

Revisión del concepto de ecosistema como “unidad de la naturaleza” 80 años después de su formulación

D. Armenteras^{1,*}, T.M. González¹, L.K. Vergara¹, F.J. Luque¹, N. Rodríguez¹, M.A. Bonilla²

(1) Grupo de Investigación en Ecología del Paisaje y Modelación de Ecosistemas-ECOLMOD. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 30 No. 45 – 03, Bogotá, Colombia.

(2) Grupo de Investigación en Biología de Organismos Tropicales-BIOTUN. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 30 No. 45 – 03, Bogotá, Colombia.

* Autor de correspondencia: D. Armenteras [darmenterasp@unal.edu.co]

> Recibido el 24 de julio de 2015 - Aceptado el 14 de diciembre de 2015

Armenteras, D., González, T.M., Vergara, L.K., Luque, F.J., Rodríguez, N., Bonilla, M.A. 2016. Revisión del concepto de ecosistema como “unidad de la naturaleza” 80 años después de su formulación. Ecosistemas 25(1): 83-89. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-1.12

Desde que el concepto de ecosistema fue propuesto como una de las unidades básicas de la naturaleza, su uso no se ha restringido a espacios académicos, científicos o de tomadores de decisiones en el sector ambiental, sino que ha logrado permear la sociedad y el público en general, convirtiéndose en un referente de comunicación entre diferentes sectores de la sociedad, y es hoy una palabra ampliamente utilizada en contextos donde es relevante entender cómo funcionan los seres vivos y las relaciones con su entorno. En el ámbito académico-científico ha sido propuesto como concepto de organización, marco y teoría central en la ecología. En la toma de decisiones, el concepto se ha tratado de llevar hacia un terreno práctico de manejo y planificación de los recursos. En este orden de ideas, el término ha sido utilizado para referirse a unidades espacialmente distinguibles que representan entidades, las cuales por lo general son tenidas en cuenta para las actividades de zonificación y gestión del territorio o para la obtención, manejo y protección de recursos y servicios ambientales. Más allá incluso, el ecosistema ha pasado a formar parte del lenguaje común para referirse a sitios naturales específicos importantes para la sociedad. El número de connotaciones utilizadas hoy en día es tan amplio que ha ocasionado un uso inconsistente o aplicaciones confusas del término. Este trabajo presenta una revisión del concepto y el uso del término de ecosistema a través de la recopilación de literatura y el análisis de su evolución a lo largo de los últimos 80 años.

Palabras clave: ecología; historia; unidad ecológica; delimitación

Armenteras, D., González, T.M., Vergara, L.K., Luque, F.J., Rodríguez, N., Bonilla, M.A. 2016. A review of the ecosystem concept as a “unit of nature” 80 years after its formulation. Ecosistemas 25(1): 83-89. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-1.12

Since the ecosystem was proposed as one of the basic units of nature, the use of the term has not only been restricted to academics, scientists or decision makers in the environmental sector, but has also permeated society and the public interest. It has become a benchmark for communication between different sectors of society, and is now a widely used word in contexts where it is important to understand how living things operate and interact with their environment. In the academic-scientific arena it has been proposed as a concept of organization, framework and central theory in ecology. Decision makers have tried to take the concept to a practical level or have highlighted functional aspects of it. The term ecosystem has been used to refer to spatially distinct units representing entities, which usually are taken into account for the activities of land zoning and planning or for the collection, management and protection of natural resources and associated environmental services. Further, the ecosystem has become part of common vocabulary to refer to specific natural sites important for society. The number of connotations used today is so wide that has resulted in inconsistent or sometimes confusing uses of the term. This paper presents a revision of the concept of ecosystem from peer reviewed literature and the analysis of its evolution over the last 80 years.

Key words: ecology; history; ecological unit; delimitation

Introducción

El término “ecosistema” fue acuñado por Tansley en 1935 como el “complejo de organismos junto con los factores físicos de su medio ambiente” en un lugar determinado, y propuesto además como una de las unidades básica de la naturaleza. Desde su planteamiento, Tansley resaltó la idea de ecosistema como “unidad básica de la naturaleza”. Algunos años después se refirió al ecosistema como una entidad reconocible autocontenida (Tansley 1939 citado por Willis 1997), al identificarlo como un nivel de organización superior o, en el marco de la teoría de sistemas, una categoría más entre los sistemas físicos que componen el universo, desde el átomo hasta las galaxias (Tansley 1935). A partir de su

concepción inicial, el ecosistema ha sido ampliamente utilizado como marco de referencia para entender cómo funcionan los seres vivos y su medio ambiente, hasta llegar a ser propuesto como concepto de organización, marco y teoría central en la ecología (Currie 2011) o como una estrategia para la gestión de los recursos, su conservación y uso de manera equitativa (CDB 2004).

Algunos autores (Pickett y Cadenasso 2002; Schizas y Stamou 2010; Naveh 2010) han insistido en la ambigüedad de su definición y las deficiencias metodológicas en su aplicación tanto en la investigación como en la práctica, cuestionado si los ecosistemas son unos supra-organismos tangibles o más bien unas herramientas conceptuales para estudiar el flujo de energía, materiales e información en sistemas ecológicos (Naveh 2010). Dado que muchos

investigadores tienden a crear un nuevo concepto o definición para representar su idea (Golley 1991), presentar la revisión de conceptos ampliamente usados como el de ecosistema, como la que se hace en este trabajo, es de gran importancia, ya que se recoge información básica desde que fue propuesto, junto con acuerdos, desacuerdos y críticas que se han presentado a través de su evolución a lo largo de 80 años de existencia.

El objetivo de este artículo es ofrecer una revisión del concepto de ecosistema analizando las críticas a su significado y a los principios que lo subyacen, las cuales se relacionan con: a) su delimitación, ya que al ser considerado como entidad o unidad de la naturaleza, el límite debe estar asociado a elementos físicamente identificables, que pueden ser discriminados unos de otros, y que en conjunto conforman una entidad mayor, y b) su funcionamiento, planteado inicialmente como sistema equilibrado y estable. En este contexto, el artículo revisa y sintetiza la evolución y adaptación del concepto en 80 años de existencia, en respuesta a las críticas que, como en muchos procesos de madurez científica, han llevado a su continua reevaluación. El artículo viene acompañado, además, de una mirada a la aplicación práctica del término en diferentes contextos académicos, científicos, técnicos y de divulgación de la ciencia.

Definiciones y evolución del concepto

En el marco del desarrollo científico de las ciencias naturales, el concepto de ecosistema puede considerarse como uno de los últimos en ser creados y acuñados. Una búsqueda de literatura publicada en inglés en Scienedirect para este término muestra la evolución en el número de artículos publicados anualmente alrededor del mismo (Fig. 1). Es también notable el incremento en publicaciones con la palabra "ecosistema" asociadas a otros términos que reflejan aspectos o áreas importantes de reciente investigación, como la escala y los modelos (Fig. 1).

Como ya se ha mencionado, la palabra "ecosistema" fue utilizada por primera vez por Tansley en 1935 para comprender y describir las complejas interacciones entre factores bióticos y abióticos. A pesar de ello, se puede considerar que el concepto básico tiene sus raíces desde los pensamientos filosóficos de autores como, por ejemplo, Teofrasto en el siglo IV a.C., quien consideró, ya en su momento, la importancia del clima en la distribución de las plantas (Willis 1997). Posteriormente, estos pensamientos alrededor de las interacciones entre componentes fueron poco considerados, hasta que en 1887 Stephen Forbes, un naturalista estadounidense, describió un lago como un sistema integrado con propiedades emergentes que puede

ser estudiado a través del análisis de los ciclos biogeoquímicos, metabolismo, cadenas tróficas y gradientes físico-químicos. En 1892, François Forel (Forel 1892) estudió los atributos físicos, químicos y biológicos del lago de Ginebra desde una perspectiva integrativa (citado en Lewis 1995). Teniendo como resultado diferentes definiciones para cada una de las relaciones que observaban entre los organismos y el ambiente, investigadores como Forbes, Mobius, Thienemann, Vernadsky y Stanchinski introdujeron varios conceptos, por ejemplo: microcosmo, biocenosis o ecotopo (Golley 1991), que probablemente inspiraron a Tansley en su definición de ecosistema.

A pesar de reconocerse que Tansley acuñó el término, por un tiempo este fue poco empleado en la literatura ecológica (Blair et al. 2000). El trabajo de Tansley fue seguido por avances importantes sobre el funcionamiento de los ecosistemas, y quizás fueron los trabajos posteriores realizados por ecólogos como R. Lindeman (1942) y Odum (1953) los que hicieron que se empezara a discutir sobre la importancia de la transferencia de energía por medio del entendimiento de las cadenas tróficas (Willis 1997) (Fig. 2). Lindeman (1942) definió el concepto "nivel trófico", punto de inflexión a partir del cual la ecología se centró por un tiempo en estudios sobre flujos de energía y la disminución de su disponibilidad a través de niveles tróficos sucesivos. Odum utilizó el ecosistema como el concepto central en su famoso libro *Fundamentos de ecología* (1953), donde desarrolló varias ideas sobre el paralelismo entre los flujos energéticos y los ciclos de nutrientes y las relaciones obligatorias, ocasionales o de interdependencia entre organismos, además de otros planteamientos clave en el desarrollo del concepto. Entre ellos: el tamaño variable de los ecosistemas, su estado dinámico y la influencia del hombre. Odum (1971) definió el ecosistema como "Cualquier unidad que incluya todos los organismos en un área dada interactuando con el ambiente físico, de forma que el flujo de energía lleva a definir estructuras tróficas, diversidad biótica y ciclos de materiales". El énfasis de estos primeros investigadores se basó en las relaciones funcionales entre los organismos que habitaban los lagos, interpretados como microcosmos funcionalmente aislados (Lindeman 1942). Algunos aspectos de la aproximación sistémica realizada por Odum (1953) al concepto de ecosistema como una unidad funcional no lograron acoplarse a las características de los ecosistemas lóticos, donde no hay una subdivisión tan clara en un componente autótrofo y heterótrofo, sino que la mayor parte de la energía de los ríos es fijada en la cuenca y transportada como materia orgánica alóctona al sistema, donde es utilizada. Por lo tanto, los sistemas de ríos y arroyos no podrían existir sin la energía suplida externamente (Lampert y Sommer 2007).

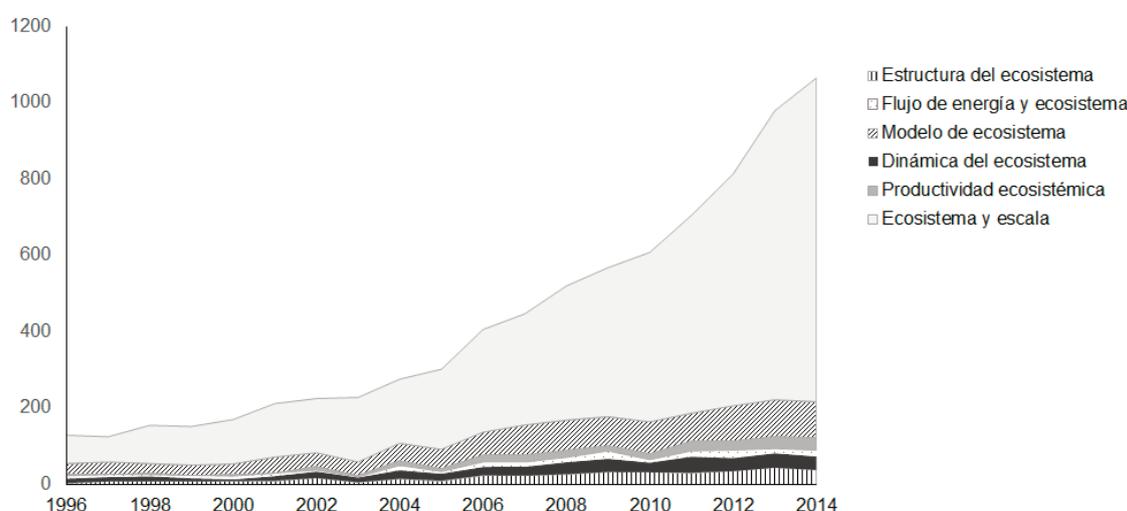


Figura 1. Evolución en el número de artículos publicados anualmente para grupos de términos asociados a ecosistema. Los datos están derivados de artículos publicados en la literatura en inglés donde los términos aparecen en el título, resumen o palabras clave desde 1995.

Figure 1. Evolution in the number of articles published annually for terms associated with ecosystem. Data is derived from articles published in the English literature since 1995, the searched terms appear either in the title, abstract or keywords.

Por otro lado, Richards (1952), ecólogo y botánico inglés, utilizó el término para referirse a la importancia del suelo en relación con la vegetación (Willis 1997). A la par de los desarrollos del concepto en las escuelas norteamericanas e inglesas, la escuela rusa expuso su pensamiento a través de diversos términos como biogeocoenosis (biogeocenosis), que hace referencia a los fenómenos naturales y las interacciones que ocurren en un área específica (Willis 1997).

A partir de la década de los 60, la utilización del concepto de ecosistema se disparó a la luz de la ecología de sistemas planteada por Odum (1953) y la teoría de la información en ecología de Margalef (1957; 1963) y luego promovida por Patten (1966) y Van Dyne (1966) (citados por Currie 2011) (Fig. 2). Margalef (1968; 1992) definió el ecosistema como la entidad formada por muchas plantas y muchos animales de las mismas o de diferentes especies que actúan y reaccionan unos contra otros en el seno de un ambiente físico, que proporciona un escenario de características definibles, por ejemplo en términos de temperatura, salinidad, concentración de oxígeno, disponibilidad de agua etc. Con el paso del tiempo, el enfoque ecosistémico ha pasado de ser menos reduccionista a más holístico, enfatizando, más allá de lo descriptivo, los aspectos predictivos y analíticos. Esto proporcionó herramientas que permitieron comprender los sistemas naturales con un alto grado de organización y complejidad (Willis 1997). Estos avances también facilitaron que autores como Odum (1971) y Margalef (1968) discutieran la idea de la existencia de propiedades orgánicas y de mecanismos homeostáticos que le dan estabilidad al ecosistema al igual que un organismo regula sus condiciones internas. Como resumió Margalef (1992) “en el estudio de los sistemas interesa más el conocimiento de las relaciones entre los elementos interactuantes que la naturaleza exacta de esos elementos, los cuales son estudiados por alguna otra ciencia”.

La percepción innovadora de flujos de energía llevó a la investigación y evaluación intensiva de las interrelaciones entre los organismos y los cambios en respuesta a las alteraciones físicas, químicas y biológicas del ambiente (Wetzel 2001). En la actualidad, en la nueva ecología de sistemas, se ha trabajado bajo el enfoque de ecosistemas emergentes, tal como se aprecia en los trabajos de Patten, Jorgensen y Straskraba (Schizas y Stamou 2010) entre otros (Fig. 2). Algunas de las definiciones más destacadas surgidas después de 1935 se presentan en la Tabla 1. Estas se presentan ordenadas de manera cronológica, por lo que es posible observar

la evolución del concepto y las tendencias por periodo. La Figura 2 resume los aportes y enfoques que han significado a lo largo de estos 80 años algunos de los puntos clave en la evolución de este concepto.

La delimitación y funcionamiento de las unidades ecosistémicas

Tansley (1939), se refiere al ecosistema como una *entidad reconocible autocontenida* (citado por Willis 1997). Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre con los otros niveles de organización o con los sistemas (p. ej. célula, organismo o átomo), los ecosistemas no son entidades que resulten reconocibles de una manera obvia y concreta en la naturaleza. Tampoco son claramente discriminables unos de otros, de forma que naturalmente se delimiten áreas donde ocurren los procesos e interacciones atribuibles a cada uno de ellos aunque los límites sean abiertos, es decir, los ecosistemas presentan una intangibilidad relativa en comparación con las otras unidades de organización biológica (Schizas y Stamou 2010). A pesar de ello, la definición original tiene explícita la idea de una extensión espacial (Pickett y Cadenasso 2002), característica que ha sido conservada por otros ecólogos a lo largo de la evolución del concepto, como por ejemplo Odum (1971), para quien dicha extensión debe ser delimitada.

La identificación y delimitación de los ecosistemas como entidades se hace más difícil al tomar en cuenta que los seres vivos que se encuentran en un mismo lugar pueden ocupar escalas espaciales completamente diferentes. Es posible encontrar desde especies de distribución restringida hasta animales o plantas de distribución continental; igualmente sucede con el medio físico, pues algunas condiciones tienen ocurrencia particular en un área pequeña mientras otras pueden extenderse regionalmente. Desde esta perspectiva, existe un sinnúmero de componentes actuando a escalas muy diferentes que dificultan identificar clara y naturalmente la unidad. Si bien, en algunos casos, se presentan elementos conspicuos que parecen separar unidades más o menos claras (un bosque de un lago, por ejemplo, o de un páramo), no siempre es así y entra a mediar la subjetividad con la que un observador decida cuáles serán los componentes que prevalecerán en la delimitación de cada unidad, en lugar de ser discriminables naturalmente.

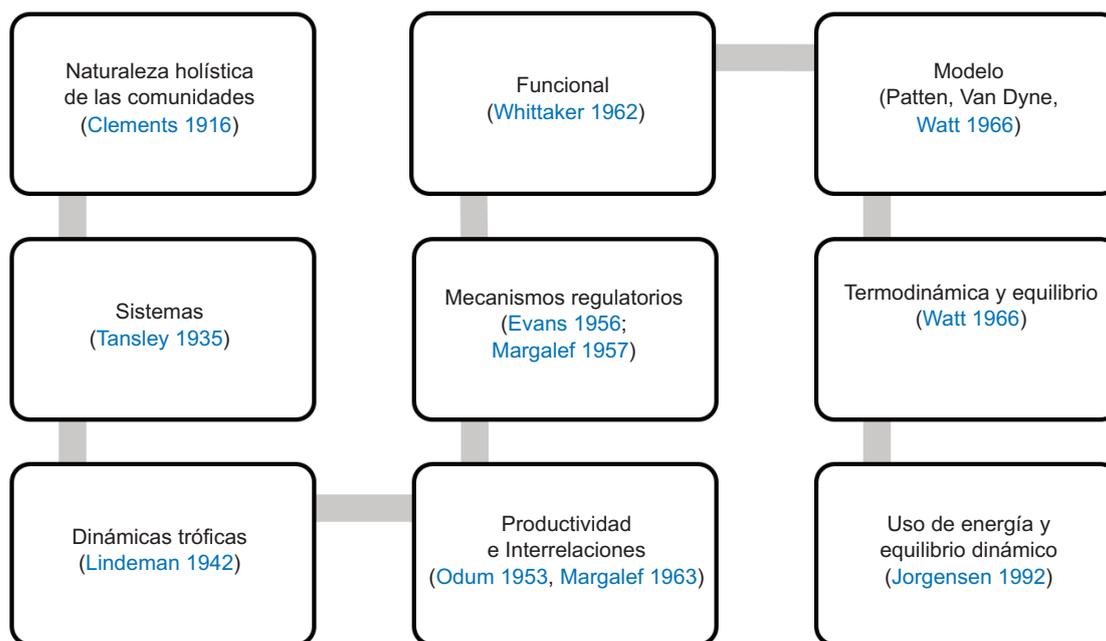


Figura 2. Aportes claves en la evolución del término de ecosistema y los autores más destacados. Las líneas grises marcan la dirección en la que ha evolucionado el concepto.

Figure 2. Key contributions in the evolution of the term ecosystem and the most prominent authors. The gray lines mark the direction in which the concept has evolved over time.

Tabla 1. Principales conceptos propuestos de ecosistema, desde 1942 a la actualidad, año y autoría.**Table 1.** Main ecosystems concepts proposed since 1942 and authorship.

Año	Concepto	Autoría
1942	Sistema integrado de procesos físicos, químicos y biológicos dentro de una unidad espacio-temporal de cualquier magnitud.	Lindeman
1954	Cualquier parte de la superficie terrestre donde la biocenosis se mantiene uniforme, como también lo hacen las partes correspondientes de la atmósfera, litosfera, hidrosfera y pedosfera, y en donde, consecuentemente, la interacción de estas partes se mantiene uniforme.	Soukatchev
1956	Unidad básica tan importante para la ecología como lo es la especie para la taxonomía.	Evans
1961	Unidad topográfica, objeto geográfico, extendido sobre una parte específica de la superficie de la Tierra por un tiempo determinado. Esto lo hace único en el espacio y en el tiempo.	Rowe
1971	Unidad que incluye todos los organismos en un área determinada que interactúan con el ambiente físico, y por lo tanto el flujo de energía define de manera clara la estructura trófica, la diversidad biótica y los ciclos de materiales dentro del sistema o el ecosistema. El ecosistema es la unidad básica fundamental en la ecología.	Odum
1973	Sistema interactivo, conformado por los organismos bióticos y su ambiente abiótico.	Ellenberg
1980	Biocenosis homogénea desarrollada dentro de un ambiente homogéneo.	Duvigneaud
1981	Un ecosistema consiste en organismos vivos en un ambiente abiótico, que se comportan como un sistema debido a que existen relaciones dinámicas específicas entre estos componentes. Además tiene una característica cibernética ya que existe una coordinación, regulación, comunicación, y el control de estas relaciones.	McNaughton y Coughenour
1981	Un ecosistema consiste de componentes bióticos y abióticos que cambian y evolucionan juntos, este término implica una unidad de coevolución.	Jordan
1992	Complejos que las entidades individuales, tales como células, organismos, entidades inorgánicas, etc., forman con su entorno. Los ecosistemas son un todo cuyas partes incluyen a los vivos y no vivos, procesos y su asociado biogeográfico y físico-químico, energético, materiales y parámetros de información dentro de un tiempo y espacio, junto con porciones de los alrededores de estas unidades.	Jorgensen, Patten y Straskraba
1992	Un complejo dinámico de comunidades vegetales, animales y de microorganismos, y su medio no viviente que interactúan como una unidad funcional, y en el que el hombre se considera como parte integral (Artículo 2, CDB).	CDB
1993	La comunidad y el ambiente abiótico funcionan conjuntamente como un sistema ecológico o ecosistema.	Odum
1993	Un ecosistema es una estructura de interacción de los organismos y su medio inorgánico, que es abierto y, en cierta medida, capaz de autorregularse.	Klötzli
1994	Componentes bióticos y abióticos de relevancia ecológica directa e indirecta son parte del ecosistema y tienen un carácter jerárquico en la estructura y los procesos, lo que significa que hay dependencia entre los componentes. Además, los ecosistemas se pueden distinguir a diferentes escalas.	Klijn y Udo de Haes
1997	Una unidad que comprende a una comunidad (o comunidades) de organismos y su ambiente físico y químico, a cualquier escala (especificada), en la que hay flujos continuos de materia y energía	Willis
1997	No son entidades identificadas y definidas por límites. Son ensamblajes que exhiben patrones característicos sobre un rango de escalas de tiempo y espacio, y organización compleja.	De Leo y Levin
2000	Un ecosistema es una comunidad biológica y su medio ambiente que hacen parte de un único sistema, en este sentido, el ecosistema es el primer nivel en el orden jerárquico tradicional de los sistemas biológicos y se ha utilizado ampliamente para describir una unidad relativamente discreta de la naturaleza.	Blair, Collins y Knapp
2000	Sistema biótico y funcional, capaz de mantener la vida incluyendo todas las variables biológicas. Donde la escala espacial y temporal no se especifica a priori, sino basado en los objetos de estudio del ecosistema.	Jorgensen y Muller
2001	Sistemas abiertos que intercambian materia, energía y organismos entre ellos, diferenciándose arbitrariamente.	Noss
2011	Sistema integrado por una comunidad de {0...n} sistemas bióticos dentro de un único sistema físico conocido como la arena.	Gignoux, Davies, Flint y Zucker

Respecto a las escalas usadas para identificar un ecosistema, O'Neill (2001) sugiere que el contexto espacial de todas las poblaciones del sistema debe estar incluido en las especificaciones del ecosistema; es decir, debe contener el rango de escalas desde el nivel local hasta el que sea necesario para cubrir el área de dispersión de todas las especies presentes en dicho sistema local, pues de ello depende también el funcionamiento del ecosistema. Si bien el planteamiento del autor refleja mejor la complejidad espacial de los organismos en la naturaleza, la identificación de esas unidades aún desde la escala local continuaría siendo muy subjetiva.

La identificación de las unidades se torna aún más compleja si incluimos la escala temporal, pues la definición original de Tansley tampoco implica restricciones explícitas en este nivel, aunque en su artículo sugiera que los ecosistemas requieren de un tiempo para llegar al equilibrio y permanecer en la naturaleza. En realidad, el equilibrio dinámico estable no hace parte explícita de la definición, sino que más bien es planteado como una característica de los ecosistemas. Para autores como Pickett y Cadenasso (2002), la definición básica de ecosistema es libre de supuestos de direccionalidad (estabilidad, equilibrio, complejidad), pero para otros como O'Neill (2001) el análisis de sistemas del que se deriva el concepto implica que dicho sistema se establezca en un punto relativamente constante. En el marco científico, la forma en que el concepto fue desarrollado por Tansley conlleva a que la premisa de estabilidad resulte especialmente discutible. En palabras de O'Neill (2001), el concepto se derivó de una estructura intelectual y teórica a priori (razón por la cual se considera un paradigma), y no a partir de observaciones empíricas de la naturaleza. En este sentido, una evaluación empírica de la existencia o no de la estabilidad en un ecosistema podría llegar incluso a trascender la escala de tiempo humana. O'Neill defiende que el concepto trae implícita la idea de un equilibrio estable, y argumenta que aquellos procesos como el de la selección natural afectarían la estabilidad a largo plazo, lo que plantea la necesidad de definir la escala temporal al referirse a un ecosistema. Sea cual fuere el enfoque, el cambio inherente en los ecosistemas hace que la delimitación de las entidades también esté supeditada a la escala de tiempo.

De hecho, para algunos ecólogos el ecosistema no necesariamente se refiere a un sitio específico, sino que es más bien una concepción en la que la biota está explícitamente relacionada con el medio abiótico, pudiendo o no existir en el mundo real, y cuya importancia verdadera radica en ser un concepto útil con poder predictivo (Christian 2009). Para Margalef (1992), el concepto de ecosistema hace simplemente referencia a un nivel de organización y debe resultar suficientemente satisfactorio para enterrar las polémicas sobre unidades y fronteras; para el autor, lo importante del concepto es su integración dentro de la teoría de sistemas, y la posibilidad, bajo esta perspectiva, de poder identificar los componentes y sus interacciones para entender y predecir el comportamiento del sistema entero, aunque reconoce que en asuntos prácticos la dificultad sigue persistiendo cuando se requieren esquemas para identificar las unidades geográficamente.

En la práctica: delimitación de las unidades utilizando el ecosistema como modelo

La delimitación parece más bien ser un asunto subjetivo, razón por la cual el concepto de ecosistema como entidades discriminadas puede resultar más conveniente si se analiza el ecosistema como modelo que busca una representación simplificada de la realidad. De acuerdo con Pickett y Cadenasso (2002), el uso del ecosistema como modelo es necesario para trasladar la definición abstracta a una herramienta utilizable, que pueda abarcar un amplio rango de perspectivas (desde la genética hasta la biogeoquímica), siempre y cuando conserve las características básicas del ecosistema. Estos modelos pueden ser verbales, diagramas, cuantitativos, físicos, etc., y sus características deben ser definidas según las preguntas de investigación o aplicaciones requeridas. Así, el concepto se despoja en gran parte de discusiones teóricas, ya que principios como el del equilibrio estable pueden ser o no in-

cluidos, o puestos a prueba como hipótesis, de acuerdo con el objeto o alcance del modelo.

Desde el punto de vista científico, el ecosistema como modelo tiene notables repercusiones al permitir abstraer objetos y funciones del mundo complejo de la naturaleza y llevarlo a formas simplificadas y manejables. Así, los ecosistemas son definidos según la característica o funcionalidad que se quiere representar, ya sea un ciclo de nutrientes, biodiversidad, flujos de materia y energía, de genes, etc., y a partir de ello se define también el tamaño, límites espaciales, tiempo y componentes relevantes, permitiendo resaltar lo que se considera deseable para probar hipótesis o generar supuestos tentativos. Tal vez esta aproximación como modelo es la que ha permitido al concepto posicionarse como el más importante de la ecología (Willis 1997) y considerarse, en palabras de O'Neill (2001), como generador de una gran cantidad de ideas y conocimientos en el área, a pesar de toda la discusión y objeciones que recibe en el medio científico. El uso de modelos en los estudios de los ecosistemas ha cambiado el énfasis descriptivo al predictivo, debido a que la simulación que permiten los modelos ha ayudado a explicar los puntos de control en los flujos de materia y energía (Willis 1997).

Mientras que, desde el punto de vista del concepto, la identificación y delimitación de los ecosistemas como entidades no parece tan clara para los científicos, desde su dimensión como modelo adquieren otro significado al convertirse en una condición definida por el investigador; en el modelo resulta igualmente válida la visión de ecosistema como concepto netamente funcional o como unidad con extensión espacial, y desde las dos perspectivas ha sido utilizado en la ecología para indagar cómo funciona el mundo natural.

En la práctica, ha sido imperiosa la necesidad de definir límites para estudiar un ecosistema determinado, lo que implica definir un área o un conjunto de organismos e interacciones que deben considerarse (Gignoux et al. 2011). La incertidumbre en los límites de los ecosistemas (Schizas y Stamou 2010; Gignoux et al. 2011) debe entenderse como una característica propia del ecosistema y no como los límites de sus partes o componentes (Schizas y Stamou 2010). La definición de estos límites presenta mayor dificultad en los hábitats terrestres, en donde es difícil especificar dónde empiezan y dónde terminan los ecosistemas (Likens 1992; Blair et al. 2000). Además, la dificultad también es notoria cuando se estudian organismos migratorios o de amplio rango de movimiento (Blair et al. 2000). No obstante, los ecosistemas son lugares o condiciones definidas por los investigadores, estos pueden ser tan pequeños como un pequeño cultivo en un frasco o tan grande como toda la Tierra, y su definición depende de las preguntas de investigación y de la viabilidad de la medición de los flujos a través de los límites que se definan (Pace 2013).

Para tratar de solucionar el problema de los límites de los ecosistemas, Jorgensen et al. (1992) tratan el concepto de ecosistema desde el punto de vista de las relaciones y no solo de las entidades. Estos autores parten de una perspectiva relacionista, en donde las entidades son definidas desde las relaciones, y hacen énfasis en la integración de las unidades con el entorno, lo que permite que la delimitación de un *ecosistema* sea irrelevante para la comprensión de su identidad espacial. Esto facilita que un sistema natural-*ecosistema* no necesite corresponder a una estructura con límites visibles y una posición espacial específica (Schizas y Stamou 2010). Para Jorgensen et al. (citado en Schizas y Stamou 2010), esta característica se está abordando en la nueva ecología de sistemas bajo el enfoque de la teoría de conjuntos difusos, en donde la determinación de los ecosistemas carece de fronteras geográficas claras. Además, para estos autores, sería más conveniente que la definición de los límites de un ecosistema resultara de un análisis de las relaciones cercanas y distantes entre las entidades que lo componen, el cual se puede realizar utilizando la teoría de redes (Schizas y Stamou 2010). No obstante, considerar todas las posibles interacciones ecológicas haría enormemente difícil definir o estudiar un ecosistema completo (Currie 2011), por lo que siempre ha sido más utilizado considerar un número manejable de procesos ecológicos (Gignoux et al. 2011).

Consecuentemente, los procesos ecosistémicos pueden considerarse en una amplia variedad de escalas (Currie 2011) y su limitación espacial y temporal dependerá del contexto del estudio, lo que resultará en la selección de un conjunto de procesos ecológicos que serán representados y medidos (Gignoux et al. 2011). Gignoux et al. (2011) exponen que esta limitación dependiente del contexto debe implicar la selección de un dominio espacial para luego identificar los ecosistemas resultantes de este muestreo, y posteriormente utilizar el concepto de ecosistema para escoger procesos particulares que luego serán muestreados.

Conclusiones

El ecosistema, concebido como el “conjunto de organismos y su medio físico interactuando en un lugar”, ha sido importantísimo para entender los sistemas naturales con un alto grado de organización. Tiene la ventaja de ser globalmente aplicable y flexible, ya que no está supeditado a una escala temporal ni espacial, y puede adaptarse casi a cualquier situación. Cualquier lugar en el que se presenten estas condiciones podría considerarse como un ecosistema, sin importar el tamaño o lo breve que sea la duración de las interacciones. Fuera de la ciencia, en el ámbito público, las discusiones conceptuales y principios funcionales van perdiendo relevancia, manteniéndose únicamente quizás la noción de que funcionalmente los ecosistemas resultan importantes para la preservación de la naturaleza y la sociedad. Así, desde el punto de los tomadores de decisiones y entidades administrativas, los ecosistemas cobran importancia en las decisiones y manejo de las regiones siempre y cuando puedan ser identificados y delimitados en el territorio e integradas con los demás elementos sociales, culturales y económicos. Es aquí donde la ciencia tiene la tarea de generar un modelo espacial para identificar unidades geográficamente explícitas que representen la funcionalidad de los ecosistemas, seleccionando las variables más relevantes y las escalas adecuadas para la aplicación deseada.

En realidad, el espacio ha estado siempre implícito en el concepto de ecosistema, debido a que se ha visto como una propiedad necesaria para estudiar y entender procesos en condiciones específicas. No obstante, y aunque en algunos casos sea necesario, el espacio no tiene que ver con las propiedades del ecosistema en sí. Entenderlo así es opcional, debido a que la definición propuesta por Tansley no requiere el espacio como un componente necesario en los sistemas naturales (Gignoux et al. 2011). Esto hace que el concepto de ecosistema mantenga cierta independencia de la escala (Klijn y Udo de Haes 1994; Gignoux et al. 2011; Pace 2013). Excluir una escala espacial y también temporal específica en la definición de ecosistema, permite utilizarlo en la práctica como una unidad fundamental con la que es posible estudiar desde un ambiente con bacterias hasta toda la biosfera (Gignoux et al. 2011).

Por otro lado, el ecosistema utilizado como estrategia de comunicación permite una amplia flexibilidad en la práctica. Los ecosistemas son hoy en día extremadamente importantes para estudiar y comunicar las consecuencias de los impactos ambientales causados por los humanos. El ecosistema tiene un significado simbólico e informal, y representa otros conceptos, valores y características (p. ej. el ecosistema como un organismo o como sinónimo de organización, fragilidad, etc.). En este caso, el ecosistema por lo general variará en la mente del público dependiendo del ámbito cultural, educativo y de las fuentes de las que se deriva información. Cuando el término ha sido incorporado como parte del lenguaje, alejado del ámbito científico, el ecosistema es asociado casi siempre con lugares geográficos particulares, que son reconocidos o valorados por los servicios o características con los que la gente suele asociarlos, e incluso, como señalan Pickett y Cadenasso (2002), a veces es utilizado para referirse a sitios naturales muy específicos. Incluso en un sentido más figurado, el término ecosistema puede ser incluido en el discurso general para hacer referencias a ideas de organización o funcionamiento sincronizado.

Cuanto más alejado se está del ámbito científico de la ecología, menos relación guarda con el concepto básico y más se relacionará con propiedades específicas asociadas, por lo que su delimitación será totalmente diferente en cada caso. Así por ejemplo, al escuchar hablar de un *ecosistema* de páramo, para algunos hará referencia a las zonas naturales de alta montaña, con características ambientales y biota particular; para otros, la asociación será únicamente con las zonas húmedas de donde nacen las fuentes de agua; otros lo asociaran con áreas en los que se cultivan ciertos productos agrícolas y estos estarán incluidos en su delimitación; para otros, una zona de prohibición de actividades productivas, y tal vez para otros sea cualquier zona de montaña con temperaturas bajas. Es en esta dimensión donde el ecosistema como entidad se hace más subjetivo y más alejado del nivel funcional. En algunos casos es necesario intervenir para aclarar términos o desasociar características del concepto que aún son discutibles en el entorno científico. Sin embargo, como lo señalan Pickett y Cadenasso (2002), al igual que otros conceptos ecológicos como el de *competencia*, *paisaje* o *evolución*, el significado científico puede ser diferente al del uso común; la diferencia entre estos términos y el de *ecosistema* es que los primeros fueron adoptados por la ciencia del lenguaje y redefinidos en términos ecológicos, mientras que el término *ecosistema* nació en la ciencia y está adquiriendo ahora significado metafórico en el lenguaje popular.

Los ecosistemas pueden ser definidos a cualquier escala y con unos límites establecidos (en los procesos o entidades) por un observador particular y se ha planteado de nuevo si el ecosistema es una entidad real o una abstracción (Gignoux et al. 2011). Sin duda, existe cierta abstracción en el estudio de los ecosistemas, debido a que aparte de definir o seleccionar un ecosistema, se construyen modelos con base en los procesos que se quieren dilucidar. Estas dos operaciones son subjetivas y dependen del nivel de detalle, haciendo que existan representaciones diversas y en algunos casos únicas (Gignoux et al. 2011). Actualmente, el problema de la abstracción se está abordando en el marco de la simulación basada en individuos y en agentes, en donde el nivel de abstracción puede ser explícito y controlado (Gignoux et al. 2011).

Finalmente, quizás utilizar el ecosistema como un modelo resulta probablemente más adecuado para facilitar la investigación, entendimiento y representación de la interacción entre los seres vivos y el medio físico, ya que permite abstraer y simplificar las condiciones que operan como un continuo en la naturaleza, con componentes que actúan a escalas muy diferentes unos de otros, y que de otra forma no podrían ser abarcados completamente por la mente humana para su comprensión. A este nivel, la idea de organización de la naturaleza en unidades espaciales se despoja de discusiones sobre su ocurrencia real o no para convertirse en unidades de análisis, síntesis y con alto poder de predicción; para muchos ecólogos, es aquí donde reside el poder científico del concepto. Es además en esta dimensión en la que es posible traducir la funcionalidad y complejidad del ecosistema en herramientas para uso en ámbitos ajenos al de la ciencia de la ecología, como por ejemplo en procesos participativos, en la toma de decisiones sobre los recursos naturales y finalmente en el manejo del territorio.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia y su apoyo a través de la convocatoria del Programa Nacional de Proyectos para el Fortalecimiento de la Investigación, la Creación y la Innovación en Posgrados 2013-2015.

Referencias

- Blair, J.M., Collins, S.L., Knapp, A.K. 2000. Ecosystems as Functional Units in Nature. *Natural Resources and Environment* 14 (3): 150-155.
- CDB 2004. *Enfoque por ecosistemas*. (Directrices del CDB). Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica. Montreal, Canada. Disponible en: <https://www.cbd.int/doc/publications/ea-text-es.pdf>.

- Christian, R. 2009. Concepts of ecosystem level and scale. En: Bodin, A., Klotz, S. (eds). *Ecology 1*. Unesco- EOLSS, Italia.
- Clements, F.E. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington. Washington D.C. Estados Unidos.
- Currie, W.S. 2011. Tansley review. Units of nature or processes across scales? The ecosystem concept at age 75. *New Phytologist* 190: 21-34.
- De Leo, G.A., Levin, S. 1997. The multifaceted aspects of ecosystem integrity. *Conservation Ecology* [online] 1 (1): 3. Disponible en: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art3>.
- Duvigneaud, P. 1980. *La synthèse écologique*. Doin, Paris, Francia.
- Ellenberg, H. (ed.). 1973. *Ökosystemforschung*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Evans, F.C. 1956. Ecosystem as the Basic Unit in Ecology. *New Series* 123 (3208): 1127-1128.
- Forel, F.A. 1892. *Lac Léman: Monographie Limnologique*. Rouge, Lausanne, Suiza.
- Gignoux, J., Davies, I.D., Flint, S.R., Zucker J.D. 2011. The Ecosystem in Practice: Interest and Problems of an Old Definition for Constructing Ecological Models. *Ecosystems* 14: 1039-1054.
- Golley, F. 1991. The ecosystem concept: a search for order. *Ecological Research* 6: 129-138.
- Jordan, C.F. 1981. Do ecosystems exist? *American Naturalist* 118:284-287
- Jorgensen, S.E., Patten, B.C., Straensen, M., 1992. Ecosystems emerging: toward an ecology of complex systems in a complex future. *Ecological Modelling* 62 (1): 1-27.
- Jorgensen, S., Muller, F. 2000. *Handbook of ecosystem theories and management*. Lewis publishers, Boca Raton. Estados Unidos.
- Klijn, F., Udo de Haes H.A. 1994. A hierarchical approach to ecosystems and its implications for ecological land classification. *Landscape Ecology* 9 (2): 89-104.
- Klötzli, F. 1993. Ökosystem. En: Kuttler, W. (ed.), *Handbuch zur Ökologie*, pp. 288-295. Analytica, Berlín, Alemania.
- Lampert, W., Sommer, U. 2007. *Limnoecology, The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Lewis, W.M. 1995. Limnology, as seen by limnologists. *Water Resources Update* 98: 4-8.
- Likens, G.E. 1992. *The Ecosystem Approach: Its Use and Abuse*. Ecology Institute Nordbunte. Oldendorf/Luhe, Alemania.
- Lindeman, R. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
- Margalef, R. 1957. La teoría de la información en ecología. *Memorias de la Real academia de ciencias y artes de Barcelona* 32(13), 373-449.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *The American Midland Naturalist*, XCVII (897), 357-374.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory*. University of Chicago Press, Chicago, IL. Estados Unidos.
- Margalef, R. 1992. *Teoría de los sistemas ecológicos* (2ª ed.). Universitat de Barcelona. Barcelona, España.
- McNaughton, S.J., Coughenour, M.B. 1981. The cybernetic nature of ecosystems. *American Naturalist* 117: 985-990.
- Naveh, Z. 2010. Ecosystem and landscapes—a critical comparative appraisal. *Journal of Landscape Ecology* 3(1): 64-81.
- Noss, R. 2001. Maintaining ecological integrity of landscape and eco-region. En: Noss, R.F. (ed.), *Ecological integrity: intergrating environmental, conservation and health*, pp. 191-208. Island Press, Washington, D.C. Estados Unidos.
- Odum, E. 1953. *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Company. Philadelphia, Estados Unidos.
- Odum, E. 1971. *Fundamentals of ecology, (3ª ed.)*. W.B. Saunders. Philadelphia, Estados Unidos.
- Odum, E. 1993. *Ecology and our endangered life-support systems*. Sinauer Associated, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts. Estados Unidos.
- O'Neill, R.V. 2001. Is it time to bury the ecosystem concept? (with full military honors, of course). *Ecology* 82 (12): 3275-3284.
- Pace M.L. 2013. Revisiting the ecosystem concept: Important features that promote generality and understanding. En: Weathers, K.C., Strayer, D.L., Likens, G.E. (eds.). *Fundamentals of Ecosystem Science*, pp. 181-190. Academic Press, Londres, Oxford, Boston, Nueva York y San Diego. Reino Unido y Estados Unidos.
- Patten, B.C. 1966. Systems ecology: a course sequence in mathematical ecology. *BioScience* 16: 593-598.
- Pickett, S. T., Cadenasso M. L. 2002. The Ecosystem as a Multidimensional Concept: Meaning, Model, and Metaphor. *Ecosystems* 5: 1-10.
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Rowe, J.S. 1961. The Level-of-Integration Concept and Ecology. *Ecology* 42 (2): 420-427.
- Schizas, D., Stamou, G. 2010. Beyond identity crisis: The challenge of re-contextualizing ecosystem delimitation. *Ecological Modelling* 221: 1630-1635.
- Soukatchev, V.N. 1954. Quelques problèmes théoriques de la phytocénologie. *Essais de botanique* 1: 310-330.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16 (3): 284-307.
- Tansley, A.G. 1939. *The British Islands and their Vegetation*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Van Dyne, G.M. 1966. *Ecosystems, Systems Ecology, and Systems Ecologists*, No. 3957. Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee, Estados Unidos.
- Watt, K.E.F. (ed.). 1966. *Systems Analysis in Ecology*. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Wetzel, R. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. Third Edition. Academic Press.
- Whittaker R.H. 1962. Classification of natural communities. *Botanical Reviews* 28:1-239.
- Willis, A.J. 1997. The ecosystem: An evolving concept viewed historically. *Functional Ecology* 11:268-271.