place-

- ment of early Pliocene hominids at Aramis, Ethiopia». *Nature*, 371: 330-333.
- WoldeGabriel, G.; Heiken, G.; White, T. D.; Asfaw, B.; Hart, W. K. y Renne, P. R. (2000): «Volcanism, tectonism, sedimentation, and the paleoanthropologic record in the Ethiopian Rift System». *Geological Society of America. Special Paper*, 345: 83-99.
- WoldeGabriel, G.; Haile-Selassie, Y.; Renne, P. R.; Hart, W. K.; Ambrose, S. H.; Asfaw, B.; Heiken, G. y White, T. (2001): «Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash valley. Afar rift, Ethiopia». *Nature*, 412: 175-178.
- Wong, K. (2006): «¿Quiénes fueron los neandertales?» *Investigación y Ciencia. Temas*, 44, *Evolución humana*: 15-25.
- Wu, X. y Poirier, F. E. (1995): *Human Evolution in China*. Oxford University Press, Nueva York.
- Yll, R.; Zazo, C.; Goy, J. L.; Pérez-Obiol, R.; Pantaleón-Cano, J.; Civis, J.; Dabrio, C.; González, A.; Borja, F.; Soler, V.; Lario, J.; Luque, L.; Sierro, F.; González-Hernández, F. M.; Lezine, A. M.; Deneffe, M. y Roure, J. M. (2003): «Quaternary palaeoenvironmental changes in South Spain». En: M. B. Ruiz Zapata *et al.* (Eds.), *Quaternary climatic changes and paleoenvironmental crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares: 201-214.
- Yravedra, J. (2001): «Patrones de alteración ósea en el Pleistoceno Superior de la Península Ibérica». *Revista Tabona*, 10: 35-59.
- (2002a): «Subsistencia en el Paleolítico Superior inicial de la Cornisa Cantábrica», *Gallaecia* 21: 45-60.
- (2002b): «Subsistencia en la transición del Paleolítico Medio al Paleolítico Superior en la Península Ibérica». *Trabajos de Prehistoria* 59 (1): 9-28.
- Yravedra, J. (2005): «Subsistencia y transición en el Paleolítico de la Península Ibérica». En: M. Santonja, A. Pérez-González y M. J. Machado (Eds.). *Geoarqueología y Patrimonio en la Península Ibérica y el entorno mediterráneo*. ADEMA, Almazán: 347-358.
- Yravedra, J.; Baena, J.; Arrizabalaga, A. e Iriarte, M. J. (2005): «El empleo de material óseo como combustible durante el Paleolítico Medio y Superior en el Cantábrico. Observaciones experimentales». En: R. Montes y J. A. Lasheras (Eds.), *Neandertales cantábricos, estado de la cuestión*. Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santillana del Mar. *Monografías*, 20: 369-383.
- Zazo, C.; Goy, J. L.; Bardají, T.; González, A.; Hillaire-Marcel, C.; Dabrio, C. J.; Lario, J.; Civis, J.; Luque, L.; Ghaleb, B.; Borja, F.; Silva, P. G.; González-Hernández, F.; Soler, V. y Gillot, P.-Y. (2004):

- «El efecto de los ciclos climáticos en las variaciones del nivel del mar». *Zona Arqueológica*, 4 (1): 156-167.
- Zhou, K. S.; Mo, D.; Chen, J.; Wu, H. y Yuan, Z. (1991): *Quaternary Geology in the Beijing Area. Excursion Guidebook XIX. XIII INQUA Congress*. Press of University of Science and Technology of China. Pekín.
- Zilhao, J. (Ed.) (1997, 1998²): *Arte Rupestre e Pré-história do Vale do Côa*. Ministerio da Cultura, Lisboa.
- Zouak, M. (2001): «Origine et évolution de l'Homme au Maghreb. Hypothèses diverses». En: *Actes des 1ères Journées Nationales d'Archéologie et du Patrimoine, Préhistoire*. Société Marocaine d'Archéologie et du Patrimoine, Rabat: v. 1: 154-156.