

Guillermo Sarmiento

Los ecosistemas y la ecosfera

necesario de adaptación de la	40
Balancedo de la	44
condiciones de la ecosfera en función	46
una superintendencia	50
de y del suelo. El uso de cloro	



Factores reguladores EDITORIAL BLUME, S.A.
Milanesat, 21-23
08017 Barcelona

Sumario

Prefacio	9
Parte primera. El ecosistema como mecanismo de captación y de acumulación de energía	11
1. <i>Consideraciones generales sobre los flujos energéticos en los ecosistemas</i>	13
El enfoque ecosistémico	13
El ecosistema como una caja negra	17
Los flujos de energía en el interior del ecosistema	22
Flujos de energía en algunos ecosistemas terrestres	27
2. <i>El balance de radiación y el balance térmico</i>	40
Insolación. Vías y procesos de dosificación de la radiación solar	40
Radiación terrestre. Balance térmico	44
Ciclos diarios y estacionales de la insolación en función de la latitud	46
Balance térmico de una superficie	50
Temperaturas del aire y del suelo. Tipos de climas térmicos	53
3. <i>Producción primaria: factores reguladores</i>	59
Asimilación fotosintética	59



Limitantes ecológicos de la producción primaria	69
Repartición espacial de la biomasa y de las superficies asimilatorias	70
Procedimientos de medida de la producción primaria	70
4. Otras vías de transferencia de energía en el ecosistema	75
Destino de la materia orgánica acumulada por los productores	75
Mortalidad y acumulación de necromasa	78
Procesos de descomposición de la necromasa	78
Los procesos fundamentales de transformación de la materia orgánica en el suelo	82
5. Productividad comparada de ecosistemas	85
Influencia de los factores ambientales sobre la producción primaria	85
Productividad comparada de ecosistemas naturales	89
Comparación de ecosistemas naturales con ecosistemas disturbados y agrosistemas. Influencia de la gestión sobre la producción	92
Parte segunda. Biogeoquímica del ecosistema	97
6. Ciclo biogeoquímico del agua	99
El origen del agua en la corteza terrestre	99
Algunas propiedades del agua de interés ecológico	100
Los ciclos del agua en la naturaleza	104
Procesos de transferencia de agua en la ecosfera	107
Balance hídrico del ecosistema	114
Algunos procesos ecológicos donde el agua interviene como agente fundamental	119
Supervivencia de las especies frente al stress hídrico	121
7. El ciclo del carbono	126
El ciclo global	126
El impacto humano en el ciclo del carbono	132
Flujo de carbono en ecosistemas continentales y marinos	134
8. El ciclo del nitrógeno	138
Reservas y transferencias	138

Fijación biológica	140
Otras entradas de nitrógeno a los ecosistemas	142
Descomposición, amonificación, humificación	142
Nitrificación y desnitrificación	143
Otros procesos de pérdida de nitrógeno	144
Flujos de nitrógeno en ecosistemas terrestres	145
Flujo global del nitrógeno	149
Alteraciones en el ciclo del nitrógeno por acción humana	153
9. Los principales nutrientes inorgánicos	157
Los nutrientes en los ecosistemas: reservas, entradas y salidas	157
Meteorización y pedogénesis	160
Las entradas y salidas de nutrientes a los ecosistemas	168
El ciclo de algunos nutrientes en dos ecosistemas	171
10. La economía de los nutrientes en los ecosistemas	178
Los nutrientes como limitantes ecológicos	178
Mecanismos estabilizadores del ciclado de nutrientes	180
Adaptaciones al oligotrofismo	190
Parte tercera. Desde las interrelaciones de los ecosistemas hasta el concepto de ecosfera	195
11. Dinámica de los ecosistemas	197
Los cambios de los ecosistemas a lo largo del tiempo	197
Ciclos diarios y anuales	199
Sucesiones o desarrollo	204
Cambios cíclicos. Ecosistemas y paisajes como estados de equilibrio dinámico	217
Especies colonizadoras y ecosistemas pioneros	220
Cambios evolutivos y paleoecología	223
12. Algunas propiedades de los ecosistemas como sistemas integrados	233
Atributos de los ecosistemas	233
Diversidad	234
Homogeneidad y continuidad en los ecosistemas	239
Estabilidad y elasticidad	243
La variación en las características de los ecosistemas durante los procesos sucesionales	246

* 13. <i>El hombre en la ecosfera</i>	251
La ecosfera	251
El hombre	255
La colisión	257
Futuro ¿hacia una convivencia armoniosa?	261
Índice general	269

Prefacio

Uno de los mayores obstáculos con que tropieza la enseñanza superior en los países castellanoparlantes es la insuficiencia de textos en nuestra lengua y que hayan a su vez sido escritos teniendo en cuenta nuestros intereses y nuestras prioridades. En el caso de la ecología, este hecho implica una doble desventaja, pues no sólo impide a muchos profesores y estudiantes consultar fuentes bibliográficas de primera mano, sino que además obliga a los más inquietos a nutrirse en obras que, ya sea en otros idiomas o traducidas, los colocan en un marco de referencia a menudo exótico, con problemas, temas y ejemplos generalmente bastante alejados de sus experiencias e inquietudes cotidianas.

La literatura ecológica en castellano es aún limitada, a pesar del crecimiento reciente que refleja sin duda la explosión bibliográfica que se está produciendo en todas las latitudes. Si bien la nuestra es una contribución modesta por su contenido y extensión, desearíamos que pudiese servir como apoyo y orientación inicial para las personas interesadas en esta disciplina multifacética y expansiva. Si además conseguimos despertar el interés hacia los problemas ecológicos y ambientales y guiar quizás algunas vocaciones científicas, consideraremos haber satisfecho con creces los propósitos que nos animaron para escribir este libro.

Dentro del vasto campo temático de la ecología hemos escogido como sujetos preferenciales para nuestro análisis el ecosistema y la ecosfera. Quizás el enfoque ecosistémico y su extensión posterior a toda la ecosfera sea una de las vías de desarrollo reciente más fecundas y prometedoras, tanto desde el punto de vista estrictamente académico como del de las consecuencias prácticas para una mejor comprensión de

interacciones y fenómenos complejos, pero de alta incidencia sobre nuestro propio futuro. El objetivo fundamental ha sido, en todo caso, ilustrar los aspectos que hemos creído más importantes en el funcionamiento y la dinámica de los ecosistemas terrestres, teniendo presentes en lo posible los ejemplos y los temas que parecían de mayor interés para los lectores iberoamericanos. Una experiencia de veinte años en la docencia universitaria en este medio creo que ha servido para seleccionar el material presentado.

Me siento obligado, cosa que hago con mucho gusto, a agradecer el estímulo de colegas y estudiantes que me alentaron a emprender y concluir este trabajo. Sobre mis compañeros y discípulos de la universidad de Los Andes recae buena parte de esta responsabilidad. Quiero agradecer a todos ellos, pero debo reconocer que el mayor aliento y comprensión los recibí de mi querida colega y compañera en esta tarea de docencia e investigación, la Dra. Maximina Monasterio. Para cerrar este prólogo quiero nombrar con reconocimiento a la Sra. Gladys Lobo, quien se encargó de dar a los sucesivos manuscritos una forma presentable, trabajo nada fácil, por cierto, y que ella siempre realizó con eficiencia y dedicación.

G.S.

Mérida, Venezuela
Noviembre de 1980

Parte primera

El ecosistema como mecanismo de captación y de acumulación de energía

Hemos reunido los diferentes aspectos de nuestro análisis de los ecosistemas y de la ecosfera en tres unidades temáticas que desarrollaremos en forma sucesiva. En la primera de ellas nos centraremos en el análisis de los flujos de energía, a continuación trataremos en una segunda parte (capítulos 6 al 10) los procesos de transferencia de algunos materiales y elementos esenciales para el mantenimiento de las funciones vitales, en tanto que en la tercera parte (capítulos 11 al 13) presentaremos un tratamiento sucinto de las modificaciones que sufren los ecosistemas a lo largo del tiempo, así como su reflejo en ciertas propiedades que surgen a este nivel de organización, para finalizar el libro con un esbozo de discusión que presenta la problemática del difícil equilibrio entre la sociedad y la ecosfera.

En esta primera parte sobre la bioenergética ecológica haremos hincapié en la producción primaria y en los factores ambientales que la modifican, presentando ejemplos concretos que permitan comparar los procesos productivos en diferentes tipos de ecosistemas. En el primer capítulo expondremos el enfoque general que se seguirá en todo el libro, el que utiliza como eje central el concepto de ecosistema definido como conjunto de interacciones que determinan una estructura funcional divisible en diferentes componentes, compartimientos o subsistemas. El capítulo 2 nos servirá para hacer una presentación del origen y las vías que sigue la energía radiante solar antes de motorizar el metabolismo de los ecosistemas, para entrar luego, en el tercer capítulo, en la problemática de la producción primaria y su proceso central: la fotosíntesis. En el capítulo 4 se discutirán los procesos de transferencia de energía que vinculan a los productores primarios con el sub-

sistema de descomponedores y con la materia orgánica del suelo. Finalmente, el último capítulo de esta primera parte lo dedicaremos a un análisis comparado de los procesos productivos en diversos ecosistemas.

En cada uno de los temas trataremos de utilizar, en la medida de lo posible, ejemplos tomados de las regiones tropicales, pues quisiéramos que este pequeño libro sirviera también como una introducción al estudio de la ecología tropical. Sin embargo es inevitable, y también conveniente, tomar siempre como punto de referencia el comportamiento de los ecosistemas extratropicales, pues ellos son los mejor conocidos hasta ahora. De este modo la comparación entre ambas situaciones nos puede servir a la vez para resaltar sus similitudes básicas y para señalar las diferencias críticas, al mismo tiempo que nos permitirá darnos cuenta del atraso relativo que tiene la ecología tropical y por ende de la magnitud del esfuerzo y del compromiso que debemos asumir todos los interesados en el desarrollo rápido de esta disciplina, tan apasionante intelectualmente como imprescindible para lograr la ansiada meta del desarrollo armonioso y equilibrado de nuestras sociedades y nuestros pueblos dentro de un marco natural que conserve sus características positivas, su utilidad como fuente de recursos y su innegable belleza.

1

Consideraciones generales sobre los flujos energéticos en los ecosistemas

1.1 EL ENFOQUE ECOSISTÉMICO

Aunque los ecosistemas no constituyen el único objeto de estudio de la ecología, ya que esta disciplina científica abarca un amplio espectro de niveles de integración (desde los individuos hasta el conjunto de la ecosfera, pasando por las poblaciones, los grupos de poblaciones interactuantes, las comunidades bióticas, los ecosistemas, los paisajes y las regiones naturales), el ecosistema se ha configurado sin embargo como uno de los conceptos centrales y a su vez exclusivos de esta rama de la ciencia.

Desde que fue acuñado el término de "ecosistema" (Tansley, 1935) o su equivalente de "biogeocenosis" utilizado de preferencia por los investigadores soviéticos (Sukachev, 1945; Sukachev y Dylis, 1964), al mismo tiempo que su papel iba creciendo promovía una nueva perspectiva temática cuya fecundidad como generadora de preguntas trascendentes está muy lejos de haberse agotado. Fue especialmente desde finales de la década de 1960 cuando el enfoque ecosistémico comenzó a propagarse impetuosamente, contribuyendo a un avance vertiginoso del conocimiento en terrenos hasta entonces casi vírgenes, como el estudio del funcionamiento y de la dinámica de los grandes tipos de ecosistemas terrestres.

Por otra parte, el concepto de ecosistema aparece cada día más capaz de inducir una convergencia entre aspectos, fenómenos y procedimientos hasta ahora deshilvanados e inconexos, provenientes de diferentes campos científicos e incapaces, cada uno por sí mismo, de brindarnos modelos coherentes y globales del funcionamiento de la natu-

raleza que nos rodea. En cierto modo la historia natural de los orígenes gloriosos de la ciencia renace vigorosa a través de la ecología, en su aspiración de comprender (y de utilizar esta comprensión para modificar y orientar) la economía de la naturaleza; incluyendo en la misma, además de la infinita variedad de seres vivos, tanto al hombre como al ambiente, que es a su vez causa y producto de la intrincada trama de interacciones entre todos estos componentes.

El enfoque sistémico extendido a la totalidad de la vida, de sus manifestaciones y de sus condicionantes, nos conduce a los conceptos de biosfera y de ecosfera. Aparentemente fue Lamarck, a comienzos del siglo XIX, el primero en esbozar una concepción global de la biosfera que puede ser considerada como punto de partida de las ideas modernas, aunque fue el biogeoquímico ruso Vernadsky (1929) quien desarrolló una teoría o modelo de la biosfera como sistema planetario de interacciones geofísicas, geoquímicas y bióticas, escenario natural, como expondría más tarde Hutchinson (1965), del "drama evolutivo desarrollado en este teatro ecológico". Nosotros hemos preferido utilizar el término ecosfera para designar al conjunto indisoluble formado por todos los seres vivos y sus hábitats u *oikos*. Otros autores lo designan como biosfera, pero aquel término nos parece más indicativo de la idea que se quiere expresar con este concepto.

El nombre de ecosistema* se refiere entonces a una porción más o menos convencionalmente delimitada de la ecosfera (fig. 1.1) considerada como un todo organizado en el espacio y en el tiempo, donde se desarrollan simultáneamente una serie de procesos de diferente tipo que vinculan a sus distintos componentes, sean éstos organismos vivos o materiales inertes, y que interactúan biunívocamente unos con otros. El enfoque ecosistémico permite de este modo analizar fenómenos de interacción e interdependencia entre todos los componentes, lo que significa en primer lugar una síntesis y una trascendencia de la tradicional separación y aislamiento entre fenómenos de naturaleza biológica y procesos abióticos. Si, además, dentro de los ecosistemas colocamos también a esa especie tan peculiar que es el *Homo sapiens*, con sus artefactos y sus tradiciones, obtenemos un conjunto que engloba dentro de una misma concepción, o de una misma óptica, fenómenos que enlazan las ciencias del hombre con las ciencias de la naturaleza.

*Además de la acepción de ecosistema que utilizaremos en este libro, el término ha sido usado como sinónimo de "sistema ecológico". Nosotros mantendremos la distinción entre ambas acepciones, los ecosistemas son un tipo particular de sistema ecológico. Una población aislada o dos poblaciones que interactúan son sistemas ecológicos, pero no ecosistemas.

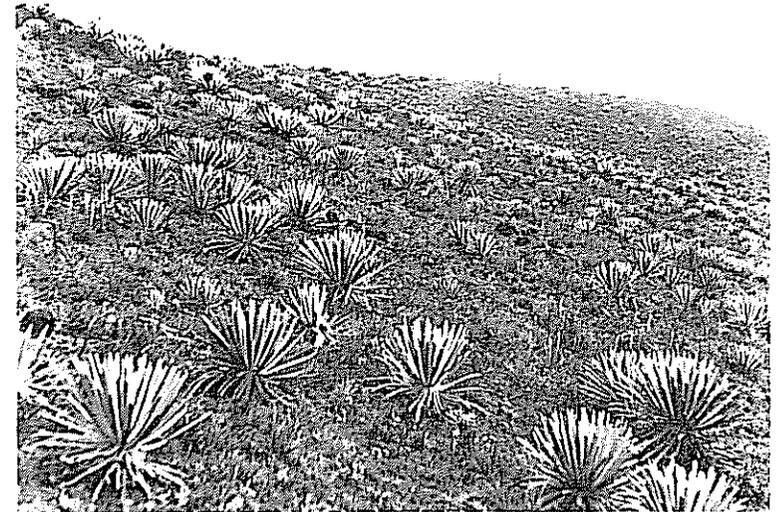


Figura 1.1. Dos ejemplos de ecosistemas naturales. A. Una sabana tropical en los llanos de Venezuela, B. Un páramo en los Andes de Mérida.

Por supuesto que estos sistemas así definidos resultan de una extrema complejidad si se consideran simultáneamente todas sus interacciones. Pero si construimos modelos simplificados de los mismos, que sólo consideren aspectos parciales, podremos llegar a través de diversas aproximaciones a vertebrar una estructura global que nos permita vislumbrar la complejidad del conjunto sin haber renunciado en ningún momento a la noción de la organicidad y unicidad del sistema como estructura dinámica de interacciones cambiantes. Sabemos que los modelos son conceptualizaciones que simplifican una realidad compleja para posibilitar una mejor comprensión de sus fenómenos esenciales. El grado de simplificación puede variar mucho, así como las formas de expresar el modelo mismo, desde las puramente conceptuales o verbales hasta las exclusivamente matemáticas. Nosotros nos limitaremos a utilizar modelos muy simples que permiten visualizar y cuantificar los procesos ecológicos de los ecosistemas y de la ecosfera. Estos modelos, por otra parte, representan sistemas abiertos, es decir, con un continuo flujo de materia y de energía hacia ellos y desde ellos hacia el mundo exterior. Como sistemas abiertos se les pueden aplicar entonces los principios metodológicos de la teoría general de sistemas de von Bertalanffy (1950). De esta manera se vincula la ecología con una de las concepciones científicas de mayor poder de generalización y de síntesis que se han producido en el siglo XX.

Los ecosistemas pueden ser estudiados desde los puntos de vista distintos y complementarios: uno a través de los procesos ecológicos y los cambios numéricos que sufren los individuos, las poblaciones y las especies que los integran, tanto de animales como de plantas y microorganismos; el otro, analizando los flujos de materiales y de energía que tienen lugar dentro de los ecosistemas o entre éstos y el mundo exterior. El primer enfoque, que nosotros no desarrollaremos en este libro, constituye de por sí una parte sustancial de la ecología, siendo de hecho el objeto central de estudio de ramas tan pujantes como la ecología fisiológica, la ecología de poblaciones, la ecología evolutiva, etc. Abordaremos el segundo enfoque, comenzando en los cinco capítulos iniciales con la bioenergética del ecosistema, para continuar en los capítulos siguientes (6 al 10) con las transferencias de diferentes materiales y elementos, y terminar con una presentación de algunas propiedades generales de los ecosistemas que relacionan su dinámica con los aspectos anteriormente mencionados.

Resulta interesante señalar, antes de pasar al tema siguiente, cómo en el desarrollo de la ciencia, el interés por los aspectos ligados a las transferencias de minerales y de otros elementos entre las plantas y el

suelo surge mucho antes que el concepto mismo de ecosistema. En efecto, la consideración científica del ciclo del agua y de los nutrientes, sobre la que mucho más tarde se edificará la moderna teoría ecológica y biogeoquímica, tiene su origen en actividades concretas, en especial en la agricultura, con su preocupación constante por la productividad y su manera de aumentarla a través del manejo de distintos factores como la fertilización, irrigación, etc.

1.2. EL ECOSISTEMA COMO UNA CAJA NEGRA

En el nivel de análisis más simple posible, podríamos considerar al ecosistema como una "caja negra", ignorando por el momento los procesos internos para tener en cuenta solamente las entradas y las salidas de energía y de materiales. En todo ecosistema se producen necesariamente intercambios con el medio externo que lo rodea. Nosotros vamos a separar, con un criterio estrictamente artificial y como necesidad pedagógica, los intercambios de materiales, cualesquiera que éstos sean: agua, O_2 , CO_2 , otros gases, minerales, iones, etc., de los intercambios de energía. En ciertos procesos ambos intercambios son insolubles, mientras que en algunos casos es solamente la energía, en forma de radiación o de calor, la que se incorpora o se pierde. Sin embargo, la mayor parte de las transferencias energéticas dentro del ecosistema implican una transferencia de materia orgánica.

En la figura 1.2 representamos el ecosistema como una caja negra, utilizando este concepto de empleo corriente en tecnología para designar un aparato complejo cuyo mecanismo interno de funcionamiento no se analiza, sino que se tiene en cuenta únicamente el papel que desempeña dentro de un proceso determinado. Se resaltan así las entradas y salidas de energías y de materiales de manera global, sin ninguna especificación sobre la naturaleza interna del sistema. Sabemos que en la mayor parte de los ecosistemas naturales la principal entrada de energía está representada por la radiación solar. Únicamente en sistemas muy especiales el aporte energético se hace en forma de energía química retenida en los enlaces de compuestos orgánicos relativamente complejos. Como veremos enseguida, las salidas de energía, en cambio, son parte de varios procesos ecológicos diferentes.

El ecosistema se reduce así a una porción de la naturaleza o de la ecosfera, limitada conceptualmente por un borde, frontera o interfase a través del cual pasan continuamente y en ambas direcciones energía y sustancias químicas. Este límite convencional lo separa por regla ge-

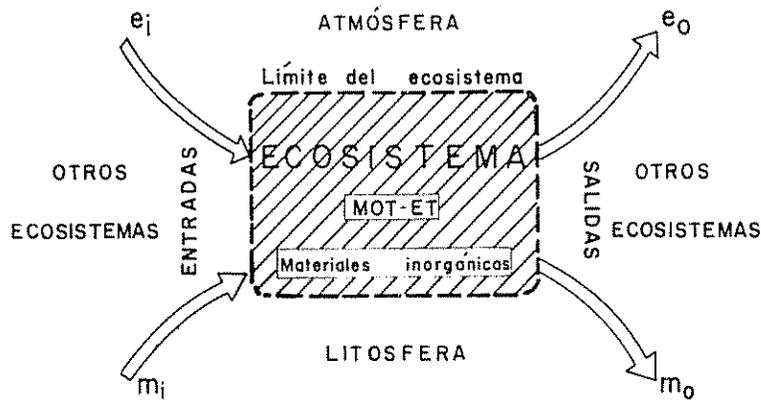


Figura 1.2. El ecosistema considerado como una "caja negra". Se representan las entradas (i) y salidas (o) de energía (e) y materiales (m). Los respectivos niveles en el ecosistema constituyen la energía total (ET), equivalente energético de la materia orgánica total (MOT), y el conjunto de materiales inorgánicos contenidos en todo el sistema.

neral de la atmósfera, y en los ecosistemas acuáticos también del medio líquido. Además lo aísla de la litosfera a una cierta profundidad en el sustrato (suelo en sentido amplio) donde los intercambios se hacen menos significativos. De este modo la delimitación vertical de un ecosistema resulta más o menos clara y objetiva, mientras que sus fronteras horizontales con los sistemas vecinos pueden ser menos obvias y depender de convenciones regidas por los fines específicos de una investigación ecológica concreta, es decir, a menudo son sólo límites que ponen los investigadores como una necesidad metodológica.

Aprovecharemos entonces este primer esquema funcional de un ecosistema para definir algunas variables relacionadas con las transferencias y los flujos de energía y de materiales. En primer lugar, una de las variables de estado o niveles más importantes de un ecosistema es la cantidad de "materia orgánica total" (MOT) que contiene. (La materia orgánica puede ser considerada como la reserva de energía química potencialmente aprovechable por los organismos, de modo que la MOT equivale a la energía total (ET) disponible para el metabolismo del ecosistema. El nivel de la MOT representa casi siempre un valor puntual, en el sentido de que en la mayoría de los ecosistemas sufre

variaciones importantes en el tiempo, tanto de tipo cíclico como tendencial. Discutiremos más adelante algunos métodos para medir o estimar la MOT, por el momento diremos que puede expresarse tanto como peso fresco o vivo, que sufrirá por supuesto amplias oscilaciones temporales; o como peso seco (secado a estufa hasta peso constante); o también como peso de carbono, sobre todo en el caso en que se desee obtener un balance detallado de este elemento en el ecosistema. El equivalente energético de esta MOT será el "contenido energético total" del ecosistema (ET). Su determinación directa es sumamente laboriosa, pero puede llegarse a aproximaciones útiles tomando los equivalentes energéticos medios de los materiales vegetales y animales más frecuentes. La mayor parte de estos se sitúan entre 4 y 5 kcal por gramo de materia orgánica libre de cenizas.

Del mismo modo que hemos considerado un nivel de MOT o de ET acumulada en el sistema, podríamos establecer separadamente las cantidades existentes de distintas sustancias o de elementos químicos, determinando en el conjunto del ecosistema el contenido total de agua, de nitrógeno o de cualquier otro elemento de interés. La determinación de estos niveles nos daría una primera visión detallada e interesante del ecosistema, aunque de un carácter totalmente estático.

Si deseamos comenzar a comprender el funcionamiento del sistema, debemos centrar nuestra atención en los cambios que se producen en estos niveles o, lo que es lo mismo, en los flujos y en las transferencias a través del sistema. Llamaremos flujo a la cantidad de una sustancia, o de energía, que circula a través del sistema por unidad de tiempo. Este flujo se descompone en entradas (i) y salidas (o). Se denominan tasas de entrada, de salida o de flujo total, las cantidades que circulan por unidad de tiempo en relación con las que existen dentro del sistema:

$$\text{tasa de entrada de energía} = e_i/ET$$

$$\text{tasa de salida de energía} = e_o/ET$$

$$\text{tasa de flujo de energía} = \frac{e_i - e_o}{ET}$$

siendo e_i , e_o las cantidades totales de energía que entran o salen del sistema por unidad de tiempo.

Se denomina tiempo de reciclado o de renovación el tiempo que

tardaría un material, o la energía, en renovarse totalmente dentro del sistema si se mantuvieran las actuales tasas de salida:

$$\text{tiempo de reciclado de la energía} = ET/e_0$$

Finalmente se denomina función de transferencia del sistema para un determinado flujo la relación entre salida y entrada en un intervalo de tiempo; así, para la energía sería:

$$f_e = e_0/e_i$$

es decir, la función que permite calcular la salida de acuerdo con la entrada:

$$e_0 = f_e (e_i)$$

Esta función puede depender no sólo del nivel en cada instante, es decir en este caso de ET, sino también de otras variables del sistema.

En la mayor parte de los estudios ecológicos en ecosistemas continentales, el peso fresco o el peso seco por unidad de superficie de terreno se expresa en unidades que van desde mg/cm^2 hasta t/ha , según sea el proceso y el ecosistema que se está estudiando. En análisis energéticos se trabaja generalmente con cal o con kcal por unidad de superficie, aunque se tiende cada vez más a expresar los resultados en unidades como joules o watt (véase tabla 2.1).

Recordemos también que de ningún modo puede el flujo de energía a través de un ecosistema ser considerado como un ciclo cerrado, ni a este nivel ni al de la ecosfera o de todo el planeta, ya que las leyes de la termodinámica nos dicen que en toda transferencia de energía una parte de la misma se disipa en forma de calor.

Vamos a examinar ahora con más detalle cuáles son las entradas y salidas de materiales y de energía en un ecosistema concreto, tomando para ello como ejemplo un agroecosistema simple: una parcela de maíz (fig. 1.3). En este caso, como el agricultor trata de reducir los componentes bióticos a un mínimo, sólo queda el cultivo mismo más algunas malezas y plagas casi inevitables, conjuntamente con la fauna y la microflora propia del suelo. Las entradas de materiales al sistema podrán ser: la siembra (introducción intencionada o accidental de semillas del cultivo y de malezas); la colonización o entrada espontánea de otras especies; las precipitaciones y la irrigación; la fertilización (adición de ciertos compuestos de N, P, K, Ca, etc.). A su vez, las prin-

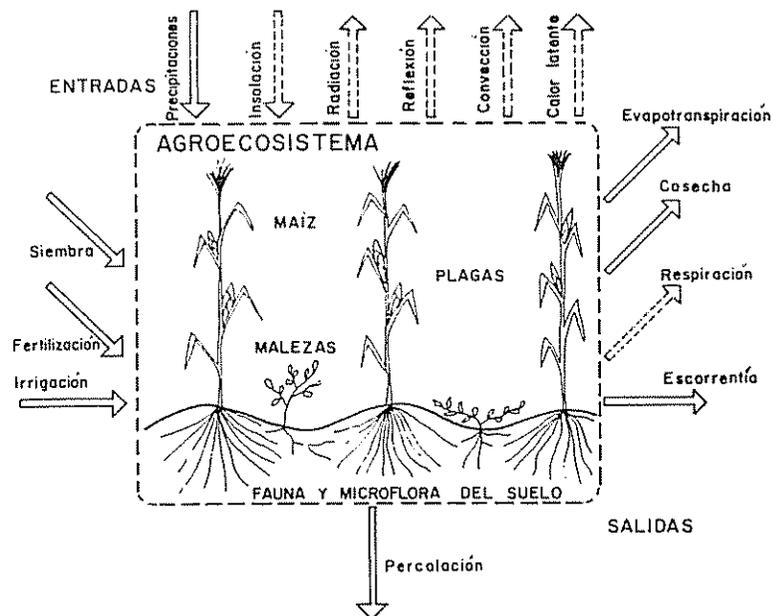


Figura 1.3. Esquematación de las entradas y salidas de energía y materiales en un ecosistema agrícola: un cultivo de maíz. Se representan con trazo continuo los flujos de materiales: agua, iones, gases, etc., y con trazo discontinuo los flujos de energía.

cipales salidas de materiales se producirán a través de: la evaporación de agua del suelo y la transpiración de las plantas; la escorrentía superficial y la infiltración profunda (en ambos procesos el agua lleva iones en solución y partículas en suspensión); la exportación de materiales bióticos: granos, semillas, etc. Los principales flujos energéticos estarán representados por la radiación solar incidente; la radiación de onda larga emitida por el suelo y la vegetación; la convección y conducción de calor hacia la atmósfera; la reflexión de la luz por las diferentes superficies; las pérdidas de calor por respiración de plantas y otros organismos; el consumo y la exportación de materiales por algunos animales: aves, insectos, etc., y la cosecha del grano por el agricultor, lo que implica tanto pérdida de materiales como de la energía que contiene la materia orgánica exportada del sistema.

En resumen, este esquema global del ecosistema como caja negra que considera únicamente las entradas y salidas del mismo nos sirve para resaltar el carácter esencialmente abierto de estos sistemas, con flujos constantes de materiales y de energía a través de un límite más o menos convencional. Pero este enfoque no nos informa nada de lo que pasa en el interior del sistema, de su complejidad o de su estructura, ni considera la naturaleza de las transformaciones que ocurren entre entradas y salidas. Podremos obtener funciones de transferencia matemáticamente precisas sin que ello signifique que deba haber necesariamente un equilibrio entre entradas y salidas; puede haberlo dentro de un cierto intervalo o para un determinado material, o puede no existir equilibrio, en cuyo caso el sistema se irá transformando con el tiempo en una u otra dirección, incrementando o disminuyendo sus variables de estado.

1.3 LOS FLUJOS DE ENERGÍA EN EL INTERIOR DEL ECOSISTEMA

En un análisis posterior ya destacamos la caja negra para analizar qué pasa dentro, refiriéndonos ahora particularmente a las vías de transferencias energéticas, dejando para otros capítulos los intercambios de materiales. La primera necesidad que surge es la de diferenciar varios compartimientos o subsistemas dentro del ecosistema global, cada uno de ellos con ciertas particularidades con referencia a la bioenergética. Una primera compartimentación podría ser en los niveles tróficos conocidos: productores, consumidores primarios, secundarios, etc. Sin embargo, quedará claro que en este momento no nos interesan las redes tróficas como tales (eso corresponde al enfoque poblacional y comunitario del ecosistema), sino los flujos de energía globales.

En la figura 1.4 hemos representado una compartimentación del ecosistema en tres subsistemas. En estos diagramas de compartimentación trataremos de que el tamaño de cada compartimiento guarde relación con la magnitud de la reserva representada. Así, por ejemplo, en la mayor parte de los ecosistemas continentales la energía acumulada como materia orgánica en los organismos autótrofos y en el suelo sobrepasa largamente a la energía de los heterótrofos. Los organismos autótrofos captan una parte de la radiación incidente que les llega (luz) y la acumulan en forma de energía química de enlaces orgánicos. A su vez, una cierta proporción de esta energía acumulada como biomasa del sistema productor es consumida en la respiración, perdiendo-

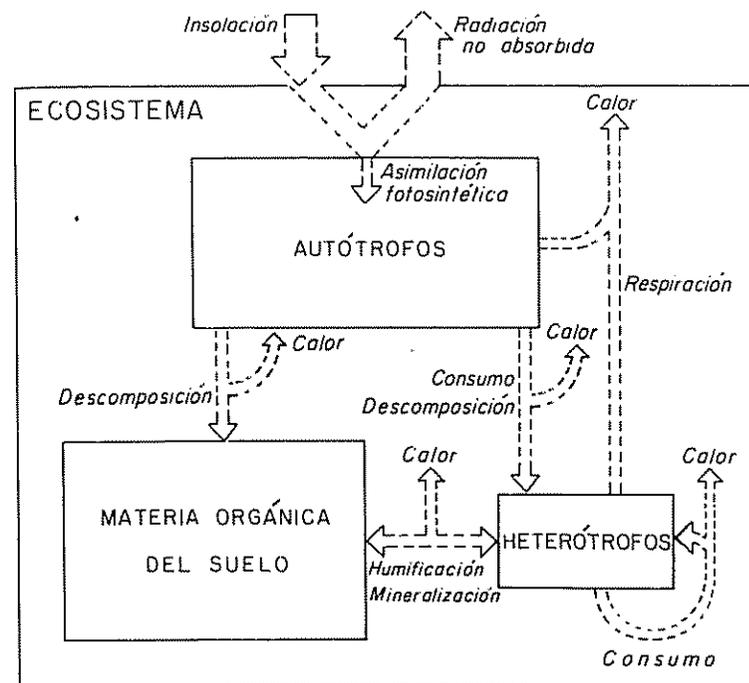


Figura 1.4. Compartimentación de un ecosistema para un primer análisis de los flujos de energía. Los organismos autótrofos, representados en los ecosistemas terrestres por la vegetación, forman el compartimiento asimilador o productor primario; el conjunto de organismos heterótrofos (consumidores y descomponedores) forma un segundo subsistema, que recibe su energía de los autótrofos; la materia orgánica del suelo constituye el tercer compartimiento funcional, vinculado a los heterótrofos a través de la microflora edáfica.

se entonces parcialmente en forma de calor. Otra vía de transferencia energética es a través del consumo o de la descomposición de la materia orgánica de los productores por los consumidores primarios y los descomponedores. La energía incorporada a la materia orgánica de los heterótrofos constituye el segundo compartimiento en el flujo energético del ecosistema. A través de transferencias que incluyen muchas veces cadenas tróficas más o menos largas y complejas, la energía de

los heterótrofos se disipa como calor en los procesos de respiración, consumo y descomposición. Sin embargo, una parte de la energía queda inmovilizada temporalmente en forma de compuestos orgánicos complejos y relativamente resistentes a la biodegradación (humus), que se acumulan en un tercer compartimiento del ecosistema: el suelo. Esta energía pasa muy lentamente hacia los heterótrofos por acción de microorganismos del suelo que van degradando (mineralizando) el humus. Sólo se presenta en la figura 1.4 el destino de la energía efectivamente absorbida o asimilada por los autótrofos, sin tener en cuenta por el momento qué pasa con el resto de la energía incidente.

En la figura 1.5 hemos incrementado el número de subsistemas con vistas a captar más adecuadamente la diversidad de procesos implica-

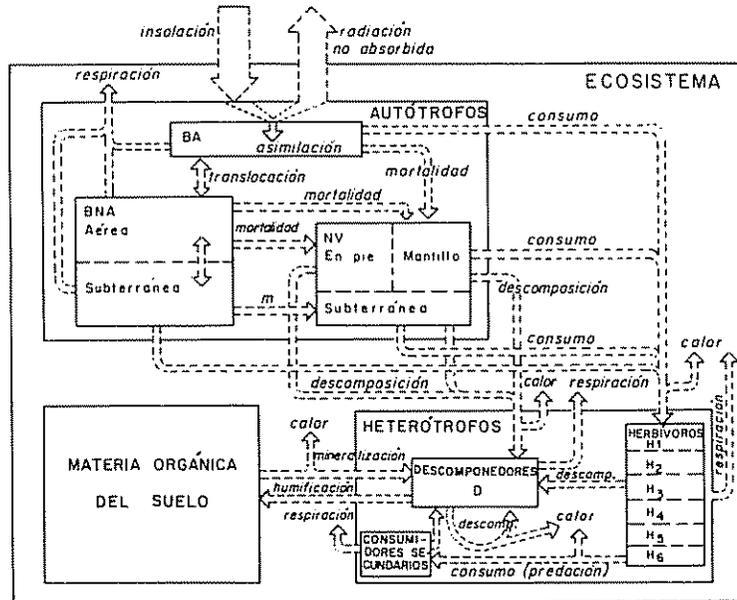


Figura 1.5. Una compartimentación algo más detallada de un ecosistema para el análisis de los flujos energéticos. Los dos subsistemas principales: autótrofos o vegetación y heterótrofos, han sido a su vez divididos en varios subsistemas vinculados entre sí por procesos de transferencia de energía. La compartimentación puede proseguirse estableciéndose un modelo jerárquico donde cada unidad se compone de varios subsistemas al mismo tiempo que integra un subsistema de orden superior.

dos en las distintas vías de circulación y disipación de la energía. Dentro de los autótrofos resulta conveniente considerar por separado un comportamiento para la biomasa asimiladora (BA) y otro para la no asimiladora (BNA). Conviene asimismo diferenciar esta última en biomasa aérea o epigea y subterránea o hipogea, ya que a menudo su comportamiento en los diferentes procesos productivos es diferente. En el compartimiento BA es donde ocurre el proceso clave de la incorporación de energía al ecosistema, el que para todos los fines prácticos puede equipararse con la fotosíntesis, que transforma parte de la radiación solar en energía química. Como BA se considera entonces el conjunto de la biomasa foliar, aunque por ser la fotosíntesis un proceso dependiente de la luz incidente y, por consiguiente, del área de interceptación de la misma, a menudo la superficie foliar puede resultar un parámetro más ilustrativo que el peso, especialmente el índice de superficie foliar (ISF), es decir, la superficie foliar total (una cara de la hoja) por unidad de superficie de terreno.

La energía representada en la BNA procede de la BA por translocación interna de compuestos orgánicos. La BNA aérea está formada por troncos, ramas, órganos reproductivos y otras partes no verdes, mientras que la BNA subterránea comprende raíces, tallos subterráneos, etc. Cada uno de estos compartimientos tiene sus propios consumidores primarios o herbívoros: folívoros, frugívoros, etc. (H_1 , H_2 , H_3), aunque pueden existir organismos generalistas que consuman indistintamente en cualquiera de ellos. Sin embargo, como precisaremos luego en los ejemplos subsiguientes, la principal salida de energía de estos subsistemas no es a través del consumo sino de la respiración y de la mortalidad. Los diferentes herbívoros pueden a su vez ser consumidos o depredados por consumidores secundarios, depredadores o carnívoros (C_n) que funcionan como transmisores de energía hacia la atmósfera, por respiración, o hacia los descomponedores (excreción, mortalidad).

El proceso de mortalidad, diferente en muchos aspectos en plantas y animales, en el sentido de que muchos órganos de las plantas son de vida corta y renovables periódicamente, nos conduce a identificar otro subsistema: el de la "necromasa" o materia vegetal muerta, aún no transformada (NV). Se puede dividir igualmente en aérea y subterránea; la aérea generalmente se separa en dos componentes de comportamiento distinto: la "necromasa muerta en pie" y el "mantillo" u "hojarasca", que representa el conjunto de los órganos vegetales en transformación sobre la superficie del suelo. La necromasa tiene sus propios consumidores primarios (detritívoros, saprófagos) en la ma-

cro- y mesofauna (H_4 , H_2). Sin embargo, el principal proceso de transformación que exporta energía de este compartimiento de descomponedores, importantísimo dentro de todo ecosistema terrestre, lo llamaremos D. Del mismo, a través de numerosos reflujos internos, se pierde parte de la energía hacia la atmósfera y el suelo por consumo, descomposición y respiración, mientras que otra parte substancial de la energía química permanece en compuestos orgánicos complejos y difícilmente metabolizables que se incorporan al suelo en forma de "humus", constituyendo una reserva más o menos estable de materia orgánica. Ésta es atacada muy lentamente por grupos especiales de microorganismos del suelo que al metabolizar la descomponen, liberando a su vez energía en su respiración.

De esta forma hemos esquematizado a un primer nivel cualitativo las principales vías de transferencia de energía en un ecosistema terrestre, haciendo hincapié en los productores y descomponedores. Podría ser necesario compartimentar aún más un ecosistema, distinguiendo diferentes grupos de organismos tanto en uno como en otro nivel trófico, separando por ejemplo árboles, arbustos y hierbas, o diferentes grupos microbianos que atacan distintos substratos, o incluso haciendo una separación por especies. En general un análisis detallado de los procesos productivos obliga a considerar todos estos subsistemas como unidades más o menos independientes. Algunos autores (Odum, 1972; Hall y colab. 1977) representan con diferentes símbolos los comportamientos que cumplen distintas funciones: aquellos que captan energía, los que la degradan, etc., así como los diferentes tipos de transferencias. El diagrama se hace así quizás más informativo y elegante, pero también menos fácilmente comprensible.

Vemos cómo un ecosistema puede representarse mediante diferentes modelos de compartimientos vinculados entre sí por procesos y funciones de transferencia. De acuerdo al proceso ecológico que estamos analizando: bioenergética, balance hídrico, biogeoquímica, etc., se deberá utilizar una compartimentación diferente en cuanto a los subsistemas que se consideren y las transferencias que los vinculen. Por otra parte, este enfoque del ecosistema tiene la ventaja de que puede fragmentarse en subsistemas o submodelos, que a su vez se subdividen formando una estructura jerárquica en la que el grado de subdivisión o de detalle en el análisis puede regularse de acuerdo a la conveniencia de la investigación, a la finalidad del estudio o a la información disponible. Lo interesante es que en cada subdivisión el subsistema pueda ser analizado ya sea como una caja negra, limitándose entonces a la consideración de entradas, salidas y funciones de transfe-

rencia, o bien como un sistema estructurado en subsistemas de orden inferior, llevando el nivel de complejidad del modelo hacia un detalle cada vez mayor.

1.4 FLUJOS DE ENERGÍA EN ALGUNOS ECOSISTEMAS TERRESTRES

Para finalizar esta introducción a la bioenergética del ecosistema daremos unos ejemplos que nos permitirán cuantificar algunos de los procesos que acabamos de mencionar. Pero antes es necesario tener claro que el conocimiento de la energética de los ecosistemas terrestres está en sus comienzos. Muchos procesos en ecosistemas importantes sólo son conocidos de manera bastante superficial, aunque este enfoque constituye sin duda una de las líneas de investigación ecológica de mayor desarrollo reciente, sobre todo a partir del programa internacional de investigación conocido como IBP (Programa Biológico Internacional). El IBP significó un gran esfuerzo en equipo, desarrollado desde fines de la década de 1960 hasta mediados de la de 1970, que produjo una enorme cantidad de información sobre los grandes tipos de ecosistemas, información que aún no ha terminado de ser explotada totalmente. Worthington (1978) recopila la historia y los logros más destacados de este programa.

El primer ejemplo que analizaremos corresponde al ecosistema de bosque deciduo templado, formación característica de climas templado-húmedos con inviernos fríos. Este ecosistema ha sido uno de los mejor estudiados en el aspecto productivo gracias a los resultados de los proyectos del IBP en Alemania, Bélgica, Gran Bretaña y Estados Unidos. Tomaremos en primer lugar los resultados obtenidos en un bosque de roble en Férage (Bélgica) según los trabajos de Duvigneaud y colab. (1971). El bosque de Férage tenía una sola especie arbórea alta, el roble (*Quercus petraea*), que en la parcela estudiada alcanzaba 24 metros de altura, con una edad promedio de 117 años. Había además algunas especies de árboles bajos y un estrato herbáceo estacional. La fauna de herbívoros, relativamente rica, estaba constituida en su mayor parte por insectos y otros artrópodos que consumen la biomasa aérea, y por lombrices de tierra consumidoras de detritos en el suelo. Los vertebrados, en cambio, eran muy escasos debido especialmente a la alta densidad de población en esta región de Europa.

En la figura 1.6 aparecen los niveles de materia orgánica en peso seco (t/ha) en cada uno de los compartimientos en que se dividió al sis-

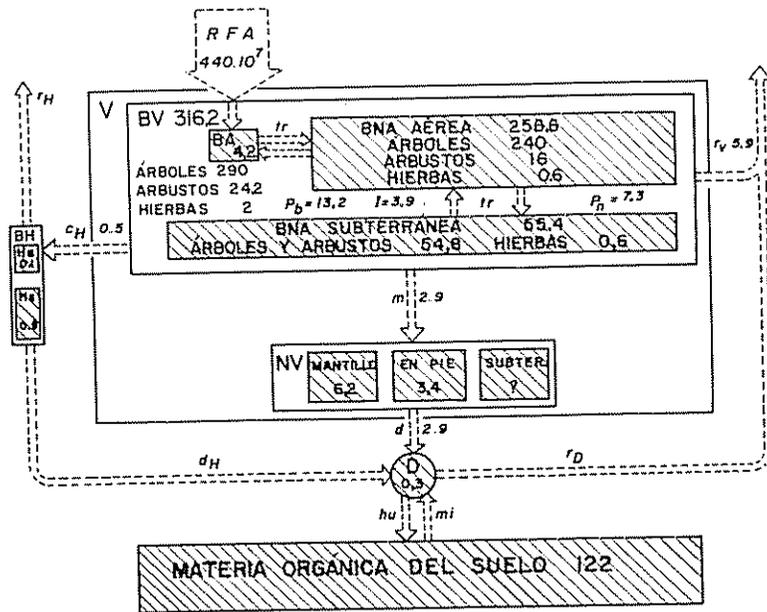


Figura 1.6. Algunos valores relacionados con la energía en un ecosistema de bosque deciduo templado en Férage (Bélgica), según Duvigneaud y colab. (1971). Las cantidades de materia orgánica, expresadas en t/ha, se indican en negrita, mientras que los flujos de energía en 10⁷ kcal/año figuran en bastardilla. El subsistema vegetación (V) ha sido dividido en biomasa (BV) y necromasa (NV). En la biomasa se separó biomasa asimiladora (BA), biomasa no asimiladora aérea (BNA_A) y biomasa subterránea (BNA_S). El subsistema consumidores primarios o herbívoros (BH) también es separado en consumidores primarios o subterráneos (Hs). El compartimento de descomponedores (D) y la materia orgánica del suelo (MOS) no se subdividen. Los procesos de transferencia de energía representados son: P_b, producción primaria bruta; P_n, producción primaria neta; I, incremento en materia orgánica; tr, translocaciones; m, mortalidad; d, descomposición; r, respiración; c, consumo; hu, humificación; mi, mineralización del humus.

tema, así como las principales transferencias energéticas entre los mismos expresadas en kcal/ha-año o en t/ha-año. Hemos preferido expresar las reservas en unidades de peso seco y no de energía porque de es-

te modo resulta más fácil obtener una idea directa de las magnitudes representadas. Los aspectos que más queremos destacar en cuanto a los niveles de materia orgánica en este bosque son:

- La vegetación constituye la principal reserva de MO y por ende de energía: 316.2 t/ha sobre un total de alrededor de 450 t/ha de MOT del ecosistema; es seguida en importancia por el suelo (122 t/ha); luego la necromasa (alrededor de 20 t/ha, teniendo en cuenta la necromasa subterránea); mientras que resulta mínima la importancia cuantitativa, como acumuladores de MO y de energía, de los consumidores primarios (1 t/ha) y de los descomponedores (0.3 t/ha).
- La mayor parte de la materia orgánica queda acumulada en los árboles (290 t/ha), sobre todo en forma de madera (aproximadamente 280 t/ha). Es decir, más del 60 % de la energía total del ecosistema se encuentra relativamente inmovilizada en los árboles formando tejidos de metabolismo lento en troncos, ramas y raíces.
- Aproximadamente el 40 % de la MOT del bosque es hipogea, es decir se encuentra dentro del suelo, ya sea en los órganos vegetales subterráneos (55.4 t/ha) o como humus (MOS: 122 t/ha).
- Considerando que las hojas son el subsistema asimilador donde se produce la captación y transformación de la energía solar, llama la atención la importancia cuantitativa mínima de su biomasa, de poco más de 4 t/ha en el momento de su máximo desarrollo durante el verano. Esto quiere decir que alrededor del 1 % de la MOT del bosque es realmente biomasa productiva, en tanto que el 99 % restante es el producto acumulado en formas relativamente inertes, durante años de actividad asimiladora.
- Dentro del subsistema de consumidores primarios o herbívoros (BH), la pedofauna (animales que viven dentro del suelo) representa el 90 % de la biomasa total (0.9 t/ha), mientras que la fauna de vida aérea, principalmente insectos, se reduce al 10 % restante. Los vertebrados: aves, reptiles, pequeños y grandes mamíferos, constituyen a su vez sólo el 10 % de la biomasa total de herbívoros aéreos.

En cuanto a las transferencias energéticas entre los diferentes compartimentos, podemos hacer notar que:

- La cantidad de energía solar incidente sobre el bosque que puede ser potencialmente utilizada en la fotosíntesis, la llamada radiación fotosintéticamente activa (RFA), alcanza a 440.10 kcal/ha-año.

Discutiremos con más detalle en el capítulo 2 las variaciones de este parámetro en función de diferentes características ambientales; por ahora queremos hacer resaltar que ésta es una cantidad de energía fabulosa; alcanzaría, por ejemplo, para calentar 44 000 000 de litros de agua por m^2 desde el punto de congelación hasta el de ebullición, es decir, cada año llevaría desde 0° hasta 100° una columna de agua de 44 km de altura.

- De esta enorme cantidad de energía potencialmente disponible, la vegetación sólo capta en este bosque alrededor del 3 %. Esta función constituye la producción primaria bruta ($P_b = 31.8$ t/ha-año, $13.2 \cdot 10^7$ kcal/ha-año).
- Del total de energía radiante captada en el proceso de fotosíntesis y acumulada transitoriamente como energía química en la materia orgánica vegetal, el 45 % ($5.9 \cdot 10^7$ kcal/ha-año) es consumido durante la respiración de las plantas (r_v) para el mantenimiento, crecimiento y demás funciones vitales; el 55 % restante ($7.3 \cdot 10^7$ kcal/ha-año) queda acumulada como tejidos vegetales más permanentes. Ésta es la producción primaria neta ($P_n = 17.6$ t/ha-año). La P_n constituye la energía disponible en principio para los restantes niveles tróficos del ecosistema.
- De la P_n , el 53 % se acumula en órganos permanentes como crecimiento o incremento anual de la biomasa vegetal ($I = 3.9 \cdot 10^7$ kcal/ha-año o 9.4 t/ha-año). Esto nos indica que el bosque no ha llegado a un estado de equilibrio sino que por el contrario su biomasa vegetal va aumentando con el tiempo.
- Del resto de la energía captada y acumulada en la P_n , una pequeña fracción del orden del 15 % ($0.5 \cdot 10^7$ kcal/ha-año) pasa a través de los herbívoros disipándose luego mediante su respiración, o bien al morir estos animales pasa al ciclo de los descomponedores. Pero la mayor parte de la materia vegetal ($2.0 \cdot 10^7$ kcal/ha año = 7.0 t/ha-año) sigue directamente un flujo que, a través de la necromasa, la lleva hacia los descomponedores que la mineralizarán directamente en su respiración (r_D), o quedará acumulada durante un tiempo más o menos largo como MOS de mineralización mucho más lenta.

En síntesis, se trata de un ecosistema en el que la vegetación consume en su respiración el 45 % de la energía que produce (P_b), acumula en sus órganos permanentes el 30 %, en tanto que el 25 % restante pasa a los demás subsistemas. El 22 % de la P_b sigue la vía de los descomponedores, acumulándose en parte como MOS donde constituye una energía de liberación lenta, en tanto que el 3 % de la P_b pasa por los

herbívoros, disipándose en su mayor parte en la respiración de estos organismos.

Para completar el cuadro de las transferencias energéticas dentro del mismo tipo de ecosistema forestal presentaremos algunos resultados preliminares obtenidos por Satchell (1971) en un bosque deciduo similar en Inglaterra. Éste es uno de los pocos ecosistemas en que se tiene una idea cuantitativa, aunque sea sólo aproximada, del flujo de energía que pasa por los descomponedores separados en base a diferentes substratos: hojarasca, madera, raíces y materia orgánica del suelo. Este bosque tiene 5 especies leñosas y además un estrato herbáceo-subarbusivo. Como se trata de un bosque más joven que el del ejemplo precedente, la biomasa vegetal total (fig. 1.7) sólo llega a 141 t/ha,

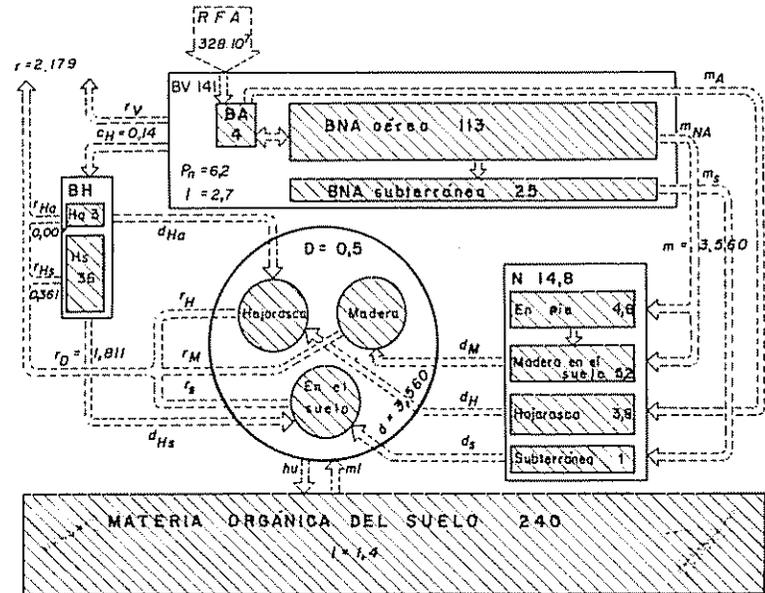


Figura 1.7. Datos de contenido en materia orgánica y flujos energéticos en un ecosistema de bosque deciduo y templado en Inglaterra, según Satchell (1971). Las convenciones son las mismas que en la figura 1.6, la materia orgánica expresada en kg/ha y el flujo de energía en kcal 10^7 ha-año. El subsistema de descomponedores (D) es dividido en tres según sean descomponedores de hojarasca, de madera o de materia vegetal y orgánica del suelo. La escala de representación de consumidores y descomponedores ha sido exagerada.

de las que 113 son troncos y ramas, 24 raíces de plantas leñosas, 4 hojas y 16 la biomasa del estrato herbáceo. Debido a la gran cantidad de materia orgánica en el suelo (240 t/ha), la MOT del ecosistema llega casi a 400 t/ha, es decir, es del mismo orden que en el ejemplo anteriormente analizado.

De acuerdo con los resultados que se presentan en la figura 1.7 puede observarse cómo el flujo principal de la energía captada por la vegetación pasa a través de la necromasa hacia los descomponedores. De una P_n de $6.2 \cdot 10^7$ kcal/ha-año, el 43 % ($2.7 \cdot 10^7$ kcal/ha-año) queda como incremento anual de la biomasa de productores, en tanto que el 57 % ($3.56 \cdot 10^7$ kcal/ha-año) pasa al ciclo de los descomponedores, mientras que la cantidad que circula a través de consumidores es insignificante (0.1410^7 kcal/ha-año). Por su parte, del total de energía que recibe el subsistema D, el 51 % se libera en la respiración de los descomponedores, el 49 % restante pasa a MOS. En este subsistema, una parte importante permanece como incremento anual de la materia orgánica del suelo ($1.4 \cdot 10^7$ kcal/ha-año), otra parte se mineraliza reingresando al ciclo de los descomponedores. Es decir que en este bosque se va acumulando anualmente una parte importante de la energía fijada en la fotosíntesis, tanto como materia orgánica vegetal, fundamentalmente en forma de madera, o como humus en el suelo.

El segundo tipo de ecosistema que consideraremos con fines comparativos es la selva tropical, tomando como ejemplo la selva centroamazónica del río Negro en Brasil, según resultados obtenidos por Klinge (1973) y Klinge y colab. (1975). Este ecosistema es mucho menos conocido que los precedentes; se notarán las numerosas incógnitas en la figura 1.8, especialmente en lo que atañe a las transferencias de energía entre los diversos compartimientos. Los principales puntos que queremos destacar, además de las incógnitas, son:

- La enorme cantidad de materia orgánica que constituye este ecosistema. La biomasa de la vegetación, que llega en esta selva a 38 m de altura, tiene un peso fresco próximo a las 1000 t/ha, lo que unido al peso de la necromasa y el humus, expresados en la figura 1.8 en peso seco, dan seguramente un peso seco para la MOT del sistema el doble del de los ejemplos precedentes de bosque deciduo templado. La selva tropical parece ser efectivamente, de todos los ecosistemas del globo terrestre, el que acumula mayor cantidad de materia orgánica por unidad de superficie. La riqueza florística está en consonancia con esta riqueza en materia orgánica; la selva centroamazónica tiene más de 500 especies de árboles por hectárea.

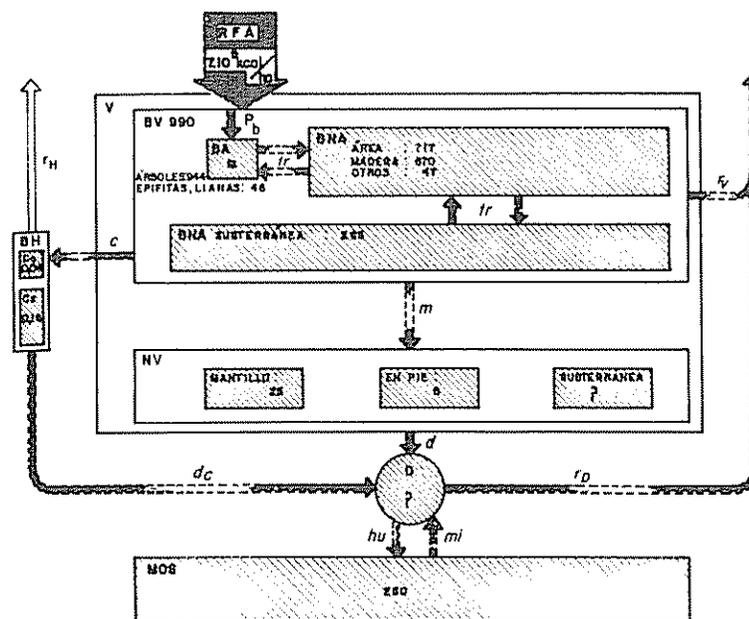


Figura 1.8. Algunos resultados sobre contenido de materia orgánica en la vegetación (peso fresco), en la necromasa y en el suelo (peso seco) en una selva tropical, según Klinge y colab. (1975). Los flujos de energía se han representado en el dibujo, pero no fueron cuantificados por los autores.

- La principal reserva energética continúa siendo la madera, seguida inmediatamente por el humus y luego por la necromasa. Esta última, sin embargo, no es muy superior a la de los bosques deciduos templados.
- La importancia cuantitativa, en términos de biomasa, de los consumidores sigue siendo mínima, y al igual que en el bosque la fauna del suelo tiene una biomasa 4 veces superior a la de los herbívoros aéreos.
- No se tienen datos sobre biomasa de descomponedores. El único proceso de transferencia de energía que ha sido estudiado en este ecosistema es la producción y descomposición del mantillo (Klinge y Rodríguez, 1968; Klinge, 1974). Según estos autores la pro-

ducción anual de mantillo es de 7.4 t/ha, que iguala a la descomposición. La P_n ha sido estimada por los mismos autores como al menos el doble de este valor, es decir en el mismo orden de magnitud que en los bosques templados anteriormente considerados.

Puede encontrarse información adicional sobre la distribución de la materia orgánica entre los distintos compartimientos del ecosistema de la selva tropical en los trabajos de Kira y Shidei (1967) sobre las selvas de Asia y Oceanía; de Jordan (1971) sobre una selva montana en Puerto Rico; de Golley y colab. (1969) en Panamá y norte de Colombia; de Folster y colab. (1976) en selvas del valle del Magdalena en Colombia, y de Klinge y colab. (1977) en la Amazonia venezolana. En general la MOT en estos ecosistemas de selva tropical es menor que en la selva centroamazónica pero continúa sin embargo siendo alta, lo mismo que la materia orgánica del suelo.

Valores y relaciones de flujos de energía substancialmente diferentes a los de bosques y selvas se obtienen en ecosistemas donde la vegetación es exclusivamente herbácea. Como ejemplo analizaremos brevemente algunos resultados preliminares que obtuvimos en un pastizal tropical de altura en el páramo de Mucubají (Andes de Mérida) a 3600 m de altitud. La vegetación está dominada por gramíneas perennes que apenas alcanzan 30 a 40 cm de altura, pero que forman un césped cerrado que cubre totalmente el suelo. La biomasa aérea asimiladora máxima es del orden de 2 a 3 t/ha (fig. 1.9), en tanto que la biomasa aérea no asimiladora, representada por estructuras reproductivas de gramíneas y otras hierbas, alcanza a 0.2-0.5 t/ha. La mayor parte de la materia vegetal se encuentra bajo la superficie como biomasa subterránea, donde alcanza conjuntamente con la necromasa hipogea un total de 20 a 22 t/ha. El mantillo u hojarasca representa alrededor de 0.7 t/ha. Debido a las bajas temperaturas de este ambiente de alta montaña (temperatura media anual 5.4°C), la necromasa se descompone sólo parcialmente, produciéndose una notable acumulación de humus, que en este suelo relativamente joven, desarrollado sobre una terraza fluvio-glaciár, llegaba a 30 t/ha en los primeros 50 cm del suelo. La biomasa de herbívoros es también baja, estando representada por insectos y otros microartrópodos como consumidores aéreos y subterráneos. Aunque la P_n no fue medida, como se trata de una comunidad herbácea en la que la biomasa aérea se renueva anualmente y la subterránea puede tener una vida media de 4 ó 5 años, se ha estimado la producción primaria neta en 6 a 8 t/ha-año.

Según esto, en este ecosistema, más del 90 % de la MAO es subte-

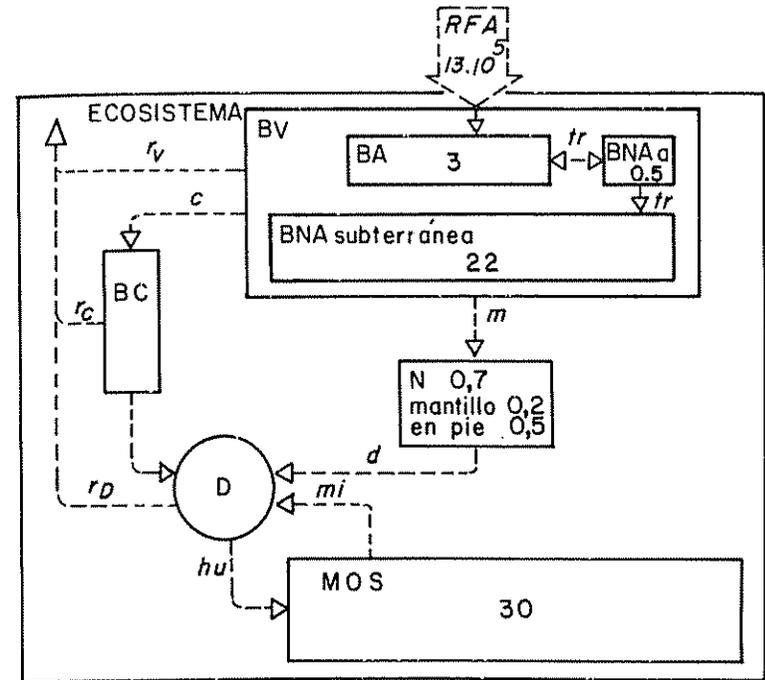


Figura 1.9. Contenido de materia orgánica en algunos compartimientos de un ecosistema tropical de alta montaña: un pastizal paramero a 3600 m de altitud. Cifras en kg/m^2 , RFA en $\text{kcal/m}^2 \cdot \text{año}$.

rránea y más de la mitad de la misma se encuentra relativamente inmovilizada como materia orgánica del suelo. Por lo tanto la translocación de los fotosintetatos desde las hojas hacia los órganos perennes hipogeos debe representar el principal flujo de energía del ecosistema. Por otra parte, al igual que en bosques y selvas, el principal flujo de energía que sale de los productores se canaliza a través de los descomponedores y no de los herbívoros.

Una situación bastante distinta aparece en ecosistemas herbáceos sometidos a un pastoreo intensivo de herbívoros domésticos. Por ejemplo, en un prado templado pastoreado intensivamente por ovejas (Bremeyer y Kajak, 1976) se encontró que de una producción neta de

casi 3 t/ha-año, las dos terceras partes eran consumidas por las ovejas, que luego devuelven al suelo en sus excrementos el 50 % de la P_n del pastizal, pasando entonces esta energía, al igual que la no consumida, al ciclo de los descomponedores. Es probable que ciertos ecosistemas con una rica fauna de grandes herbívoros silvestres, como las sabanas tropicales de África oriental, presenten un patrón de flujo energético similar al de los pastizales explotados por el hombre.

Los pocos ejemplos que hemos tratado representan todos ecosistemas donde se produce una gran acumulación de energía en la vegetación y/o en el suelo. La relación entre MOT del ecosistema y P_n anual tiene un rango aproximado entre 10 y 50. Resulta necesario indicar que existen otros ecosistemas en los que esta relación es mucho más baja, como es el caso en cultivos de ciclo corto o en el océano. En ellos el flujo anual de energía producida puede ser varias veces superior a la energía acumulada en la biomasa del sistema en cualquier momento del año.

Con estos ejemplos ya tenemos una visión más o menos cuantitativa de los flujos y las reservas energéticas en diferentes tipos de ecosistemas. Vamos a pasar a considerar en el capítulo 2 los procesos implicados en el paso de la energía radiante del Sol desde que ésta alcanza la atmósfera terrestre hasta que es efectivamente captada por los productores primarios y comienza así su ciclo dentro de los ecosistemas.

1.5 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Margalef, R., *Ecología*. Omega, Barcelona, 1974.
El libro de Margalef es el texto de ecología más completo y exhaustivo que se haya publicado hasta ahora en castellano. Además de tratar todos los aspectos importantes de esta ciencia, la obra está sembrada de observaciones originales y comentarios profundos que reflejan la inquietud científica y la amplia experiencia de uno de los grandes ecólogos de nuestro tiempo.

2. Duvigneaud, P., *La Synthèse Ecologique*. Doin, París, 1974. Traducción castellana: *La Síntesis Ecológica*, Alhambra, Madrid, 1978.
El texto de Duvigneaud, muy bien presentado, hace hincapié en los ecosistemas y en la biosfera, destacando el papel y la influencia del hombre así como la importancia de la ecología para el futuro de la sociedad.
3. Odum, E.P., *Fundamentals of Ecology*. W.B. Saunders, Philadelphia, 1971. Traducción castellana: *Ecología*, Interamericana, México, 1972.
Este texto, muy completo, desarrolla claramente los aspectos energéticos de los ecosistemas.
4. Whittaker, R.H., *Communities and Ecosystems*. Macmillan, Nueva York, 1975.
Un libro ágil y original de uno de los grandes ecólogos norteamericanos, pionero en investigaciones sobre productividad de ecosistemas naturales.
5. Kormondy, E.J., *Concepts of Ecology*. Prentice-Hall, Nueva Jersey, 1975. Traducción castellana: *Conceptos de Ecología*, Alianza, Madrid, 1978.
Una introducción clara a la problemática ecológica.
6. W.H. Freeman, *The Biosphere*. San Francisco, 1970. Traducción castellana: *La Biosfera*, Alianza, Madrid, 1979.
Una colección de artículos aparecidos originalmente en la revista *Scientific American*, con la calidad y agilidad de presentación que caracteriza a esta publicación periódica. Resulta una magnífica introducción a los temas de la energía y los ciclos de los elementos en la biosfera y de su importancia para la sociedad.

Otras referencias citadas en el texto

1. Breymeyer, A., Kajak, A., Drawing models of two grassland ecosystems, a mown meadow and a pasture. *Polish Ecological Studies*, 2: 41-49 (1976).
2. Duvigneaud, P., Denaeyer, S., Ambroes, P., Timperman, J., Recherches sur l'écosystème forêt. Productivité et cycle des polyéléments biogènes dans l'écosystème chênaie caducifoliée. *Inst. roy. sci. nat. Belgique, Mem.* 164.101 pág., 1971.
3. Folster, H., De Las Salas, G. Kharman, P., A Tropical evergreen

- forest site with perched water table, Magdalena valley, Columbia. *Oecol. Plant.* 11: 297-320 (1976).
4. Golley, F.B., Mc. Ginnis, J.T., Clements, R.G., Child, G.I. Duever, M.J., The structure of tropical forests in Panama and Columbia. *BioScience* 19: 693-96 (1969).
 5. Hall, C.A.S., Day, J.W. Odum, H.T., A circuit language for energy and matter. En Hall y J.W. Day (Eds.), *Ecosystem Modeling in Theory and Practice*, John Wiley, Nueva York, 1977.
 6. Hutchinson, J.E., *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale University Press. 1965. Traducción castellana: *El teatro ecológico y el drama evolutivo*. Blume, Barcelona, 1979.
 7. Jordan, C., Productivity of a tropical rain forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.* 59: 127-142 (1971).
 8. Kira, T. Shidei, T., Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecol.* 17: 70-87 (1967).
 9. Klinge, H., Biomasa y materia orgánica del suelo en el ecosistema de la pluviselva centro-amazónica. *Acta Cient. Venez.* 24 (1973) 174-181.
 10. Klinge, H. y Rodríguez, W., Litter production in an area of Amazonian Terra Forest. *Amazoniana* 1: 287-301 (1968).
 11. Klinge, H., Rodríguez, W., Brunig, E. y Fittkau, E.J., Biomass and structure in a central Amazonian rain forest. En F. Golley y E. Medina (Eds.), *Tropical Ecological Systems*. Springer-Verlag, Nueva York, 1975.
 12. Klinge, H., Medina, E. y Herrera, R., Studies on the ecology of Amazon coating forest in southern Venezuela. 1. General features. *Acta Cient. Venez.* 28: 270-276 (1977).
 13. Odum, H.T., An energy circuit language for ecological and social systems: Its physical basis. En B.C. Patten (Ed.), *Systems Analysis and Simulations in Ecology. Vol. II*. Academic Press, Nueva York, 1972.
 14. Satchell, J.E., Feasibility study of an energy budget for Meathop Wood. En P. Duvigneaud (Ed.), *Productivity of Forest Ecosystems*. UNESCO, Paris, 1971.
 15. Sukachev, V.N., Biogeocoenology and phytosociology. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 47: (1945).
 16. Sukachev, V.N. y Dylis, N., *Fundamentals of Forest Biogeocoenology*. Oliver & Boyd, Edimburgo y Londres, 1964.
 17. Tansley, A.G., The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307 (1935).

18. Vernadsky, W., *La Biosphère*. Félix Alcan, Paris, 1929.
19. Von Bertalanffy, L., The theory of open systems in physics and biology. *Science*, 111: (1950) 23-29. Traducción castellana en *Perspectivas en la Teoría General de Sistemas*, Alianza, Madrid, 1979.
20. Worthington, E.B. (Ed.), *The Evolution of IBP*. Cambridge University Press, Cambridge, 1978.

2

El balance de radiación y el balance térmico

2.1. INSOLACIÓN. VÍAS Y PROCESOS DE DISIPACIÓN DE LA RADIACIÓN SOLAR

Ya mencionamos en el capítulo precedente que la energía solar es prácticamente la única fuente de energía utilizada por los productores primarios para producir materia orgánica a partir de CO_2 , H_2O y elementos minerales. La fotosíntesis es el principal proceso biológico de conversión de energía; únicamente algunos grupos de microorganismos autótrofos son capaces de extraer energía química de sustancias inorgánicas para realizar la síntesis de sus propias sustancias (quimiosíntesis), pero la energía total fijada en este proceso es insignificante en comparación con la transformada por fotosíntesis. Analizaremos a continuación ciertas características del flujo de radiación solar que llega a los distintos puntos del planeta y que influyen en el balance global de energía y en los procesos productivos de los ecosistemas.

La radiación emitida por el Sol es aparentemente constante, al igual que la insolación o radiación solar interceptada por la Tierra. Este flujo de energía que se recibe en la superficie exterior de la atmósfera, por unidad de tiempo y por unidad de superficie perpendicular a los rayos solares se denomina constante solar. Su valor es apenas inferior a $2 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{min}$ o 2 ly/min (véase la equivalencia de unidades en la tabla 2.1).

Si el Sol fuese un radiador perfecto o cuerpo negro, de acuerdo a las leyes físicas de la radiación (leyes de Stefan-Boltzmann y de Planck), la energía irradiada tendría una intensidad y un espectro característicos que dependen de la temperatura exterior del astro (apro-

ximadamente 6000 K). La figura 2.1 muestra el espectro de radiación de un cuerpo negro con esta temperatura. El comportamiento del Sol se aparta muy poco de este espectro teórico. Las longitudes de onda se extienden desde los rayos X (100 nm^*) hasta el infrarrojo (unos $20\,000 \text{ nm}$), con un mínimo bien marcado en el visible ($400\text{-}700 \text{ nm}$). Por este espectro característico, la radiación solar es denominada de "onda corta", en contraposición con la radiación terrestre o de "onda larga", cuyo máximo está en la región de $10\,000 \text{ nm}$ (fig. 2.1).

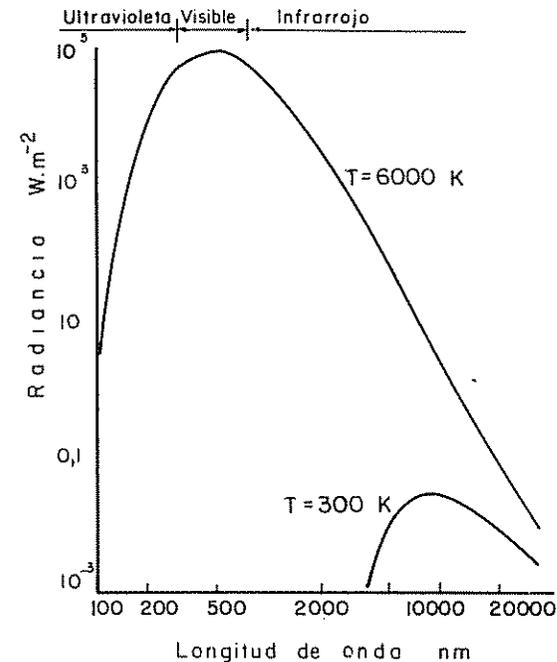


Figura 2.1. Espectros de radiación de un cuerpo negro con la temperatura de la superficie del Sol (6000 K) y de la superficie terrestre (300 K). Obsérvese cómo el máximo de radiación solar se encuentra en las longitudes de onda correspondientes a la luz visible.

* $1 \text{ nm} = 10^{-9} \text{ m}$.

La radiación solar o insolación, para alcanzar las superficies asimiladoras de las plantas verdes, debe atravesar la atmósfera. Durante esta travesía parte de la energía se disipa por diferentes procesos físicos, de modo que sólo una cierta proporción, variable según las condiciones atmosféricas, llega a las hojas de las plantas donde se producirá la captación de una parte de ella por la clorofila y la posterior acumulación como energía química en compuestos orgánicos.

La proporción de la radiación solar que llega a cada punto de la superficie terrestre durante cada ciclo anual, con respecto a la insolación recibida en la alta atmósfera, es sumamente variable de un lugar a otro. Sin embargo, resulta útil tener una idea aproximada de las cantidades medias de insolación anual y de las que se disipan en la atmósfera por diferentes procesos, considerando el conjunto de la superficie terrestre y de la atmósfera. Sobre esta base se puede llegar a establecer un balance anual global de radiación para todo el planeta y se pueden también comparar las desviaciones que presente cada lugar o área específica de la superficie, con respecto a las medias globales. Las dificultades y los procedimientos para la obtención del balance global de radiación pueden encontrarse detallados en el libro de Budyko (1974), uno de los más destacados investigadores del balance térmico del planeta.

En la figura 2.2 se esquematizan y cuantifican los principales procesos de disipación de la radiación solar a su paso por la atmósfera. En primer lugar, un fenómeno muy importante para la supervivencia de los seres vivos es la absorción de las radiaciones de alta energía por las capas más externas de la atmósfera, a altitudes de 80 a 150 km. Los átomos y moléculas de oxígeno y de nitrógeno absorben los rayos X y gamma de la radiación solar, lo mismo que los rayos cósmicos provenientes del espacio exterior. Al absorber esta energía se ionizan, originando así una envoltura conocida como "ionosfera". Algo más cerca de la superficie terrestre, la mayor parte de la radiación ultravioleta es absorbida por el O_2 , que se transforma en O_3 , dando origen a la "ozonofera", a altitudes entre 15 y 55 km. La importancia biológica de estas dos pantallas protectoras no puede pasar inadvertida.

Buena parte de la porción infrarroja del espectro solar es absorbida a su paso por la atmósfera por dos gases presentes en la misma en muy bajas concentraciones, uno el CO_2 (0.033 % en volumen), el otro el vapor de H_2O (variable entre 0.02 % en los desiertos y 1.8 % en selvas). En promedio para toda la atmósfera y todo el año esta absorción alcanza el 15 % de la insolación.

Además en una atmósfera despejada, es decir sin nubes que detengan la insolación directa, una parte de la radiación choca contra las

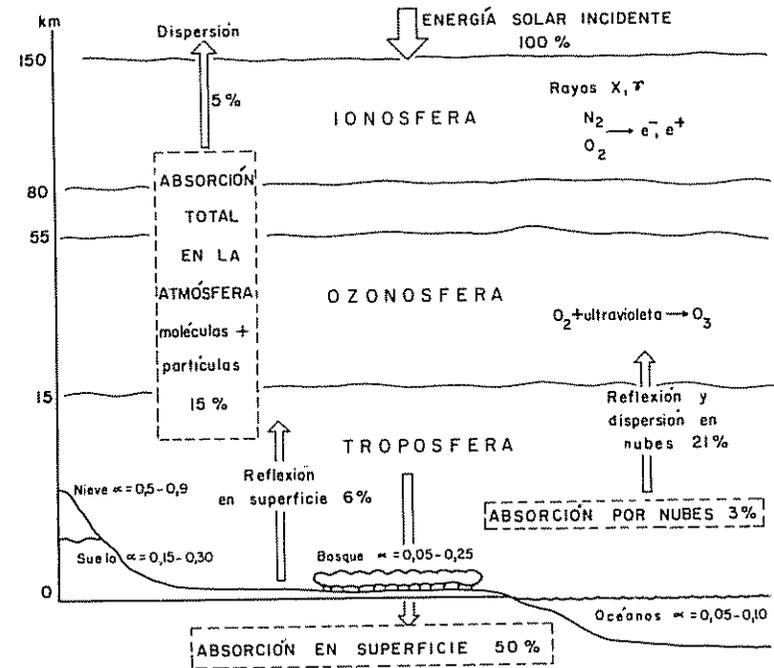


Figura 2.2. Procesos de disipación de la radiación solar al atravesar la atmósfera terrestre. En promedio sólo el 50 % es absorbido por la superficie, la otra mitad se disipa por reflexión, absorción y dispersión. Se han indicado los albedos (α) de algunas superficies: suelo, agua, nieve y bosques.

moléculas gaseosas y sufre un proceso de reflexión difusa (dispersión) hacia el espacio exterior (5 % de la insolación). En conjunto, pues, estas pérdidas (absorción y dispersión) representan en promedio, para toda la atmósfera y todo el año, el 20 % de la energía solar incidente.

De manera que en un día despejado, aproximadamente el 80 % de la radiación solar que llega al límite superior de la atmósfera en un determinado punto alcanzará la superficie como "radiación directa" (S). En días nublados en cambio, las nubes reflejan una alta proporción de la insolación que reciben, variable según el tipo de nubes (30 al 60 %), en tanto que absorben entre el 5 y el 20 %. Por consiguiente en estos

días sólo llegará al suelo entre el 0 % y el 45 % de la radiación solar, constituyendo lo que se ha denominado “radiación difusa” (D). Para calcular el balance global de radiación a nivel de todo el planeta se ha estimado el porcentaje medio de radiación reflejada por las nubes como el 21 % de la insolación y la media de la absorción por las mismas en 3 % . De la radiación solar global que alcanza efectivamente la superficie ($T = S + D$), una parte es reflejada (αT), siendo α el coeficiente de reflexión de la superficie, variable en función de características de la misma, sea ésta vegetación, suelo o agua (lagos u océanos). El promedio global para esta reflexión considerando toda la superficie terrestre es de 6 % . De modo que como media, la “reflexión global” o “albedo” del planeta es de 32 % (21 % las nubes + 5 % la atmósfera + 6 % la superficie). Este valor del albedo es clave para determinar el balance energético global del planeta y, por lo tanto, las temperaturas de las superficies y de la atmósfera (cómparese con albedos de 7 % para la Luna, 16 % en Marte, 76 % en Venus).

En promedio entonces, sólo el 50 % de la insolación llega a la superficie terrestre ya que el 32 % se pierde por reflexión, el 3 % por absorción de las nubes y el 15 % por absorción atmosférica. Pero este valor medio varía en cada punto del planeta en función del espesor de la atmósfera que debe atravesar (que a su vez depende de la latitud), de la limpieza o transparencia de la misma, la nubosidad, la humedad atmosférica, las características reflectivas de la superficie, etc. La radiación global (T) que alcanza un punto de la superficie por unidad de tiempo puede ser medida utilizando instrumentos llamados actinómetros. Los máximos anuales de insolación corresponden a los desiertos subtropicales y a las altas montañas, donde se combinan los diferentes factores para minimizar las pérdidas por reflexión y absorción.

2.2 RADIACIÓN TERRESTRE. BALANCE TÉRMICO

La superficie terrestre (suelo, vegetación, océano), como todos los cuerpos, emite radiación (L_s) con una intensidad y a una longitud de onda que es función de la temperatura. Como en todos estos casos las temperaturas están en el orden de los 300 K, la radiación emitida es de onda larga, entre 3000 y 100 000 nm aproximadamente (fig. 2.1). Parte de la radiación emitida por las superficies es absorbida por la atmósfera, debido al CO_2 y al vapor de agua, aumentando su temperatura y creando así el llamado “efecto invernadero”. Parte de esta radiación absorbida es devuelta a la superficie como “contrarradiación atmosférica

rica (L_a), pero otra parte se pierde en el espacio exterior (fig. 2.3).

Como el planeta en su conjunto, para un ciclo anual completo, ni se calienta ni se enfría sino que permanece a temperatura constante, debe haber un balance entre la energía recibida y la emitida. La cantidad de energía irradiada por la superficie terrestre y por la atmósfera en onda larga es mucho más baja que la radiación solar absorbida (descontando el albedo), a pesar de que la radiación terrestre es emitida continuamente, mientras que la insolación sólo se recibe en cada punto durante un cierto número de horas, es decir, durante el día. Queda entonces una ganancia neta de radiación R igual a:

$$R = \text{Energía absorbida} - \text{Energía irradiada} = (T - \alpha T) - (L_s - L_a)$$

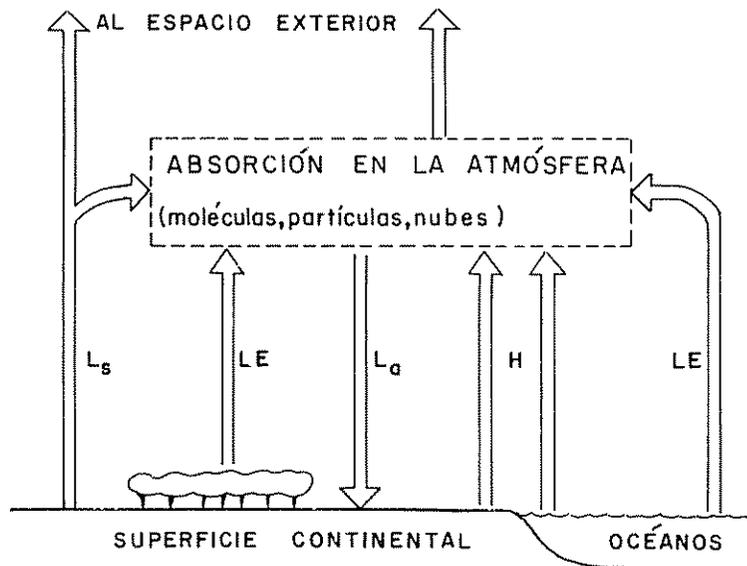


Figura 2.3. Procesos de pérdida de energía de la superficie terrestre. La radiación terrestre o de onda larga (L_s) en parte se pierde hacia el espacio exterior, en parte es devuelta por la atmósfera como contrarradiación (L_a). Las pérdidas de calor sensible (H) y calor latente (LE), conjuntamente con el balance neto de radiación ($L_s - L_a$), equilibran las ganancias por absorción de radiación solar.

A pesar de esta ganancia neta de radiación, el balance térmico se mantiene porque la superficie terrestre pierde calor en otras dos formas: por convección (H) y por evaporación (LE), calor que se disipa en el espacio exterior. En total, para el conjunto del planeta, la disipación de energía por estos dos procesos iguala a la ganancia neta por radiación:

$$R = H + LE$$

La energía disipada por convección y evaporación (H + LE) es mayor que la que pierde la superficie por radiación ($L_s - L_a$).

2.3 CICLOS DIARIOS Y ESTACIONALES DE LA INSOLACIÓN EN FUNCIÓN DE LA LATITUD

En cada instante, la constante solar ($\cong 2 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$) es recibida como tal sólo en un punto de la superficie exterior de la atmósfera; en todo el resto de esta superficie semiesférica, los rayos solares tienen una inclinación con respecto a la misma que disminuye su intensidad por unidad de superficie (fig. 2.4). Si la atmósfera fuese totalmente transparente, la insolación recibida en la superficie terrestre por unidad de tiempo (días o años) dependería exclusivamente de dos variables: la inclinación de los rayos solares y la duración de la insolación. La inclinación de los rayos depende a su vez de dos factores: latitud y hora del día. La duración del período de luz (longitud del día, fotoperíodo) depende exclusivamente de la latitud. Utilizando entonces la trigonometría elemental puede calcularse exactamente la insolación con atmósfera transparente en cualquier punto de la superficie terrestre durante cualquier período de tiempo. La figura 2.5 nos muestra la variación de la insolación teórica anual y de su partición en la atmósfera en función de la latitud, en tanto que la figura 2.6 muestra la marcha mensual de la insolación teórica media diaria para diferentes latitudes. Puede observarse cómo las mayores insolaciones anuales (teóricas) se encontrarían en las latitudes bajas inmediatas al cinturón ecuatorial, las menores en las latitudes circumpolares. En cuanto a las oscilaciones a lo largo del año, el ecuador muestra una curva armónica con un período de seis meses, con los máximos correspondientes a los equinoccios y los mínimos a los solsticios; las latitudes intertropicales muestran curvas bimodales con máximos que se aproximan entre sí a medida que nos acercamos a los trópicos; éstos y las latitudes extratropica-

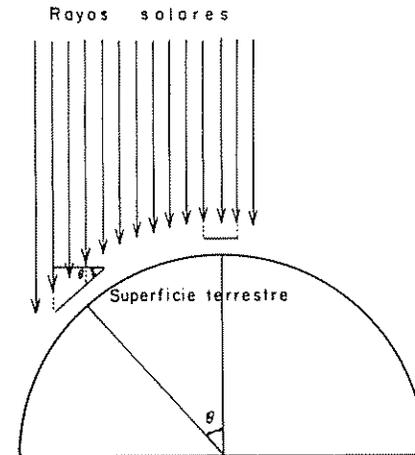


Figura 2.4. La constante solar se recibe en una superficie perpendicular a los rayos solares. Sólo en un punto del planeta, variable según las estaciones, llega como tal; en todos los demás, la inclinación (θ) dispersa los rayos, llegando así menor energía por unidad de superficie terrestre.

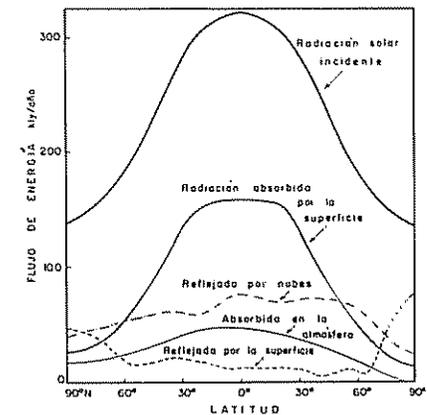


Figura 2.5. Variación en función de la latitud de: la radiación solar incidente anualmente en la alta atmósfera; la radiación absorbida en superficie, la absorbida en la atmósfera; la reflejada por nubes y reflejada por la superficie. Datos de Budyko, 1974.

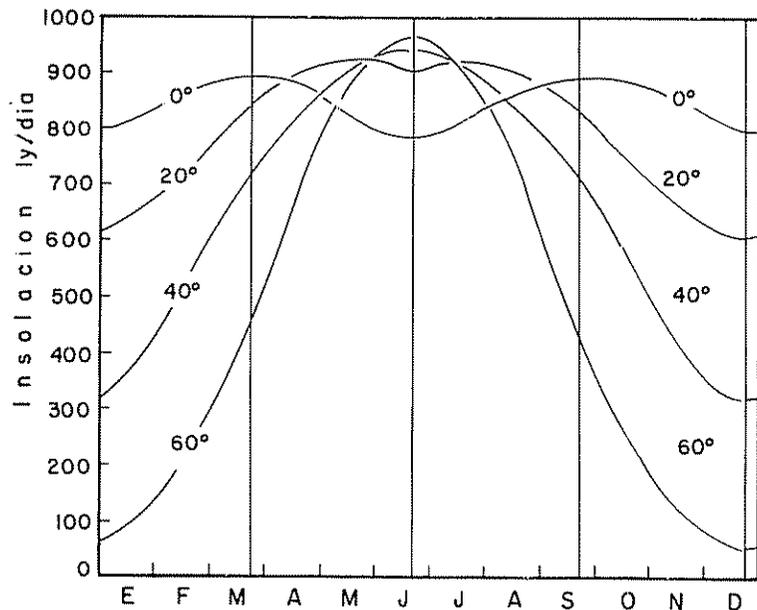


Figura 2.6. Marcha anual de la insolación con atmósfera transparente, en función de la latitud. Según Gates, 1962.

les tienen curvas armónicas de período anual. Obsérvese también cómo la amplitud anual de la oscilación crece con la latitud, no sólo bajando los mínimos sino también aumentando los máximos. Así los meses del verano en latitudes altas reciben más insolación que los mismos meses sobre el ecuador o los trópicos.

Por otra parte, en latitudes bajas y medias, existe un ciclo diario en la radiación solar, cuya duración (fotoperíodo) y amplitud dependen de la latitud (fig. 2.7). Las variaciones anuales en la longitud del día aumentan con la latitud, mientras que en el ecuador todos los días del año tienen 12 horas de luz y sólo difieren entre sí por la insolación que reciben durante estas horas.

Resumiendo, hemos considerado el ciclo diario y anual de la radiación teórica si la atmósfera fuese transparente, así como los factores que filtran y disipan parte de esta insolación. Las curvas diarias y anuales para cualquier localidad diferirán por lo tanto más o menos

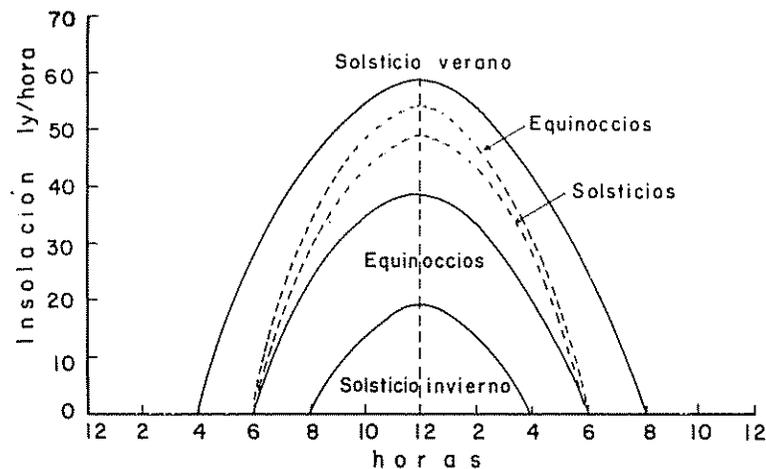


Figura 2.7. Marcha diaria de la insolación con atmósfera transparente en una localidad de latitud media (trazo continuo) y otra ecuatorial (trazo punteado), en períodos contrastantes del año.

ampliamente de las curvas teóricas (o máximas posibles), según las condiciones atmosféricas medias reflejadas en el clima local. La figura 2.8 nos muestra como ejemplo la insolación anual en Mérida y San Fernando de Apure, así como la radiación con atmósfera transparente a 10° N. Vemos cómo en Mérida (8° 36'N, 1600 m snm) el total anual es casi el 62 % del correspondiente a la alta atmósfera en su latitud, mientras que en San Fernando de Apure (8° N, 40 m snm) es sólo el 48 %. La disminución no solamente es producto del mayor espesor de la atmósfera, sino que también es provocada por la mayor nubosidad diurna en esta localidad del llano. Puede apreciarse cómo el máximo de insolación anterior al equinoccio de otoño, en agosto y septiembre, ha desaparecido completamente, pues coincide con la estación de mayor pluviosidad, mientras que se conserva el pico del equinoccio de primavera, aunque desplazado uno o dos meses (febrero-marzo) por coincidir con el período más seco del año. En Mérida, con un clima de montaña donde las precipitaciones, si bien altas, se concentran en las últimas horas de la tarde y en la noche, la incidencia sobre la insolación es apenas perceptible.

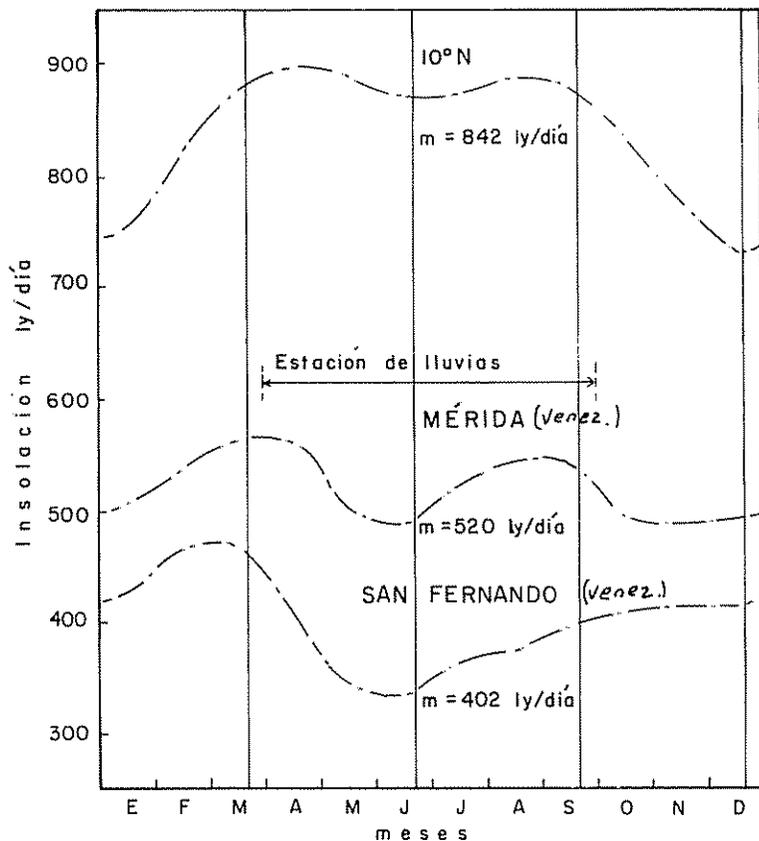


Figura 2.8. Marcha anual de la insolación en superficie, en dos localidades (Mérida y San Fernando de Apure) situadas aproximadamente a la misma latitud pero bajo diferentes condiciones climáticas. Como punto de referencia se ha dibujado la insolación con atmósfera transparente para los 10° de latitud norte.

2.4 BALANCE TÉRMICO DE UNA SUPERFICIE

Examinaremos la ecuación del balance de calor de una columna de suelo o de aire de 1 cm² de área. Los principios del intercambio térmico

co nos dicen que:

$$G = R - H - LE - F$$

siendo: G el flujo de calor por unidad de tiempo de esa columna, R el balance neto de radiación en su superficie, H el flujo de calor sensible (convección) hacia arriba a partir de la superficie, LE el flujo de calor latente, siendo L el calor latente de evaporación del agua y E la cantidad evaporada, F el flujo horizontal de calor por conducción.

Si queremos calcular entonces el balance neto de radiación R, éste será igual a:

$$R = H + LE + G + F$$

El último término (F) puede despreciarse, suponiendo que todo el suelo o la atmósfera están a la misma temperatura. Veremos ahora el ciclo diario de las otras cuatro variables en dos situaciones diferentes. La figura 2.9 A representa la situación típica de la marcha de estas va-

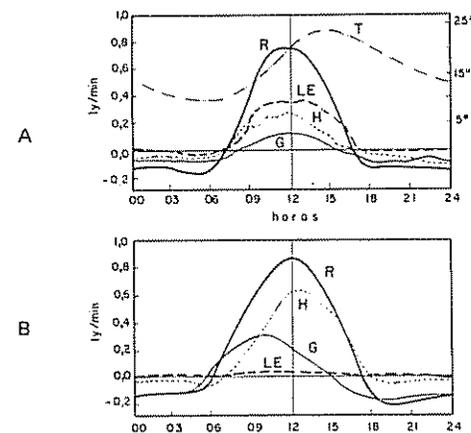


Figura 2.9. A. Ciclo diario de los elementos que constituyen el balance térmico, para un día de otoño en un clima templado-húmedo. B. Ciclo diario de los elementos que constituyen el balance térmico, para un día de verano en un clima desértico. Según Sellers, 1965.

riables en un día despejado de otoño en un clima templado y húmedo, sobre una vegetación herbácea cerrada. Durante todo el día las mayores pérdidas de calor desde el suelo hacia la atmósfera pierden agua por calor latente, ya que tanto el suelo como la vegetación pierden agua por evaporación y transpiración. Las pérdidas por convección (H), aunque importantes, son menores. A pesar de estas pérdidas de calor, el balance positivo de radiación (R) las supera, provocando una leve ganancia térmica por la superficie (G). Durante la noche R es por supuesto negativo, LE se hace nulo o apenas negativo al amanecer debido a una pequeña ganancia de calor por condensación del rocío. La superficie recibe calor por convección, pero el término G es negativo, es decir el terreno se enfría.

En la figura 2.9 B se representa una situación muy diferente, típica de un día despejado de verano en un clima de desierto sobre un terreno totalmente desprovisto de cobertura vegetal. Debido a que el suelo se encuentra totalmente seco, las pérdidas de calor por evaporación son ínfimas, casi toda la transferencia suelo-atmósfera se produce por convección, pero aún así el alto valor positivo de R provoca un calentamiento significativo (G). También el enfriamiento nocturno es mucho mayor que en el caso anterior.

Del mismo modo podemos razonar dos ciclos anuales contrastantes de balance térmico (fig. 2.10).

Si consideramos ahora la Tierra en su conjunto, el balance energético estará equilibrado, entonces G será nulo, de modo que la radiación neta (R) se equilibra, como ya lo observamos anteriormente, con las pérdidas por evaporación (LE) y por turbulencia (H). Según Budyko (1974), quien estudió la distribución de estos tres parámetros en todo el planeta (continentes y océanos), cada cm^2 de superficie terrestre recibe al año, como valor promedio de radiación, 72 kcal (R, balance neta, de las que pierde 59 kcal por evaporación y 13 kcal por convección. Pero este balance cambia según la latitud; las bajas latitudes tienen un balance de radiación R de más de $100 \text{ kcal/cm}^2 \cdot \text{año}$, de las que disipan 70 u 80 por evaporación y casi 10 por convección, quedando un balance positivo de alrededor de $20 \text{ kcal/cm}^2 \cdot \text{año}$. Lo contrario sucede en latitudes altas, las cuales pierden más calor del que ganan por radiación. ¿Cómo se mantiene el balance global? ¿Cuáles son los mecanismos de transferencia de calor desde el ecuador a los polos que impiden el calentamiento del cinturón tropical y el congelamiento de los casquetes polares? Es el movimiento de las envolturas fluidas: circulación atmosférica y corrientes marinas, el responsable de esta trans-

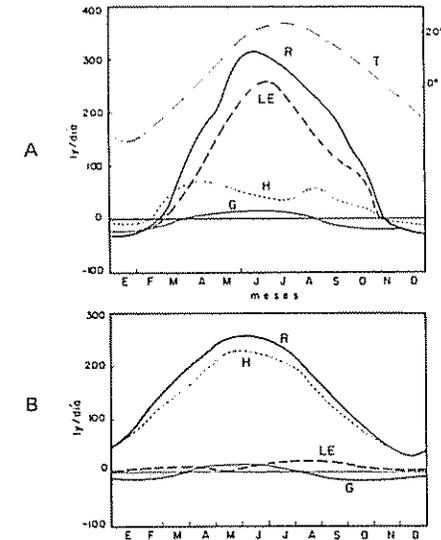


Figura 2.10. A. Ciclo anual de los elementos que configuran el balance térmico, en un clima templado-húmedo. B. Ciclo anual de los elementos que integran el balance térmico en un clima árido. Según Sellers, 1965.

ferencia de calor hacia los polos, impidiendo así el sobrecalentamiento tropical y el sobreenfriamiento polar.

2.5 TEMPERATURAS DEL AIRE Y DEL SUELO. TIPOS DE CLIMAS TÉRMICOS

Hemos visto cómo los ciclos diarios y anuales del balance térmico condicionan a su vez las ganancias y pérdidas de calor de las capas inferiores de la atmósfera en contacto con el terreno. Ciclos diarios en la temperatura del aire se producen en todas las latitudes durante todo el año, en función tanto de la humedad atmosférica como del balance concreto de radiación y del tipo de cubierta del suelo (vegetación, agua, nieve, etc.). Los ciclos térmicos anuales, en cambio, dependen de la latitud. En latitudes bajas (zona intertropical) las oscilaciones térmicas

cas diarias son mayores que las oscilaciones anuales, es decir mayores que las diferencias de temperaturas medias entre el mes más cálido y el más frío del año. En efecto, como puede apreciarse en la figura 2.6, las oscilaciones anuales en insolación se acentúan con la latitud. En la zona intertropical, las temperaturas medias mensuales de los meses extremos apenas difieren unos grados (1° a 3° C, aumentando hasta 10° C sobre los trópicos), mientras que las amplitudes térmicas diarias superan generalmente este valor (fig. 2.11). Ésta es una primera gran diferencia entre climas intertropicales y extratropicales. En esta última zona, de acuerdo a la magnitud de las oscilaciones anuales, tendremos regímenes térmicos marítimos, con sólo dos estaciones durante el año: una fresca y otra templada; regímenes continentales, con cuatro o seis estaciones térmicas anuales, desde veranos calientes hasta inviernos fríos, pasando por estaciones intermedias templadas o frescas (fig. 2.12).

En cuanto a las temperaturas en el interior del suelo, el primer rasgo importante es el amortiguamiento de las oscilaciones, tanto diarias como anuales, con la profundidad. Este fenómeno deriva del hecho de estar el balance de radiación ligado a la superficie, que se calienta de día y se enfría de noche, provocando cambios térmicos más bruscos

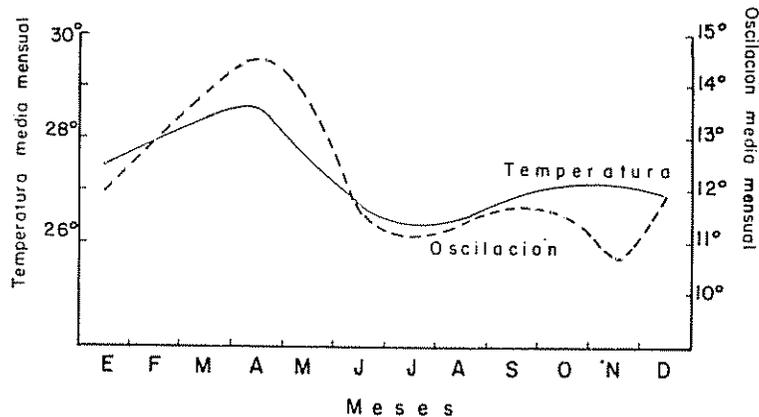


Figura 2.11. Oscilación térmica a lo largo del año en una localidad tropical: Calabozo, Venezuela. Las temperaturas medias mensuales del mes más caliente y del mes más frío sólo difieren en 2.3° C, mientras que las oscilaciones térmicas diarias medias van desde 11° a 14° C. Datos de Monasterio, 1970.

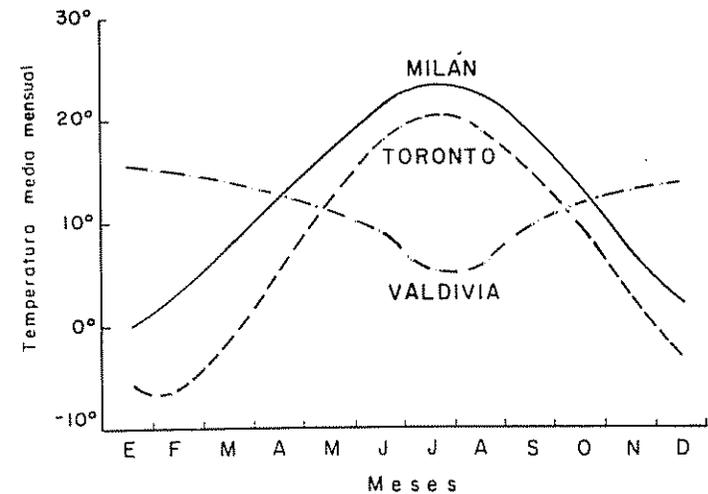


Figura 2.12. Marcha anual de la temperatura en localidades extratropicales con regímenes térmicos: a) marítimo (Valdivia, Chile); b) continental con cuatro estaciones (Milán, Italia); c) continental con seis estaciones (Toronto, Canadá).

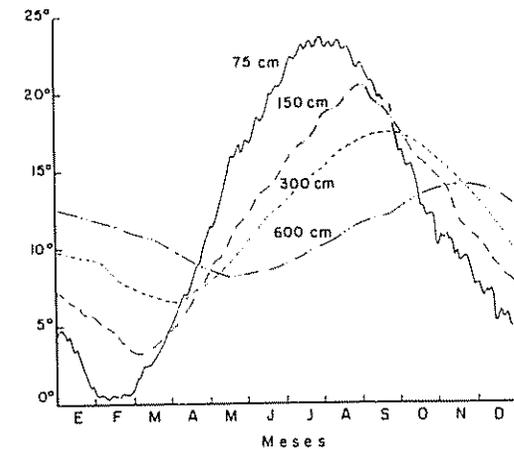


Figura 2.13. Registros de temperatura del suelo durante un año en Brookhaven, Nueva York. Según Strahler y Strahler, 1974.

en este nivel. A una cierta profundidad, variable según los casos, las amplitudes de los ciclos térmicos se reducen hasta hacerse insignificantes (figs. 2.13 y 2.14). Un segundo fenómeno de interés ecológico es el desfase creciente entre los máximos y los mínimos, diarios y anuales, entre la superficie y profundidades crecientes en el suelo. A una cierta profundidad, se alcanzan los máximos diarios a la noche y los máximos anuales durante la estación más fría del año.

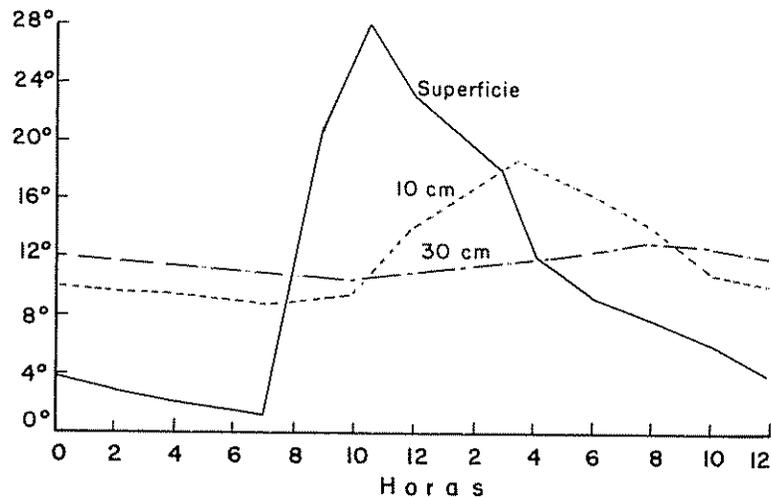


Figura 2.14. Marcha diaria de la temperatura del suelo en una localidad tropical de altura: el páramo de Mucubají (3550 m snm), en un día de la estación seca. Según Azocar y Monasterio, 1980.

2.6 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Budyko, M.I., *Climate and Life*. Academic Press, Nueva York, 1974.
Traducción al inglés del texto original ruso, presenta los trabajos pioneros de la escuela soviética sobre el balance energético de la Tierra.

2. Campbell, I.M., *Energy and the Atmosphere. A Physical-Chemical Approach*. John Wiley, Londres, Nueva York, Sydney, Toronto, 1977.
Un texto avanzado y moderno sobre el tema, muy completo pero que exige del lector amplios conocimientos de física, química y matemáticas.
3. Goody, R.M. y Walker, J.C.G., *Atmospheres*. Prentice-Hall, Nueva Jersey, 1974. Traducción castellana: *Las Atmosferas*. Omega, Barcelona, 1975.
Un excelente manual, claro y bien presentado, asequible sin renunciar a un tratamiento adecuado de las bases fisicoquímicas de la dinámica atmosférica y de su energética.
4. Lockwood, J.G., *Causes of Climate*. Edward Arnold, Londres, 1979. Traducción castellana: *Causas del clima*, Blume, Barcelona (en preparac.).
Un texto de climatología, muy dinámico y moderno. El capítulo sobre radiación es excelente, aunque requiere una buena base matemática.
5. Sellers, W.D., *Physical Climatology*. University of Chicago Press, Chicago, 1965.
Este texto conciso y claro hace hincapié en los procesos físicos básicos responsables del clima: radiación solar y terrestre, transferencias de calor, balance de agua y de energía. Muy recomendable para quienes estén interesados en profundizar los aspectos dinámicos de la física atmosférica y sus consecuencias ecológicas.
6. Strahler, A.N. y Strahler, A.H., *Introduction to Environmental Science*. Hamilton, Santa Barbara, 1974.
Una introducción a las ciencias del ambiente que analiza sobre todo los procesos de intercambio energético entre atmósfera, hidrosfera, litosfera y biosfera. El capítulo sobre balance de radiación de la Tierra desarrolla el tema en forma sencilla y asequible.

Otras referencias citadas en el texto

1. Gates, D.M., *Energy Exchange in the Biosphere*. Harper & Row, Nueva York, 1962.
2. Monasterio, M., Ecología de las Sabanas de América Tropical. II. Caracterización ecológica del clima en los Llanos de Calabozo, Venezuela. *Revista Geográfica*, 21: 5-38 (1970).

3. Azocar, A. y Monasterio, M., Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubají. En M. Monasterio (Ed.), *Estudios ecológicos en los páramos andinos*, ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 1980, 225-262.

3

Producción primaria: factores reguladores

3.1 ASIMILACIÓN FOTOSINTÉTICA

Los procesos de asimilación y de acumulación de energía en el ecosistema: fotosíntesis y producción primaria, están regulados y limitados por un conjunto de factores de naturaleza química, fisiológica y ecológica. Vamos a considerar brevemente la importancia de cada uno de estos factores limitantes tratando de establecer sus responsabilidades relativas en las diferencias que se encuentran entre las máximas eficiencias posibles y los valores alcanzados en condiciones naturales.

Ya hemos visto en el capítulo 1 cómo en dos ecosistemas: el bosque decíduo templado y la selva tropical, solamente una pequeña proporción de la energía solar incidente durante un ciclo anual queda acumulada como biomasa vegetal, a pesar de que en estos dos ecosistemas la vegetación constituye una importante reserva energética. Es decir, la producción neta anual (P_n) es al menos dos órdenes de magnitud inferior a la radiación solar incidente (I). Fenómenos de distinta naturaleza son responsables de estas bajas eficiencias en la captación y acumulación de energía por los productores primarios en los ecosistemas naturales.

Para analizar el proceso de producción neta en una planta o en todo el ecosistema, en relación con la insolación total en superficie, proponemos las siguientes fórmulas:

$$P_n = P_b \cdot K_{ac}$$

$$P_b = I_a \cdot E_f$$

$$I_a = I_o \cdot K_{ab}$$

$$I_o = TRFA \cdot K_{in}$$

siendo P_b la productividad bruta, K_{ac} el coeficiente de acumulación de materia vegetal que relaciona la P_n con la P_b ; I_a la radiación absorbida por el aparato asimilador, E_f el coeficiente de eficiencia fotosintética que indica la proporción de energía química producida (P_b) con respecto a la energía radiante absorbida (I_a); I_o la radiación fotosintéticamente activa incidente sobre el aparato asimilador, K_{ab} el coeficiente de absorción que relaciona I_a con I_o ; $TRFA$ el total de radiación solar fotosintéticamente activa y K_{in} el coeficiente de interceptación de la planta o el ecosistema, que indica la proporción de esta energía que es interceptada por las hojas con respecto a la energía fotosintéticamente activa total (fig. 3.1). Entonces, de acuerdo con las fórmulas anteriores, la productividad neta del sistema dependerá de:

$$P_n = TRFA \cdot K_{in} \cdot K_{ab} \cdot E_f \cdot K_{ac}$$

Para maximizar la P_n , cada término de la ecuación debe aumentar-se, aunque, como veremos más adelante, el proceso fotosintético se satura a una cierta intensidad luminosa. La radiación solar total en superficie (T) depende, como hemos visto en el capítulo anterior, del flujo de irradiación recibido por unidad de superficie paralela a la superficie terrestre en la alta atmósfera —a su vez función de la latitud y de la época del año— y de la transmisividad de la atmósfera, la que depende en última instancia de las condiciones climáticas locales: altitud, nubosidad, humedad atmosférica, etc. Por otra parte, la relación entre $TRFA$ y T es relativamente constante y próxima a 0.5 ya que depende del espectro de radiación solar que es constante y del espectro de absorción de los pigmentos que captan la luz (clorofilas, carotenoides, ficocianinas, etc.). El espectro luminoso sólo se modifica en la radiación reflejada por las hojas y recibida por un nivel foliar infe-

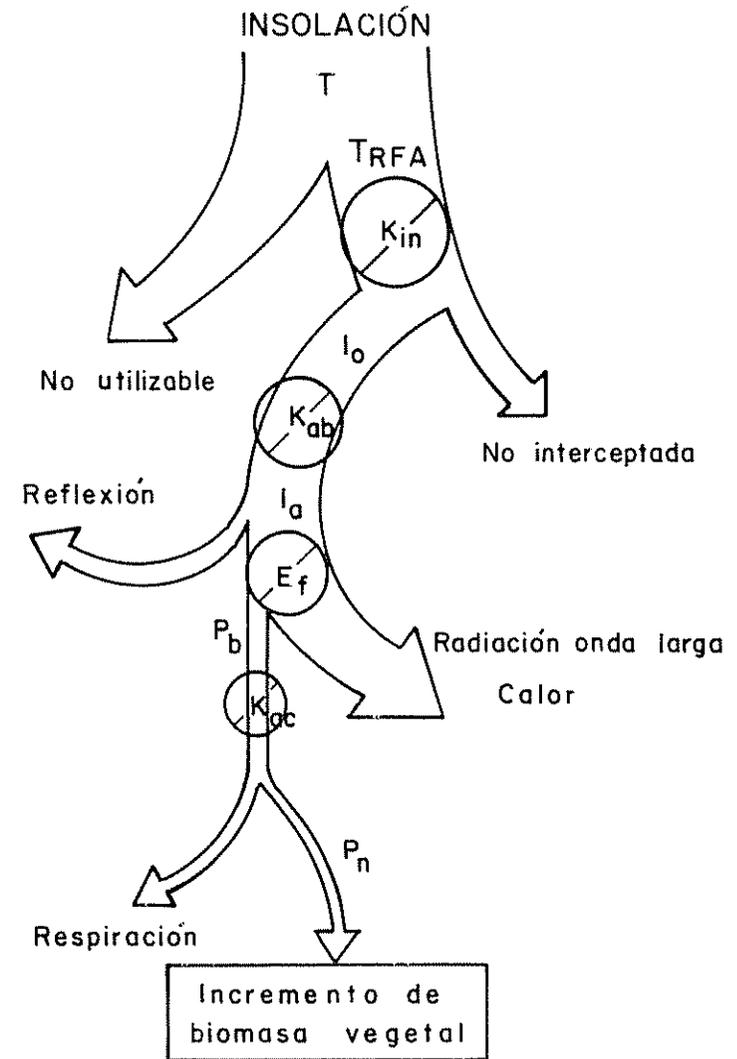


Figura 3.1. Procesos de disipación de la insolación desde que alcanza el límite del ecosistema hasta su acumulación como energía química en la biomasa vegetal.

rior dentro de la vegetación. En la tabla 3.1 aparecen algunos valores de totales anuales de radiación fotosintéticamente activa (TRFA) por cinturones latitudinales (compárese con las cifras de radiación solar en la figura 2.5). Puede deducirse de los valores de esta tabla que hay una relación directa entre la productividad neta de los ecosistemas, en este caso agroecosistemas, la latitud y el clima.

Durante el proceso evolutivo de las especies vegetales, la única forma posible de incrementar la P_n aumentando la relación TRFA/T hubiera sido extender el espectro de absorción de los pigmentos que captan la luz. Pero una extensión hacia el infrarrojo no sería muy útil, por la baja energía de la radiación de estas longitudes de onda, que no es suficiente para excitar los electrones desde un orbital molecular a otro de mayor energía durante el proceso fotoquímico; mientras que la extensión hacia el ultravioleta parece imposible por el daño biológico que provoca la radiación de alta energía de esta porción del espectro. De modo que la cantidad de energía solar aprovechable por las plantas para la fotosíntesis (TRFA) con respecto a la irradiación solar incidente total (T) no hubiera podido aumentarse utilizando nuevos fotorreceptores de más amplio espectro de absorción.

Tabla 3.1. Radiación fotosintéticamente activa incidente en superficie, producción neta calculada de los ecosistemas con una eficiencia total $E_f \cdot K_{ac}$ de 4-5 % y producción máxima obtenida con diferentes cultivos, para franjas latitudinales sucesivas en el hemisferio norte (Adaptado de Niciporovic, 1968).

Latitud N	TRFA kcal 10^9 /ha·año	P_n calculada ($E_f \cdot K_{ac}=0.04-0.05$) t/ha	P_n obtenida t/ha·año	Cultivo
70°	1.0 - 0.5	10 - 15	12	Repollo
60°	2.0	20	18	Patata
	2.5 - 3.0	25 - 30	32	Remolacha
50°	3.5	35	37	Maíz
40°	4.0 - 5.0	40 - 50	24	Arroz
30°	5.5	50 - 60		
	7.0	60 - 70		
20°	9.0	80 - 95		
10°	10.0	100 - 120	76	Caña de azúcar
0°	10.0	100 - 120		

El coeficiente de intercepción K_{in} que relaciona TRFA con la irradiación que realmente alcanza las superficies asimiladoras (I_0) depende entre otras de la superficie de asimilación por unidad de superficie de terreno, el llamado "índice de superficie foliar" (ISF), así como de la geometría y disposición del follaje en las tres dimensiones del espacio. La inclinación de las hojas con respecto a los rayos solares directos también influye sobre la absorción, aunque esta relación parece ser muy compleja y difícil de analizar debido al cambio constante de dirección de la luz directa durante el día y durante el año, y a las proporciones variables de luz directa y difusa que se reciben a distintas horas y a distintos niveles bajo el dosel. Aparentemente los ecosistemas que disponen de varios estratos de hojas cubriendo totalmente el terreno, como los bosques y las comunidades herbáceas densas, son capaces de interceptar la mayor parte de la luz incidente, es decir que en estos casos K_{in} se aproxima a 1.

El coeficiente de absorción K_{ab} , y por ende la proporción de luz incidente I_0 absorbida efectivamente por las moléculas de clorofila (I_a), está determinado por el albedo de la superficie foliar (α_f). Este albedo oscila para distintos tipos de follaje entre 0.1 y 0.2. De modo que la energía absorbida es:

$$I_a = I_0 (1 - \alpha_f)$$

aproximadamente igual al 80 ó 90 % de la radiación fotosintéticamente activa incidente sobre las hojas. En un ecosistema simple y de desarrollo rápido como un cultivo de maíz, puede obtenerse la relación entre luz absorbida e incidente en función del ISF (fig. 3.2 a). Al comienzo del crecimiento de las plantas queda aún mucho suelo no cubierto por el follaje, el ISF es bajo y por lo tanto la cantidad de luz absorbida depende del bajo K_{in} . Cuando se alcanza un ISF de algo más de $3 \text{ m}^2/\text{m}^2$ y hasta $5 \text{ m}^2/\text{m}^2$, el K_{in} se hace prácticamente 1, de modo que la I_a depende casi exclusivamente del K_{ab} que en este caso está próximo a 0.8; es decir el albedo del follaje α_f sería de 0.2. Obsérvese además (fig. 3.2 b) cómo al final de su ciclo, al desarrollarse totalmente el cultivo y sobrepasar el ISF un cierto valor, en este caso más de $5 \text{ m}^2/\text{m}^2$, se produce un efecto negativo sobre I_a , explicable por el sombreado de unas hojas por otras, lo que disminuye la luz que incide sobre una buena parte del follaje.

Manteniendo durante todo el año altos ISF, se maximiza la absorción lumínica, pero como nos indica la figura 3.2 b para el caso del cultivo de maíz, la dinámica anual de crecimiento de estas plantas ha-

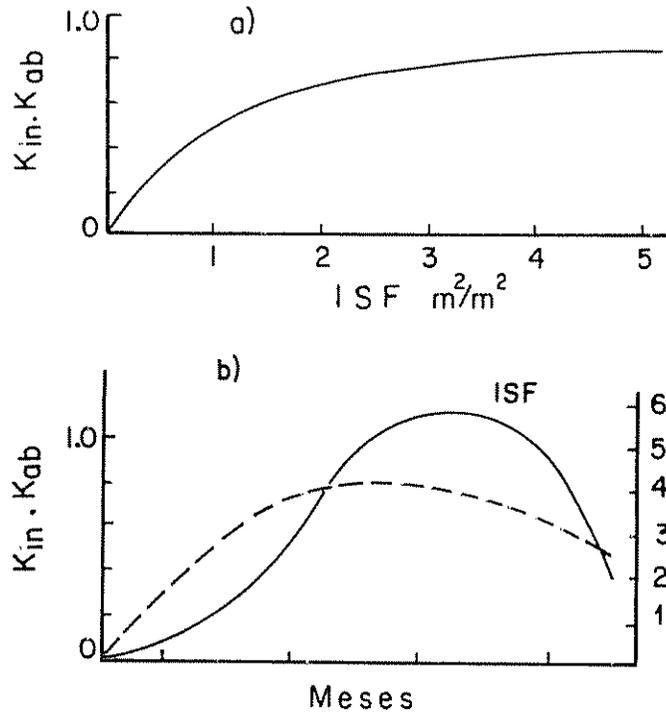


Figura 3.2. a) Relación de la absorción luminosa con el índice de superficie foliar (ISF) en un cultivo de maíz. b) Variación del ISF con el desarrollo del cultivo y su relación con la absorción luminosa. Según Niciprovic, 1968.

ce que únicamente se mantengan ISF óptimos durante un período reducido de su ciclo de desarrollo. Otros ecosistemas pueden optimizar su ISF y mantenerlo durante más tiempo si no hay otras limitaciones ambientales que lo impidan, como temperaturas desfavorables o deficiencia de agua.

El coeficiente E_f o eficiencia fotosintética, relaciona la energía absorbida (I_a) con la energía fijada en la fotosíntesis o producción bruta (P_b). E_f depende asimismo de varios factores: varía con la especie, con I_a e incluso con el estado fisiológico y con ciertos ritmos endógenos

de las plantas. La figura 3.3 nos muestra, para dos especies de comportamiento diferente, la variación de la cantidad de CO_2 asimilado en función de la energía incidente, así como la consiguiente variación en la eficiencia del proceso. Vemos que hay especies que muestran una curva de tipo 1; en ellas la asimilación aumenta en forma parabólica hasta altas intensidades de luz, mientras que otras especies dan curvas de tipo 2, en que se alcanza un nivel de saturación con intensidades luminosas relativamente bajas. En ambos casos, sin embargo, la eficiencia sólo es máxima con las intensidades luminosas más bajas.

Desde el punto de vista fotoquímico, no puede determinarse con precisión cuál es la eficiencia teórica máxima del proceso de transformación de la energía cinética de los fotones en energía potencial de los enlaces orgánicos, no solamente porque la fotosíntesis está integra-

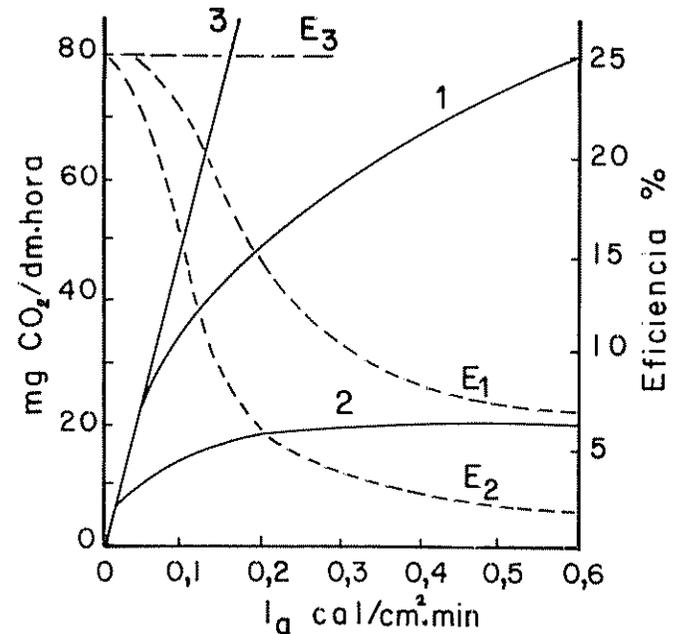


Figura 3.3. Curvas de fotosíntesis (P_b) y de eficiencia ($E_f = P_b/I_a$) en especies de plantas con diferente punto de saturación lumínica (1 y 2) y rectas teóricas con un consumo de 8 cuantos (3). Adaptado de Niciprovic, 1968.

da por una serie muy compleja de reacciones y de procesos más o menos independientes, sino también porque depende del espectro luminoso que se recibe. Aparentemente la eficiencia máxima difícilmente puede superar el 30 %, pues se utilizan 8 fotones para reducir una molécula de CO_2 . Ahora bien, en cada mol de CO_2 reducido quedan fijadas 116 kcal o 469 kJ, mientras que 8 moles de fotones de una longitud de onda de 600 nm tienen una energía de 1600 kJ. Esta eficiencia máxima de casi 30 % (469 kJ/1600 kJ) en la conversión de la RFA absorbida en biomasa, solamente ha sido obtenida con sistemas muy especiales como cultivos de algas unicelulares en condiciones experimentales o en cultivos de especies anuales durante períodos muy cortos de tiempo en el momento de su óptimo desarrollo, y con bajas intensidades luminosas. A mayores valores de I_a la eficiencia de la asimilación disminuye como si hubiera una saturación luminosa. Entonces la mayor parte de la luz absorbida por las moléculas de clorofila es liberada nuevamente y utilizada en el proceso de transpiración, perdiéndose hacia la atmósfera como calor latente. Esta limitación de la eficiencia fotoquímica del proceso fotosintético se relaciona con el pequeño número de sitios activos en relación al número de moléculas de clorofila en los cloroplastos. En término medio, solamente una de cada 30 moléculas de clorofila absorbe un fotón que será posteriormente aprovechado, lo que rebaja la eficiencia del proceso al 1 %.

El coeficiente K_{ac} de acumulación como biomasa vegetal de la energía química resultante de la fotosíntesis, relaciona lo que hemos denominado producción neta (P_n) con la producción primaria bruta (P_b), es decir, cuantifica la importancia relativa de la energía consumida en la respiración, o energía de mantenimiento del sistema productor.

$$K_{ac} = \frac{P_n}{P_b} = \frac{P_b - R}{P_b}$$

Esta K_{ac} depende de la BA y de la relación BA/BT del sistema productor (biomasa asimiladora sobre biomasa total). Es evidente que las pérdidas respiratorias serán mayores en las plantas perennes que en las anuales, y dentro de las perennes, más altas en las especies leñosas que en las herbáceas, pues la biomasa no asimiladora depende para sus necesidades energéticas de la biomasa foliar, de modo que cuanto mayor es la proporción relativa de biomasa no asimiladora menor será la pro-

ducción neta en relación con la producción bruta. En las plantas herbáceas el coeficiente K_{ac} es del orden de 0.75 a 0.70 en las anuales y de 0.70 a 0.50 en las perennes. En los bosques, como promedio, es de 0.60 a 0.40, es decir que solamente entre el 40 % y el 60 % de la P_b quedará acumulada como P_n o biomasa vegetal. Sin embargo, la relación entre respiración y BNA no es simple, pues las pérdidas respiratorias pueden ser divididas en dos tipos, uno que es función directa de la biomasa total, el otro que depende exclusivamente de la tasa de asimilación fotosintética (fotorrespiración). Así por ejemplo, según datos de Kira (1968), en un bosque de *Abies sachalinensis* en Japón, en primavera, el 63 % de la energía consumida en la respiración se disipó en las hojas, el 28 % en troncos y ramas y el 9 % en raíces. Estas proporciones no están por supuesto en relación con la biomasa correspondiente de cada uno de estos tres compartimientos, ni siquiera con la cantidad de tejidos vivos, es decir, sin considerar el xilema secundario (madera).

Resumiendo la discusión precedente, puede concluirse que la producción neta de una planta, manteniendo los demás factores ambientales en condiciones no limitantes, depende de la radiación solar interceptada por el follaje, de la luz absorbida por las moléculas de clorofila, de la eficiencia fotoquímica de la fotosíntesis y de las tasas respiratorias de la planta. La mayor producción se alcanza con una vegetación herbácea de ciclo corto, con buena cobertura foliar, a intensidades medias de luz, lo que maximiza los coeficientes K_{in} , K_{ab} , E_f y K_{ac} . Pueden obtenerse así eficiencias del orden de 4 a 5 %, y aún más durante períodos breves. Estos valores se alcanzan durante el verano en latitudes de 40° a 50°, con días largos y flujos medios de irradiación. Sin embargo, debemos notar que la producción calculada en base a todo el año da eficiencias mucho más bajas. En condiciones tropicales, la eficiencia es menor, aunque la producción neta puede ser mucho más alta. En este caso uno de los factores limitantes es el K_{ac} . En la tabla 3.1 aparece por franjas latitudinales la RFA incidente en superficie por año, la correspondiente producción primaria neta en un ecosistema si hubiese una eficiencia total ($E_f \cdot K_{ac}$) de 4 a 5 %, es decir un nivel de rendimiento relativamente alto que implica la existencia de condiciones ecológicas óptimas, y finalmente la máxima producción neta obtenida con diferentes cultivos en cada zona. Estos dos valores prácticamente coinciden en latitudes altas y medias, pero la P_n real está bastante por debajo del nivel de eficiencia del 5 % en latitudes bajas (fig. 3.4), sugiriendo así que las máximas eficiencias se al-

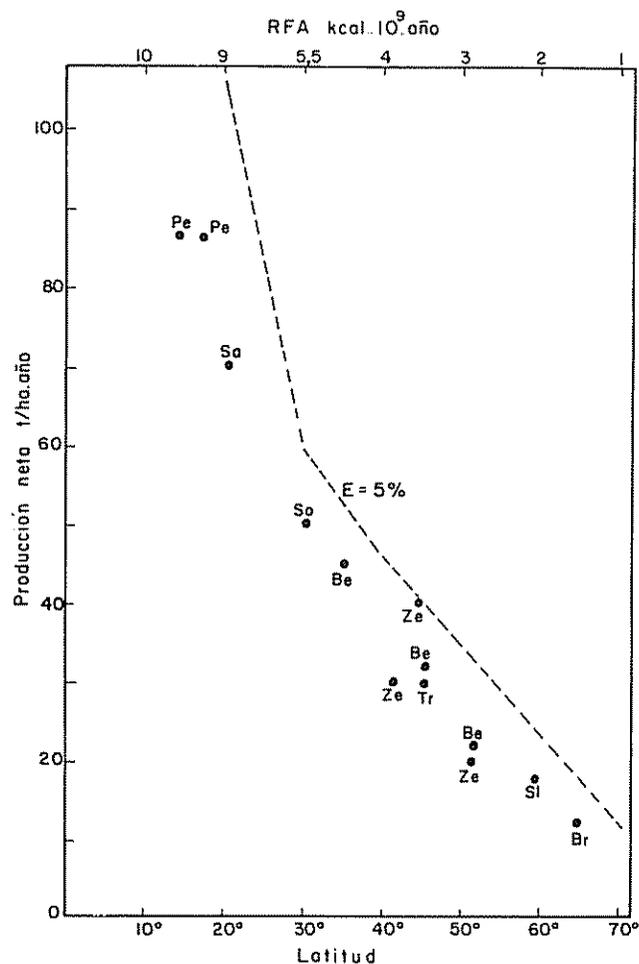


Figura 3.4. Valores máximos obtenidos de P_n de diferentes cultivos en los distintos cinturones latitudinales. Se ha indicado con la línea punteada la P_n que se obtendría con una eficiencia fotosintética total de 5%. Pe = *Pennisetum purpureum*; Sa = *Sacharum officinale*; So = *Sorghum sp.*; Ze = *Zea mays*; Be = *Beta vulgaris*; Si = *Solanum tuberosum*; Br = *Brassica oleracea*. Datos tomados de Loomis y Gerakis (1975).

canzan con intensidades luminosas más bajas que las normales en la zona tropical.

3.2 LIMITANTES ECOLÓGICOS DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA

Si pasamos ahora de la consideración de la producción bajo condiciones ambientales óptimas a las situaciones reales de los ecosistemas naturales, es decir, a los limitantes ecológicos del proceso, veremos en el capítulo 5 cómo el agua es el factor limitante directo que opera con más frecuencia en los ecosistemas terrestres, mientras que la luz, el CO_2 y los nutrientes son en general limitantes en ecosistemas acuáticos. De los limitantes indirectos del proceso asimilador, las bajas temperaturas en climas fríos y el O_2 en medios acuáticos o saturados de agua, pueden ser los más relevantes. Bajo ciertas condiciones especiales, la limitación mayor a la producción puede ser la deficiencia en biomasa fotosintética, como ocurre en condiciones de pastoreo intenso, o en general de consumo por herbívoros (fig. 3.5).

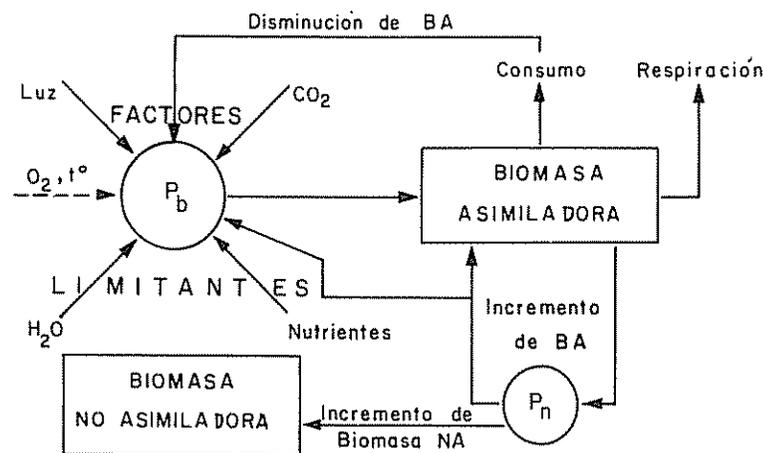


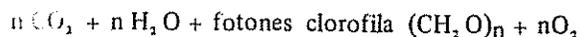
Figura 3.5. Factores limitantes directos e indirectos de la producción bruta. El consumo de la biomasa asimiladora disminuye la P_b en tanto que el incremento de la misma, como parte de la P_n , aumenta la P_b .

3.3 REPARTICIÓN ESPACIAL DE LA BIOMASA Y DE LAS SUPERFICIES ASIMILATORIAS

La estratificación de la vegetación tiende a disponer el follaje en condiciones favorables para la mejor captación de la luz. Recuérdese al respecto que las mayores eficiencias en la fotosíntesis se obtienen con intensidades luminosas muy por debajo de la radiación solar directa, como precisamente las que se producen bajo el dosel en la mayor parte de las formaciones vegetales. En general puede demostrarse que esta estructura en niveles diferentes es más eficiente que una monocapa de hojas que cubriera totalmente el suelo. La figura 3.6 representa la estratificación aérea de 2 comunidades vegetales tropicales: una herbácea y otra leñosa. Se muestra la distribución altitudinal de la BA y BNA en el bosque, así como la del biovolumen verde y seco en el pastizal. La producción estará entonces influida por esta distribución y podría hacerse un perfil vertical de producción en función de la altura sobre el suelo. Aunque seguramente esta distribución no concordaría con la de la biomasa foliar.

3.4 PROCEDIMIENTOS DE MEDIDA DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA

En base a la ecuación global de la fotosíntesis:



se deduce que la producción bruta de un ecosistema puede medirse tanto determinando el CO_2 absorbido por unidad de superficie por unidad de tiempo, como el O_2 desprendido o la materia orgánica producida. Como simultáneamente se desarrolla el proceso opuesto de respiración, la determinación del balance de consumo de CO_2 o de acumulación de materia orgánica mide entonces la P_n . Esta última determinación ha sido el procedimiento más general de medir P_n en comunidades herbáceas. Se determina la biomasa al tiempo t y t' , la producción neta en el intervalo $\Delta t = t' - t$ será:

$$P_n = (B_{t'} - B_t) + C_{\Delta t} + M_{\Delta t}$$

siendo C el consumo por herbívoros y M la mortalidad. La producción primaria del ecosistema incluyendo el consumo se denomina justamen-

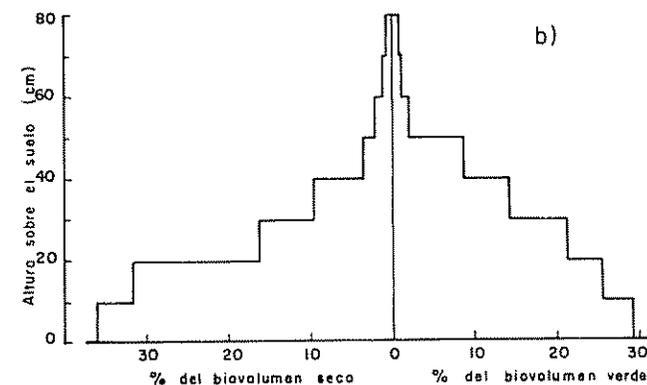
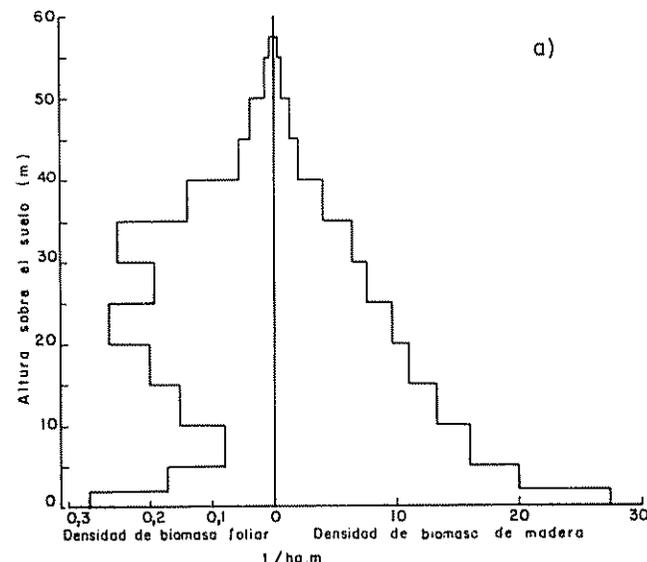


Figura 3.6. Distribución de la biomasa de la vegetación según la altura en dos comunidades vegetales. a) En una selva tropical en Malasia (tomado de Kira, 1978). b) En una sabana tropical estacional en los llanos de Venezuela, según resultados inéditos del autor.

te "producción neta del ecosistema". La tasa de mortalidad puede medirse determinando la necromasa N a los mismos intervalos t y t' . Sin embargo, una parte de la necromasa puede haberse descompuesto en dicho intervalo por lo que debe conocerse o determinarse la tasa de descomposición. Para esto existen diferentes metodologías simples.

En síntesis, para medir la producción neta del ecosistema en el intervalo Δt , utilizamos la fórmula:

$$P_n = B_t' - B_t + N_t' - N_t + D = \Delta B + \Delta N + D$$

Cuando el intervalo considerado es todo un ciclo anual, la metodología se complica porque varían simultáneamente a lo largo del año las tasas de incremento de biomasa, de necromasa y de descomposición.

En comunidades boscosas es muy difícil determinar la productividad por el método de las cosechas sucesivas, por lo que generalmente se utiliza el análisis dimensional, consistente en encontrar para un determinado tipo de bosque la relación estadística entre su biomasa y otras variables más fáciles de medir, como diámetro y altura de árboles, ya que son justamente los árboles los principales responsables de la producción de estos ecosistemas.

Para determinar la P_b el método más preciso es el de medir simultáneamente el CO_2 fijado en la fotosíntesis y el CO_2 desprendido en la respiración, obteniendo así los valores de P_b y P_n . Estas determinaciones pueden hacerse en condiciones casi naturales, encerrando parte del sistema productivo en una cámara transparente donde se controlan las condiciones ambientales y se mide el flujo de CO_2 . Sin embargo las dimensiones de la cámara no pueden aumentarse mucho, motivo por el cual el método no permite una determinación directa de la productividad de todo el sistema productor. Finalmente, puede usarse CO_2 marcado con ^{14}C , midiendo la tasa de incorporación del mismo a diferentes órganos de la planta, obteniendo así no sólo la P_n sino también una cuantificación de la distribución de los fotosintetatos en los diversos compartimientos del sistema.

3.5 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Cooper, J.P. (Ed.), *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*. Cambridge University Press, Cambridge, 1975.
Presentación sintética del conjunto de resultados obtenidos dentro del IBP sobre productividad en ecosistemas terrestres y acuáticos, influencias del ambiente sobre la fotosíntesis y destino de la materia orgánica asimilada.
2. DuVigneaud, P. (Ed.), *Productivity of Forest Ecosystems*. UNESCO, París, 1971.
Simposio Internacional organizado por UNESCO y el IBP en Bruselas. Puesta al día para esa fecha sobre productividad primaria y secundaria, descomposición, ciclo de nutrientes y estudios ecológicos integrados de bosques.
3. Eckardt, F.E. (Ed.), *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level*. UNESCO, París, 1968.
Simposio internacional celebrado en Copenhage, auspiciado por la UNESCO, con valiosas contribuciones sobre aspectos fundamentales de la producción primaria de ecosistemas terrestres y sobre problemas metodológicos.
4. Hall, C.A.S. y Moll, R., *Methods of Assessing Aquatic Primary Productivity*. En H. Lieth y R.H. Whittaker (Eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York, 1975.
5. Whittaker, R.H. y Marks, P.L., *Methods of Assessing Terrestrial Productivity*. En H. Lieth y R.H. Whittaker (Eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York, 1975.
Estos dos trabajos son puestas al día recientes sobre métodos de determinación de la producción primaria en ecosistemas acuáticos y terrestres, respectivamente.

Otras referencias citadas en el texto

1. Kira, T., A rational method for estimating total respiration of trees and forest stands. En F.E. Eckardt (Ed.), *Functioning of*

- Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level*, UNESCO, París, 1968.
2. Kira, T., Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of Southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. En P.B. Tomlinson M.H. Zimmermann (Eds.), *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, 1978.
 3. Loomis, R.S. y Gerakis, P.A., Productivity of Agrivicultural Ecosystems. En J.P. Cooper (Ed.), *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*. Cambridge University Press, Cambridge, 1975.
 4. Niciporovic, A.A., Evaluation of productivity by study of photosynthesis as a function of illumination. En F.E. Eckardt (Ed.), *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level*. UNESCO, París, 1968.

4

Otras vías de transferencia de energía en el ecosistema

4.1 DESTINO DE LA MATERIA ORGÁNICA ACUMULADA POR LOS PRODUCTORES

Una vez considerado el proceso asimilatorio y su resultante neto: la acumulación de biomasa vegetal, pasaremos ahora a discutir las diferentes vías por las que se completa el flujo energético al circular la materia orgánica a través del ecosistema.

De acuerdo a lo que vimos en el capítulo 1, tres son los procesos fundamentales de salida de energía del compartimiento productivo de un ecosistema: consumo, mortalidad y respiración. Las pérdidas respiratorias en realidad ya las hemos descontado al contabilizar la diferencia entre P_b y P_n . Recordemos que su importancia relativa con respecto a la biomasa acumulada (coeficiente K_{ac}) depende tanto de las características estructurales del sistema productor (anual, perenne herbáceo, perenne leñoso), como del funcionamiento del aparato fotosintético. En la mayor parte de las especies vegetales de las zonas templadas, el metabolismo fotosintético llamado $C3$ implica la ocurrencia simultánea de un proceso de fotorrespiración juntamente con la fotosíntesis. Estas pérdidas respiratorias dependen entonces de la intensidad misma de la asimilación. En cambio, algunas especies tropicales (que son plantas $C4$) no tienen fotorrespiración y por lo tanto la producción neta constituye una proporción mayor de su P_b .

A la depredación por herbívoros con su resultante: el consumo de una parte de la biomasa vegetal, no la examinaremos en detalle en este libro. Sólo nos interesa recordar que en general en los ecosistemas naturales, a menos que haya un desequilibrio poblacional excepcional, la

biomasa consumida representa una proporción muy modesta de la P_n . Vimos, en efecto, el caso del bosque deciduo templado (fig. 1.6) donde el consumo de 500 kg/ha año sólo representaba alrededor del 3 % de la P_n . Bajo la influencia humana o en agroecosistemas, el consumo en cambio puede alcanzar proporciones mucho más significativas (sobrepastoreo, plagas), siendo entonces una de las principales vías de transferencia de energía dentro del ecosistema.

4.2 MORTALIDAD Y ACUMULACIÓN DE NECROMASA

Ya señalamos anteriormente las importantes diferencias en el concepto de mortalidad cuando lo referimos a la biomasa vegetal en posición con la animal. Las plantas producen numerosos órganos de vida limitada: hojas, flores, frutos, raíces, ramas, etc., que bien sea en forma continua o periódica van muriendo y renovándose dentro de cada planta. Las tasas de mortalidad de la biomasa aérea miden las transferencias energéticas por unidad de tiempo entre los compartimientos biomasa aérea y necromasa aérea. Estas tasas son mejor conocidas que las de mortalidad subterránea, mucho más difíciles de determinar con una precisión aceptable.

Recordemos que la necromasa aérea puede ser separada al menos en dos compartimientos con características ecológicas distintas: la necromasa en pie y el mantillo u hojarasca. La proporción relativa de una u otra forma de acumulación de necromasa varía con los ecosistemas. Los pastizales, sabanas y otras formaciones herbáceas acumulan más necromasa en pie (paja) que mantillo, algunos páramos retienen durante mucho tiempo la necromasa en pie, en particular las especies de *Espeletia* (Monasterio, 1979, véase fig. 4.1), en tanto que los bosques tienen abundante acumulación de ambos tipos de materia muerta.

Sólo excepcionalmente se produce una acumulación de grandes cantidades de mantillo, como por ejemplo en un medio anaeróbico. En estos casos se forma sobre el suelo una capa más o menos espesa de residuos vegetales en diferentes etapas de transformación que en casos extremos conserva incluso su estructura primitiva aún reconocible. Este "suelo" orgánico se conoce con el nombre de *turba*. También cuando la hojarasca es muy ácida o contiene sustancias químicas muy resistentes a la degradación, se mantiene y acumula en superficie (caso del mantillo de coníferas), llegando a constituir una de las reservas energéticas mayores de estos ecosistemas.

En la selva tropical y en algunos otros ecosistemas con poca o nin-



Figura 4.1. Necromasa en pie en *Espeletia lutescens* en el páramo de Piedras Blancas, a 4300 m de altura en los Andes de Mérida. En esta especie las hojas muertas permanecen unidas al tronco formando un manto de hojarasca en pie en distintas etapas de descomposición. Foto de M. Monasterio.

guna ritmicidad, la caída del follaje y su acumulación como mantillo es un proceso continuo y relativamente constante a lo largo de todo el año. En cambio cuando existen períodos desfavorables para la vegetación, como en los bosques deciduos tropicales (sequía) o templados (frio), la caída del follaje es un fenómeno muy estacional (Bray y Gorham, 1964; véase fig. 4.2), lo que trae como consecuencia una acumulación temporal de mantillo durante un cierto período, mantillo que luego va descomponiéndose durante el resto del ciclo anual según ritmos y tasas determinados por las condiciones ambientales al nivel del piso del bosque (temperatura y humedad fundamentalmente). También en la sabana tropical la acumulación de necromasa (en el ejemplo representado en la figura 4.2 es el mantillo de las especies leñosas), como todos los procesos del ecosistema, es muy estacional debido a los efectos sincronizados de sequía y fuego.

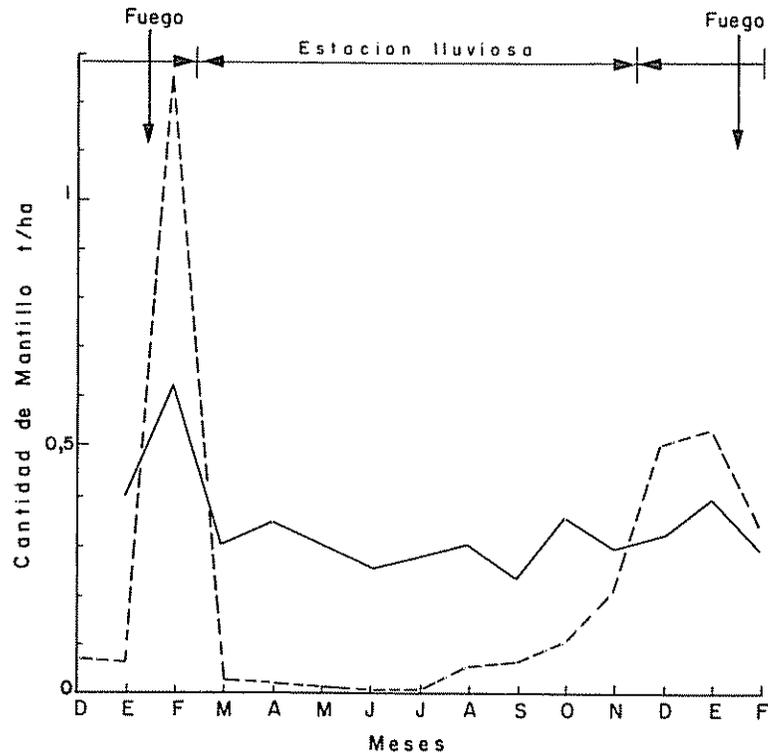


Figura 4.2. Acumulación mensual de mantillo a lo largo de un ciclo anual en dos ecosistemas tropicales bajo climas muy estacionales: una sabana (trazo continuo) y un bosque en galería (trazo punteado), en Lamto, Costa de Marfil. Obsérvense las oscilaciones interanuales en la acumulación de mantillo. Se ha indicado el momento de las quemas en la sabana. Según Menaut, 1974.

4.3 PROCESOS DE DESCOMPOSICIÓN DE LA NECROMASA

La necromasa sólo se acumula entonces bajo condiciones ambientales y en ecosistemas muy particulares en los que puede llegar a representar una proporción importante de la materia orgánica total del ecosistema. Existe una dependencia directa de la tasa de descomposición del

mantillo con la temperatura del aire, de modo que en los climas fríos la necromasa se acumula debido a la descomposición muy lenta (fig. 4.3). En un medio anaerobio la acumulación de necromasa en el suelo es aún mayor.

Es mucho más común en cambio que la necromasa sea más o menos rápidamente descompuesta por la actividad de los organismos descomponedores, reductores o saprobios. Si, como señalamos anteriormente, el flujo de energía de productores a consumidores primarios es relativamente reducido, esto quiere decir que la mayor parte de la materia orgánica pasará del compartimiento biomasa vegetal al de necromasa. Una parte, también reducida, de esta necromasa la consumirán los detritívoros, pero el flujo energético principal será hacia los descomponedores, por los cuales pasa normalmente alrededor del 90 % de la energía acumulada en el ecosistema.

Los descomponedores son organismos unicelulares o filamentos: bacterias, actinomicetes, hongos, que segregan enzimas que degradan o digieren la materia orgánica vegetal y animal ya muerta, incorporando posteriormente los compuestos orgánicos solubles de donde obtendrán los materiales y la energía para construir y reproducir sus organis-

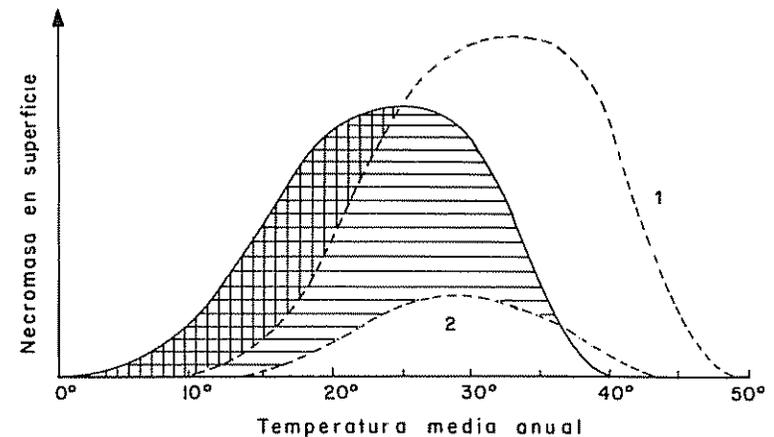


Figura 4.3. Variación de la producción de mantillo y en su descomposición en un medio aerobio (1) y anaerobio (2), en función de la temperatura media anual. La escala vertical es convencional. El rayado horizontal indica la acumulación de necromasa en ambientes anaerobios y el rayado vertical la acumulación en un medio aerobio. Según Mohr y colab., 1972.

mos. Como el "recurso detritos", formado por la hojarasca, los excrementos de la fauna y los cadáveres representa, como hemos dicho, uno de los recursos energéticos más sustanciales del ecosistema, la diversidad de microorganismos y de pequeños animales que viven del mismo puede ser muy grande. Existe una rica meso- y microfauna de detritívoros, así como microorganismos que a su vez se alimentan de sus detritos. Por otra parte, muchas especies de microartrópodos consumen hongos y microorganismos descomponedores junto con material vegetal en descomposición, siendo a su vez consumidos por una microfauna de depredadores. De modo que las transferencias de energía, como las cadenas tróficas, a este nivel pueden llegar a ser realmente muy complejas (fig. 4.4).

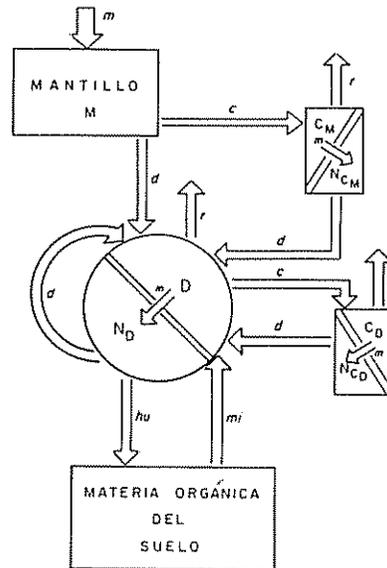


Figura 4.4. Procesos de transferencia de energía entre la necromasa vegetal y la materia orgánica del suelo. D, descomponedores; C, consumidores; N, necromasa; M, mantillo; c, consumo; d, descomposición; r, respiración; m, mortalidad; hu, humificación; mi, mineralización. Se han separado los consumidores de mantillo (C_M) de los consumidores de microorganismos del suelo (C_D), aunque esta división es a menudo arbitraria y difícil de establecer en la mayor parte de los ecosistemas naturales.

El resultado final sin embargo es muy simple: la materia orgánica se degrada, a través de pocos o muchos pasos, liberándose los elementos minerales y el CO_2 , y disipándose la energía que contenía, energía que se pierde para el ecosistema en forma de calor (descomposición y respiración de descomponedores). De esta manera, como veremos en el tema siguiente con mayor detenimiento, se continúa el ciclo del carbono y de los elementos minerales, que podrán eventualmente recomenzar su ciclo biológico al ser incorporados nuevamente por éste u otro ecosistema.

Si denominamos M a la cantidad de mantillo existente en un ecosistema (fig. 4.4), la tasa de reciclado del mismo será:

$$\frac{dM}{dt} = mP_n - (d_e M + cM)$$

siendo m el coeficiente de transformación de la P_n en mantillo, es decir la tasa de mortalidad, d_e la tasa de descomposición y c la tasa de consumo del mantillo. Si el ecosistema se encuentra en equilibrio y dejando de lado el consumo generalmente muy bajo en relación a la descomposición, entonces:

$$d_e = \frac{mP_n}{M} \quad \text{y} \quad M = \frac{mP_n}{d_e}$$

El proceso de descomposición, al igual que los demás procesos de transferencia energética, puede ser continuo o estacional, según los ecosistemas y sus respectivas condiciones ambientales (Katz y Lieth, 1974). La tasa de descomposición d_e se incrementa con la temperatura del aire y con el contenido de humedad del mantillo. En selvas tropicales por ejemplo, se han medido tasas de descomposición anual muy altas, indicándonos el rápido reciclado de la necromasa bajo condiciones constantemente favorables a la actividad de la microflora.

La descomposición tiene generalmente una fase previa iniciada por el consumo del material vegetal muerto por parte de la mesofauna, lo que fragmenta las estructuras vegetales y añade sus detritos al mantillo. Luego comienza el verdadero proceso de reducción de la materia orgánica por los descomponedores, pero éstos a su vez pueden servir de alimento a otras especies animales o bien al morir las bacterias y hongos son a su vez descompuestas por otros microorganismos (fig.

4.4), y así sucesivamente. En cada momento la biomasa de descomponedores puede ser insignificante en relación tanto con la materia orgánica total del ecosistema como con la biomasa o la necromasa vegetal. Sin embargo, como el metabolismo y las tasas reproductivas de estos microorganismos son mucho más rápidas que las de plantas superiores, el flujo de energía que pasa a través de los mismos como compartimiento funcional del sistema resulta varias veces superior a la energía que acumulan en su biomasa en un momento dado. Esto es así tanto en ecosistemas terrestres como acuáticos. Whittaker (1970) denomina con razón a los descomponedores "enzimas de la comunidad"

4.4 LOS PROCESOS FUNDAMENTALES DE TRANSFORMACIÓN DE LA MATERIA ORGÁNICA EN EL SUELO

La materia orgánica de origen vegetal o animal pasa a través del ciclo de descomponedores, lo que da como resultado la utilización por estos microorganismos de la energía acumulada en la necromasa, su degradación final como calor y la liberación de los elementos minerales, el agua y el CO_2 , cerrándose así el flujo energético del ecosistema. Pero uno de los subproductos más importantes de la actividad de los descomponedores es un residuo de materia orgánica no degradada que pasa al suelo, donde se mantiene largo tiempo más o menos unida a la fracción mineral, dando complejos organominerales muy estables y difícilmente biodegradables. Esta fracción de materia orgánica se conoce con el nombre de "humus" designándose así en realidad a un conjunto heterogéneo de compuestos orgánicos complejos, mayormente polímeros de alto peso molecular. Su origen es en parte residual, como materiales no biodegradados por la acción bacteriana, en parte son productos de síntesis del metabolismo microbiano.

Las características y la composición del humus, así como su estabilidad, dependen de las condiciones bióticas y ambientales del ecosistema. La variación en cantidad, estabilidad y composición de la materia orgánica del suelo entre diferentes sistemas es muy grande, teniendo como límites por ejemplo las condiciones de desierto, donde la acumulación es ínfima, hasta tipos de pantanos, tundras, páramos, etc., donde constituye con mucho la mayor reserva energética del ecosistema. Pero en cualquier caso es importante recalcar que como promedio un átomo de carbono incorporado al humus permanece en el mismo durante cientos o miles de años, antes de reincorporarse a su ciclo acti-

vo a través de la deshumificación pasando nuevamente a la atmósfera como CO_2 .

Aunque las transformaciones que conducen a la humificación y a la mineralización posterior de este humus forman parte de los ciclos del carbono, del nitrógeno y de otros elementos minerales y por lo tanto las consideraremos en los capítulos correspondientes, por el momento nos parece importante destacar el papel que cumple esta materia orgánica dentro del flujo energético del ecosistema. Recordemos el ejemplo de la selva tropical centroamazónica (fig. 1.8), donde con 250 t/ha la MOS representa una acumulación de energía sólo superada por la enorme biomasa vegetal de este ecosistema. Por otra parte debemos tener en cuenta que en condiciones naturales la mineralización de esta reserva energética se produce lentamente. Sin embargo, su destrucción puede ser acelerada si se modifican sustancialmente las condiciones del medio, como sucede por ejemplo al talar la selva. La enorme riqueza de materia orgánica de estos suelos puede disiparse en este caso en muy pocos años. Lo mismo sucede cuando son drenados pantanos y turberas, produciéndose un cambio abrupto de un medio reductor y anaerobio donde la descomposición es lenta y difícil, a un medio aerobio donde el humus es rápidamente oxidado. Por ello no puede planificarse una agricultura permanente en estos suelos de selvas y pantanos basada en la cantidad actual de materia orgánica sin tener en cuenta su rápida descomposición o mineralización al transformar el sistema natural original en otro agrícola. Éste es el caso de las selvas amazónicas, donde los suelos, relativamente ricos en humus mientras se mantiene la selva, se empobrecen en muy pocos años si la vegetación original es reemplazada por cultivos o pastizales.

4.5 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Anderson, J.M. y Macfadyen, A. (Eds.), *The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes*. Blackwell, Oxford, 1976.

Reune las comunicaciones presentadas a un simposio de la "British Ecological Society". Su lectura brinda un panorama amplio del papel que desempeñan diferentes grupos de organismos en los procesos de descomposición de la materia orgánica en varios tipos de ecosistemas terrestres y acuáticos.

2. Bray, J.R. y Gorham, E., Litter production in forests. En J.B. Cragg (Ed.), *Advances in Ecological Research*, Vol. 2. Academic Press, Nueva York, 1964.

Recopilación de una voluminosa información sobre producción de hojarasca, sus distintos componentes y los factores ambientales que regulan la acumulación del mantillo.

3. Swift, M.J., Heal, O.W. y Anderson, J.M., *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell, Oxford, 1979.

Un texto reciente y completo sobre todos los aspectos relevantes de los procesos de descomposición en ecosistemas terrestres.

Otras referencias citadas en el texto

1. Katz, B.A. y Lieth, H., Seasonality of decomposers. En H. Lieth (Ed.), *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York, 1974.
2. Menaut, J.C., Chute des feuilles et apport au sol de litière par les ligneux dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. Ecol.*, 5: 27-39 (1974).
3. Mohr, E.C., van Baren, F.H. y Von Schuylerborgh, J., *Tropical Soils. A Comprehensive Study of Their Genesis*. 3ª ed., Mouton, La Haya, 1972.
4. Monasterio, M., El Páramo Desértico en el Altandino de Venezuela. En M.L. Salgado-Labouriau (Ed.), *El Medio Ambiente Páramo*. Centro de Estudios Avanzados, Caracas, 1979.
5. Whittaker, R.H., *Communities and Ecosystems*. Macmillan, Nueva York, 1970.

5

Productividad comparada de ecosistemas

5.1 INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA

Ya hemos señalado que el agua es el principal factor ambiental que actúa como limitante de la producción primaria en los ecosistemas terrestres. En la fotosíntesis el agua es la fuente del hidrógeno que reducirá el CO₂ para formar hidratos de carbono y demás compuestos orgánicos. Pero esta agua directamente utilizada en la síntesis orgánica representa sólo una ínfima proporción del total que gastan las plantas superiores en su funcionamiento normal. En efecto, las plantas terrestres necesitan evaporar una asombrosa cantidad de agua por transpiración para asimilar CO₂ y producir materia orgánica. En la mayor parte de las especies, por cada gramo de materia orgánica producida se gastan entre 700 y 1000 gramos de agua transpirada. Aun en especies con evidentes adaptaciones morfoecológicas y funcionales que restringen la transpiración, esta relación se mantiene entre 50 y 300 gramos de agua por gramo de materia orgánica producida.

Mantener durante el día los estomas abiertos al intercambio gaseoso significa no sólo la libre difusión en uno y otro sentido del CO₂ y del O₂ necesarios para la fotosíntesis y la respiración respectivamente, gases que circularán de acuerdo a sus presiones parciales entre los espacios intercelulares del parénquima foliar y la atmósfera, sino también la ocurrencia de elevadas pérdidas de vapor de agua, que por otra parte, como ya mencionamos en el capítulo 3, contribuyen a mantener un balance térmico favorable evitando el sobrecalentamiento de las hojas. Para alimentar este flujo de vapor de agua hacia la atmósfera, las

plantas superiores desarrollaron en su evolución un sistema de absorción de agua del suelo y otro de conducción de la misma hacia los órganos asimiladores, desde donde se difundirá como vapor de agua tanto a través de la epidermis foliar como por la vía más directa de las aberturas estomáticas.

Como resultado de esta simultaneidad de los procesos de asimilación fotosintética y de transpiración, existirá una relación directa entre la precipitación (como factor determinante del agua disponible en el suelo) y la producción anual de los ecosistemas terrestres. La figura 5.1 muestra la relación entre producción total (aérea más subterránea) de un conjunto de ecosistemas diferentes y los respectivos totales anuales de precipitación. Puede observarse cómo para valores bajos de pluviosidad, por debajo de los 1000 mm por año, la relación con la producción anual es casi lineal, mientras que al dejar de ser el agua el factor limitante, es decir más o menos por encima de los 2000 mm, la producción tiende a estabilizarse con valores del orden de 2500 a 3000 g/m² año.

Obviamente las precipitaciones por sí solas no nos indican el balance de agua de los respectivos ecosistemas, ya que con temperaturas del aire más elevadas la efectividad de las lluvias disminuye, o dicho de

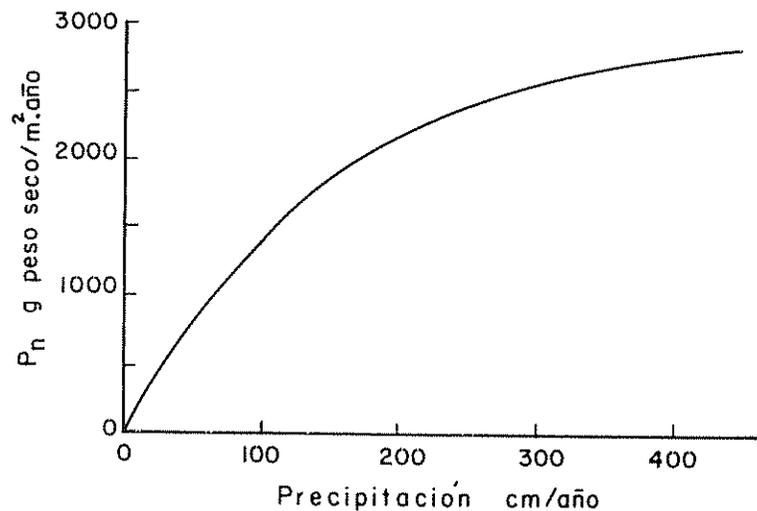


Figura 5.1. La producción neta de los ecosistemas terrestres en relación con la precipitación anual. Según Lieth, 1973.

otro modo, para un cierto valor de precipitación anual, el balance hídrico de la vegetación será tanto más desfavorable cuanto más altas las temperaturas, pues se perderá más agua por transpiración. Por otra parte, no sólo el total de precipitaciones sino también la distribución anual de las lluvias desempeña un papel ecológico importante, determinando que existan o no períodos más húmedos o más secos. Discutiremos en el capítulo 6 el concepto de evapotranspiración y su importancia en el balance hídrico; por ahora basta indicar que este parámetro mide la cantidad total de agua que pierde un ecosistema hacia la atmósfera. La figura 5.2 muestra la relación entre producción y evapo-

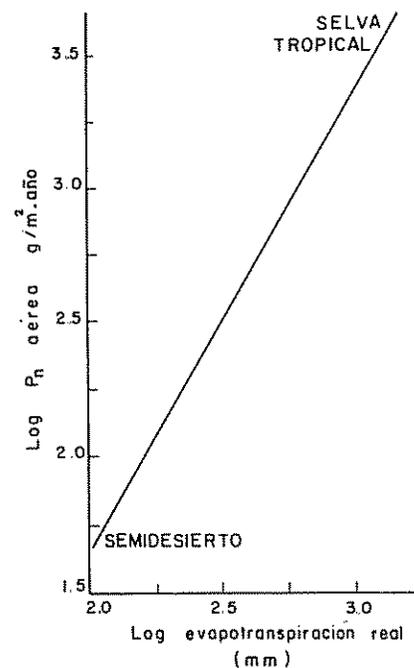


Figura 5.2. La producción neta de los ecosistemas terrestres en relación con la evapotranspiración real anual. Se ha utilizado una escala logarítmica en ambos ejes de coordenadas para resaltar mejor la relación entre las dos variables. Se indica la posición de dos tipos de ecosistemas contrapuestos; el semidesierto, en el extremo seco y menos productivo, y la selva tropical en el húmedo y con mayor producción anual. Según Rosenzweig, 1968.

transpiración real en diferentes ecosistemas. Vemos en la figura cómo la correspondencia entre producción neta y esta variable se hace aún más evidente que con la precipitación, ya que se establece una relación más directa entre la producción y el flujo de agua a través de la vegetación.

La dependencia de la producción con respecto a la temperatura del aire (fig. 5.3) también es clara por debajo de un umbral de aproximadamente 15°C de temperatura media anual, ya que por debajo de este punto las temperaturas resultan subóptimas para la fotosíntesis en la mayoría de las especies, comenzando entonces a limitar la productividad. De forma similar, por encima de 25°C se alcanza una asíntota indicativa de la acción de otros factores limitantes.

Siendo el agua el factor ambiental limitante más importante en ecosistemas terrestres, podría suponerse entonces que la productividad en ambientes acuáticos, como el mar por ejemplo, fuese mucho más elevada que en medios continentales. Sin embargo éste no es el caso. El sistema productor primario está representado en los océanos y lagos

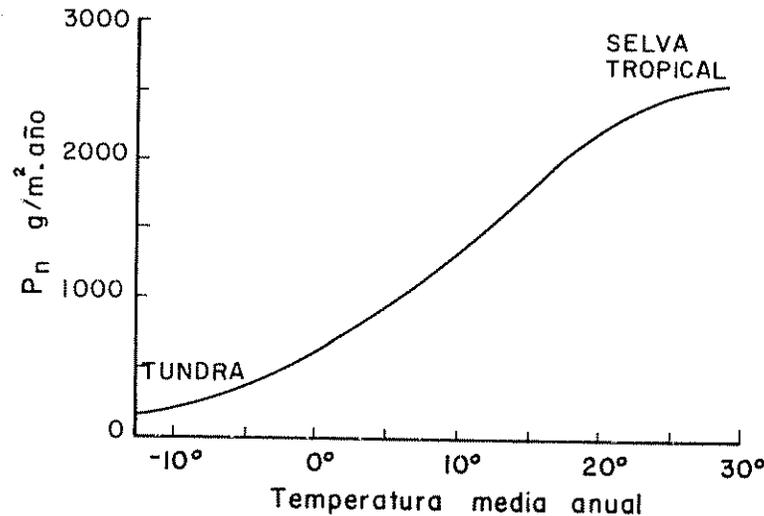


Figura 5.3. La producción neta de los ecosistemas terrestres en relación con la temperatura media anual. Se ha indicado la posición de los dos tipos de ecosistemas opuestos en cuanto a condiciones térmicas: la tundra, en el extremo frío, y la selva tropical en el cálido. Según Lieth, 1973.

por el "fitoplancton", una suspensión de algas que se mantiene en las capas superficiales que tienen suficiente luz. La profundidad de este nivel productivo depende de la penetración de la luz, en general el punto de compensación entre fotosíntesis y respiración del fitoplancton se alcanza entre 30 y 120 m, con intensidades luminosas del orden del 1 % de la luz que llega a la superficie. La productividad media del fitoplancton en el océano abierto, es decir lejos de las aguas continentales, es del orden de 40 a 120 $\text{g/m}^2\text{-año}$ (Margalef, 1974; Duvigneaud, 1974). Como veremos enseguida, estos valores de producción primaria equivalen a los que caracterizan en la tierra firme a ecosistemas de semidesierto. Es decir, desde el punto de vista productivo, el océano puede compararse con un semidesierto.

El factor limitante de esta baja producción marina lo constituyen los nutrientes, y entre éstos quizás el más limitante es el P. La pobreza en nutrientes deriva del carácter mismo de la comunidad planctónica, flotando cerca de la superficie, pero hundiéndose lentamente hacia la profundidad, proceso en el que se pierde una proporción importante de nutrientes. Solamente en contados lugares, donde hay surgencia de aguas profundas, ricas en nutrientes, hacia la superficie, la productividad marina aumenta sensiblemente. Lo mismo ocurre sobre las plataformas continentales, donde aún hay aportes de nutrientes provenientes de los ríos. En estos casos pueden obtenerse valores relativamente altos (400 a 1000 $\text{g/m}^2\text{-año}$).

5.2 PRODUCTIVIDAD COMPARADA DE ECOSISTEMAS NATURALES

La tabla 5.1 resume algunas características relacionadas con la producción de los ecosistemas de más amplia distribución en la superficie terrestre. Las cifras que aparecen en esta tabla, aunque son las mejores estimaciones disponibles actualmente, están sin embargo sujetas a un amplio margen de error, pero de todos modos nos servirán para formarnos una idea aproximada de la contribución relativa de cada ecosistema a la producción neta de la biosfera. Podemos observar que los ecosistemas del trópico cálido y húmedo, como las selvas tropicales, alcanzan los valores más altos de P_n por unidad de superficie, lo que se relaciona con la mayor insolación anual y las más altas temperaturas de las latitudes bajas. Asimismo, dada la extensión considerable que ocupan estos ecosistemas, su producción total supera a la de todos los demás. Las selvas tropicales se encuentran bajo climas cálidos con llu-

Tabla 5.1. Algunas características productivas de los principales tipos de ecosistemas terrestres. Según Whitaker & Likens (1975) y Ajtay y colab., (1979).

ECOSISTEMAS	Area total 10 ⁶ Km ²	P _n media g/m ² ·año	P _n total 10 ⁹ t/año	Biomasa vegetal media kg/m ²	Biomasa vegetal total 10 ⁹ t	Mantillo media kg/m ²	Mantillo total 10 ⁹ t	Biomasa animal total 10 ⁶ t	Materia orgánica del suelo total 10 ⁹ t
Selva tropical	17.0	2200	37.4	45	765	0.2	3.4	330	82.4
Selva tr. estacional	7.5	1600	12.0	35	260	0.5	3.8	90	40.5
Bosque siempreverde templado	5.0	1300	6.5	35	175	3.0	15.0	50	72.0
Bosque decíduo templado	7.0	1200	8.4	30	210	2.0	14.0	110	
Bosque boreal	12.0	800	9.6	20	240	4.0	48.0	57	135.0
Sabanas tropicales	15.0	900	13.5	4	60	0.2	3.0	220	264
Pastizales templados	9.0	600	5.4	1.6	14	0.4	3.6	60	295
Tundra y alpino	8.0	140	1.1	0.6	5	1.0	8.0	3.5	121.2
Desierto y semidesierto	18.0	90	1.6	0.7	13	0.02	0.36	8	168
Otros ecosistemas naturales	36.5	—	12.9	—	81	—	11.44	70.5	329.5
Agroecosistemas	14.0	650	9.1	1	14	0.1	1.4	6	128
Total continental	149	782	117.5	12.2	1837	0.74	111	1005	1635.6
Total marino	361	155	55.0	0.01	3.9	—	—	997	1000*
Total ecosfera	510	336	172.5	3.6	1841.0	—	111	2002	2635.6

* Materia orgánica disuelta

vias más o menos uniformemente repartidas durante todo el año. Cuando existe en cambio una breve estación más seca, del orden de 1 a 3 meses donde las precipitaciones disminuyen, el ecosistema predominante es la selva tropical estacional, muy similar al tipo anterior, aunque menos rica estructural, florística y faunísticamente. En conjunto ambos tipos de ecosistemas (la selva tropical *sensu lato*), aunque ocupan menos del 5 % de la superficie total del planeta, producen casi el 29 % de la producción primaria neta total.

El bosque decíduo y el bosque siempreverde o perenne de zonas templadas aparecen como los ecosistemas más productivos de la zona extratropical. El bosque boreal, aunque sólo tiene una producción media igual a las dos terceras partes de la del bosque decíduo, contribuye más que éste a la producción total de la biosfera dada su mayor extensión. Los valores más bajos entre todos los ecosistemas continentales corresponden a los desiertos y semidesiertos, donde el agua actúa como factor limitante crítico, así como a tundras y ecosistemas de alta montaña, donde el frío es el factor limitante crucial. Obsérvese asimismo cómo la producción de las áreas continentales es más del doble de la marina, a pesar de la extensión mucho mayor de los océanos.

En cuanto a la biomasa vegetal, es conveniente recalcar que más del 55 % de la biomasa total de productores en la biosfera corresponde a los ecosistemas de selva tropical y casi el 90 % a todos los tipos de bosques, sean tropicales o boreales, indicándonos así claramente la importancia de los mismos como reguladores de los ciclos biogeoquímicos al nivel de todo el planeta.

La necromasa en forma de mantillo se acumula sobre todo en el bosque boreal y en menor medida en bosques templados y tundras. La selva tropical es también el tipo de sistema que concentra la mayor biomasa animal dentro de los ecosistemas continentales. La tercera parte de la biomasa animal de la biosfera continental se encuentra en estas selvas, a las que le siguen en importancia a este respecto sabanas y luego bosques decíduos. Los océanos contribuyen con casi la mitad de la biomasa animal total del planeta, aunque sólo tienen el 0.2 % de la biomasa vegetal, indicándonos así la rapidez del ciclado de la energía en los ecosistemas oceánicos.

En cuanto a la materia orgánica del suelo, ésta alcanza en el conjunto de la ecosfera un valor cercano al de la biomasa vegetal. Los ecosistemas que más acumulan humus son las formaciones dominadas por plantas herbáceas, especialmente sabanas, pastizales templados y pantanos, aunque es notable que las zonas áridas, a pesar del bajo tenor de

materia orgánica en sus suelos, tienen por su gran extensión más del 10 % de la MOS total de la ecosfera.

5.3 COMPARACIÓN DE ECOSISTEMAS NATURALES CON ECOSISTEMAS DISTURBADOS Y AGROSISTEMAS. INFLUENCIA DE LA GESTIÓN SOBRE LA PRODUCCIÓN

En la tabla 5.1 también aparecen los valores medios correspondientes al conjunto de las tierras cultivadas. Es útil comparar ambos tipos de valores, los de ecosistemas naturales con los de ecosistemas implantados por la acción humana, para conocer si el reemplazo de aquéllos ha implicado cambios significativos en la biomasa, la producción y la acumulación de materia orgánica. Al hacer estas comparaciones hay que tener presente que en los cultivos el rendimiento generalmente se expresa en base a la cantidad de producto cosechado. Esta cosecha representa casi siempre sólo una parte limitada de la producción neta del agroecosistema, como puede uno darse cuenta claramente en el caso de los cereales, donde el grano no es más que una parte de la producción primaria anual.

En base a las estadísticas sobre rendimiento de algunos cultivos trataremos de comparar su productividad con la de ecosistemas naturales. Tomemos en primer lugar un agroecosistema típico de las zonas templadas: un trigo. Se trata de un cultivo anual, que ocupa el suelo por 8-10 meses (trigo de invierno) y tiene un período de crecimiento activo de 4 meses. La P_n media del trigo a escala mundial está en el orden de las 7 t/ha, mientras que en condiciones de alta tecnología se obtienen rendimientos de 10 t/ha de las cuales 4 son de grano y 6 de paja. Habrá que agregar 1 t/ha para la producción subterránea, poco importante en plantas anuales. Es decir, la cosecha aprovechable directamente sería bajo estas condiciones de 4 t/ha. Para obtener estos rendimientos se necesita una apreciable inversión en trabajo (preparado y limpieza del terreno), en fertilizantes y en insecticidas, herbicidas y otros plaguicidas. El objetivo de esta inversión es mantener el sistema libre de malezas que compitan con el trigo, libre de plagas que consuman su biomasa foliar o subterránea limitando la producción, o que consuman los granos limitando así la cosecha. En condiciones ideales el trigo llegará a ser monoespecífico, sin consumidores y con una masa apreciable de descomponedores en el suelo que aseguren el reciclado de la materia orgánica no cosechada (del orden de 2500 kg/ha de peso seco de bacterias, hongos y actinomicetes).

Comparando esta productividad con la del ecosistema al que el cultivo de trigo más frecuentemente ha reemplazado, el bosque deciduo templado, recordemos que éste tiene una P_n del orden de las 17 t/ha·año, de las que poco más de 15 corresponden a producción aérea (fig. 1.6). Si tomamos entonces los valores de P_n , el reemplazo del bosque por el cultivo ha disminuido la productividad de 17 a 11, es decir aproximadamente en un 35 %. Por supuesto que deben tenerse en cuenta otros parámetros: tipo de producto obtenido y su demanda (madera frente a granos), así como costos de explotación. Es decir, comparar por ejemplo, 4 t de granos con aproximadamente 3 ó 4 toneladas de maderas duras más otros productos forestales de interés económico. También hay que considerar en todo balance los gastos energéticos, muy altos en el caso del cultivo con tecnología intensiva, casi nulos en el caso del bosque.

En las zonas tropicales, para utilizar la misma comparación, podemos escoger un cultivo perenne muy productivo, como la caña de azúcar, que ocupa de forma permanente el suelo y asimila durante todo el año cuando se la cultiva en condiciones climáticas adecuadas o en caso contrario mediante riego. La caña de azúcar produce por término medio, 20 t/ha·año y con elevadas inversiones se alcanzan rendimientos del orden de 70 a 80 t/ha. En el caso de este cultivo una proporción importante de la biomasa aérea (cañas) es cosechada. Comparemos estos valores con una P_n de la selva tropical, promediando los varios tipos ecológicos de selvas, del orden de las 20 a 50 t/ha, lo que traducido en términos de madera sería del orden de los 3 a 5 m³/ha·año. En este caso, las diferencias de productividad entre el sistema natural y el agrosistema son menores que en la zona templada, pero igualmente las inversiones energéticas de un cultivo tropical altamente tecnificado son mucho mayores, pues los problemas de malezas y plagas, como los de irrigación, fertilización y laboreo son mucho más costosos.

Otro tipo de ecosistema de reemplazo cada vez con mayores extensiones, tanto en zonas templadas como tropicales, es el pastizal permanente. Este agrosistema dirigido hacia una maximización de la producción secundaria, ya sea en forma de carne, leche u otros productos animales, puede proporcionar, debidamente gestionado y complementado con otras inversiones, altos rendimientos anuales. En zonas templadas se pueden obtener hasta 200 kg de carne o 2000 litros de leche por ha y por año; en zonas tropicales, con pastos mejorados, se llega a mantener 2 UA/ha·año*. En este caso es difícil comparar con los

*1 UA corresponde a un vacuno de 400 kg de peso vivo.

sistemas naturales, tanto por la naturaleza diferente del producto, como por ser la producción secundaria función muy particular del tipo de gestión de la vegetación y del rebaño. Puede generalizarse este efecto diciendo que la producción primaria neta de un pastizal sometido a sistemas periódicos de pastoreo o de corte puede llegar a ser muy superior a su P_n libre de herbívoros o sin cosecha. Esto se relaciona igualmente con el caso de muchos ecosistemas disturbados o fases sucesionales, cuya producción puede ser mayor que la de comunidades más estables.

En síntesis, podemos apreciar las dificultades de comparar los rendimientos de los ecosistemas naturales, seminaturales y agrícolas, ya que intervienen consideraciones ecológicas, económicas y sociales. Para limitarnos al punto de vista estricto de la productividad biológica, la mayor parte de los ecosistemas de reemplazo total (cultivos) resultan menos productivos que los ecosistemas originales de diferente tipo. Los ecosistemas seminaturales, como los pastizales mejorados explotados, son más difíciles de comparar, por el tipo de producto obtenido, pero evidentemente representan sistemas más ecológicos de utilización del suelo si se los compara con una agricultura altamente tecnificada.

5.4 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Duvigneaud, P., *La Synthèse Ecologique*. Doin, París, 1974. Traducción castellana: *La Síntesis Ecológica*, Alhambra, Madrid, 1978.
Ya nos hemos referido al texto de Duvigneaud en el capítulo 1. Añadiremos aquí que el análisis de los procesos productivos en distintos ecosistemas terrestres y acuáticos ocupa un lugar de preferencia en este libro.
2. Lieth, H. y Whittaker, R.H. (Ed.), *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York, 1975.

Una revisión exhaustiva de la problemática de la producción primaria, discutiendo tanto aspectos metodológicos como los patrones globales de producción en la biosfera y el uso de los resultados obtenidos en la gestión de los recursos bióticos.

Otras referencias citadas en el texto

1. Ajtay, G.L., Ketner, D. y Duvigneaud, P., Terrestrial primary production and phytomass. En B. Bolin y colab. (Eds.), *The Global Carbon Cycle*. John Wiley, Chichester, Nueva York, Brisbane, Toronto, 1979.
2. Lieth, H., Primary production: terrestrial ecosystems. *Human Ecology*, 1: 303-332 (1973).
3. Lieth, H., Primary productivity of the major vegetation units of the world. En Lieth y R.H. Whittaker (Eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*, Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York, 1975.
4. Margalef, R., *Ecología* Omega, Barcelona, 1974.
5. Rosenzweig, M.L., Net primary production of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist*, 102: 67-74 (1968).
6. Whittaker, R.H. y Likens, G.E., The biosphere and man. En H. Lieth y R.H. Whittaker (Eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York, 1975.

Parte segunda

Biogeoquímica del ecosistema

Después de haber considerado en la primera parte del libro algunos aspectos relacionados con los flujos de energía a través del ecosistema, en los capítulos 6 al 10 que integran esta segunda parte vamos a analizar problemas referentes a las transferencias de diferentes materiales hacia y desde los ecosistemas y dentro de los mismos.

Ya sea que consideremos los elementos químicos o los compuestos inorgánicos u orgánicos, la variedad de materiales que circulan por cualquier ecosistema es tan grande que no pueden ser analizados sino aquellos flujos y procesos de mayor importancia ecológica, únicos para los cuales comienza a existir información relevante. Nos limitaremos entonces a examinar en primer lugar el ciclo del agua (capítulo 6) ya que es sin duda el compuesto inorgánico más importante en todo proceso vital y ambiental. Luego analizaremos los ciclos del carbono (capítulo 7) y del nitrógeno (capítulo 8), por ser los dos elementos biogénicos de balance más delicado en la ecosfera. Por último veremos muy brevemente las transferencias de algunos nutrientes minerales que desempeñan papeles relevantes en la distribución y en el metabolismo de los ecosistemas, como el fósforo, calcio y potasio (capítulo 9).

En todos los casos tendremos presente un doble punto de vista: el de la circulación y las transferencias a través de los ecosistemas y el de los flujos totales en el conjunto de la ecosfera. Ambos enfoques son igualmente imprescindibles si se desea obtener una visión integrada y completa de los ciclos biogeoquímicos. Finalmente cerraremos esta segunda parte (capítulo 10) con un análisis somero de algunas características funcionales y estructurales de las especies dominantes que contribuyen a mantener una economía favorable de nutrientes al nivel del ecosistema aún en situaciones ambientales de aguda deficiencia en elementos esenciales.

6

Ciclo biogeoquímico del agua

6.1 EL ORIGEN DEL AGUA EN LA CORTEZA TERRESTRE

Éste es un problema difícil que no ha sido totalmente aclarado aún (Horne, 1978). Existen diferentes teorías, pero todas coinciden en que el océano no proviene de la condensación del vapor de agua presente en la atmósfera original de la Tierra, sino que el agua llegó a la corteza posteriormente, desde el interior del planeta. En lo que difieren las teorías es en los detalles y en la duración del proceso.

Existe pues una concordancia de opiniones en cuanto a que toda el agua: sólida, líquida o gaseosa, que constituye actualmente la hidrosfera, incluyendo la que se encuentra en la atmósfera y en la biosfera, proviene del interior de la Tierra, de las capas superiores del manto. Primitivamente, al enfriarse el planeta hace unos 4000 millones de años, no existía agua en su superficie, sino que se fue originando por erupciones volcánicas, fuentes hidrotermales y otros fenómenos geológicos que transportaron estas grandes masas de agua en estado líquido o de vapor desde las capas profundas de la litosfera hasta la superficie.

La formación de los océanos parece haberse producido relativamente temprano en la evolución del planeta y es probable que su volumen haya sido comparable al actual durante los últimos dos o tres mil millones de años, es decir la gran mayoría del agua superficial escapó del interior durante los primeros mil o dos mil millones de años de la historia de la Tierra. En todo caso, los fósiles más antiguos, de hace unos 1000 a 1500 millones de años, nos indican ya la diferenciación en esa época de medios ecológicos dulceacuícolas y marinos.

Es interesante llamar la atención sobre el hecho que la presencia de una importante masa de agua líquida en superficie, la hidrosfera, difiere completamente a la Tierra de todos los restantes planetas del sistema solar, los que por una causa o por otra no han podido formar o retener suficientes cantidades de agua líquida.

6.2 ALGUNAS PROPIEDADES DEL AGUA DE INTERÉS ECOLÓGICO

El agua participa en todos los procesos importantes que ocurren al nivel de las interfases atmósfera-hidrosfera-biosfera-litosfera. No hay vida sin agua como tampoco la hay sin carbono. Recordemos que el agua es el compuesto más abundante en todos los seres vivos, generalmente supera a todos los demás compuestos juntos. Son excepcionales las estructuras biológicas donde el agua no constituye la mayor parte del peso fresco.

Por otra parte el agua es un compuesto tan común que suena extraño considerarla como una sustancia con propiedades sorprendentes. Sin embargo, si la comparamos con otras sustancias inorgánicas u orgánicas de estructura similar se hacen evidentes una serie de anomalías en sus propiedades físicas y químicas. El primer científico que analizó este hecho fue L.J. Henderson en 1913 en un libro que hizo época en el pensamiento ecológico: *The Fitness of the Environment* (La adaptabilidad del ambiente). Posteriormente L. Pauling en 1940, en un libro también clásico: *The Nature of the Chemical Bond* (La naturaleza del enlace químico), pudo explicar ya desde un punto de vista químico las razones de este comportamiento aparentemente anómalo.

Comparando las propiedades del agua con sustancias como el metano, el amoníaco o el ácido fluorhídrico, todas con 10 protones y 10 electrones, o también con secuencias isoelectrónicas como $H_2O - H_2S - H_2Se - H_2Te$ (Pauling, 1940), resaltan las anomalías del agua. Así, los puntos de fusión y de ebullición, lo mismo que el calor de evaporación del agua parecen anormalmente elevados con respecto a los otros términos de la serie (fig. 6.1). Estas características del agua indican la presencia de fuertes fuerzas intermoleculares. Pauling analizó la naturaleza de estas fuerzas. La molécula de H_2O tiene un fuerte carácter polar, lo que conduce a la formación de unidades $(H_2O)_n$ a través de puentes de hidrógeno, dando como resultado una estructura ordenada, como es en efecto la estructura cristalina del hielo (fig. 6.2).

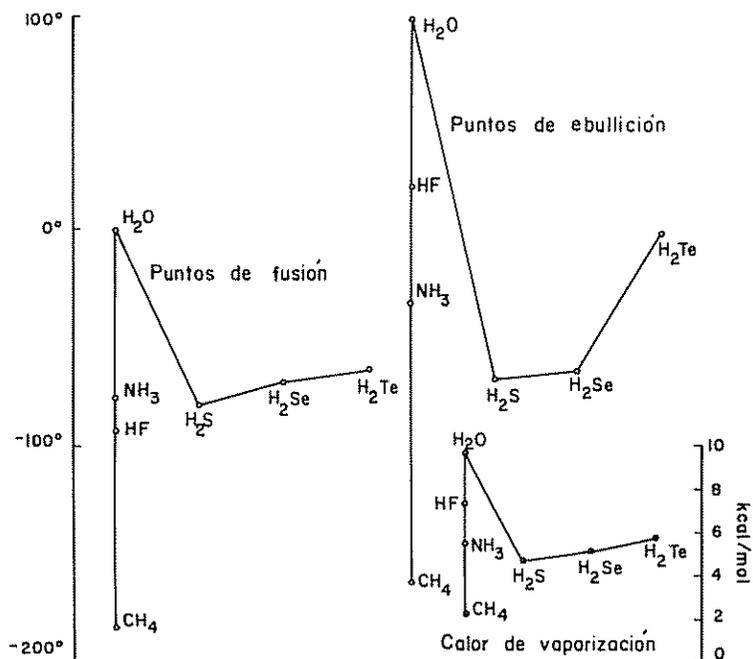


Figura 6.1. Puntos de fusión, puntos de ebullición y calor de evaporación del agua y otros compuestos de configuración atómica o electrónica similar. Obsérvese cómo los valores correspondientes al agua son los más elevados de ambas series, para las tres constantes físicas consideradas. Según Pauling (1940).

Cuando el hielo se funde, sólo algunos de estos enlaces de hidrógeno se rompen, de modo que el agua líquida conserva parcialmente una estructura polimerizada de unidades entrelazadas por puentes de hidrógeno. Tales polímeros se mantienen hasta altas temperaturas como lo demuestra el alto calor de evaporación. Las unidades en el agua líquida se rompen y reconstituyen continuamente formando estructuras tridimensionales lábiles pero coherentes. En este sentido la estructura del agua es verdaderamente única.

Algunas propiedades derivadas de los fuertes enlaces intermoleculares que caracterizan al agua líquida, así como sus consecuencias eco-

lógicas, aparecen resumidas en la tabla 6.1. La capacidad calórica del agua es una de las más altas entre todos los líquidos. Por definición el calor específico del agua es 1, ya que la caloría se define como la cantidad de calor necesaria para elevar la temperatura de un gramo de agua de 15° a 16° C. Este calor específico no varía mucho entre 0° y 100° C. Esta propiedad se explica pensando que la energía absorbida es utilizada en parte para romper los enlaces de H. También el calor de evaporación es de los más altos (595.9 cal/g a 0° y 540.0 cal/g a 100° C). Por estas propiedades el agua actúa como el gran termostato biológico y ecológico. Así, por ejemplo, si un kg de agua absorbe una kcal de calor, su temperatura aumentará en 1°, pero si se evapora algo

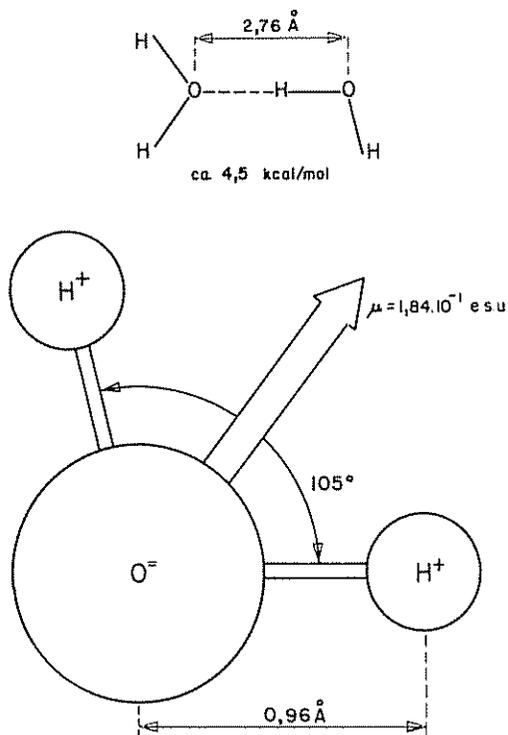


Figura 6.2. Representación esquemática de las características estructurales de la molécula de agua y del puente de hidrógeno. Según Horne (1978).

Tabla 6.1. Algunas de las propiedades fisicoquímicas "anómalas" del agua y su significado ecológico. Según Horne, 1978.

Propiedad	Comparación con líquidos normales	Significado biológico
Estado	Líquido, en contraposición como H_2S , H_2Se y H_2Te	Medio para la vida
Capacidad calórica	Muy alta	Modera las oscilaciones térmicas del ambiente
Calor latente de fusión	Muy alto	Efecto moderador, tiende a estabilizar el estado líquido
Calor latente de evaporación	Muy alto	Efecto moderador, importante en el balance evaporación-precipitación
Densidad	Anómala, máxima a 4°C	Se congela a partir de la superficie, controla la distribución de la temperatura y la circulación de masas de agua
Tensión superficial	Muy alta	Importante en fenómenos de superficie, formación de gotas en la atmósfera y muchos procesos fisiológicos
Constante dieléctrica	Muy alta	Buen solvente
Hidratación	Muy extensiva	Buen solvente, altera la bioquímica de los solutos
Disociación	Muy pequeña	Medio neutro pero con cierta disponibilidad de iones H^+ y OH^-
Transparencia	Alta	Aumenta el espesor de la zona eufótica biológicamente productiva
Conducción del calor	Muy alta	Importante mecanismo de transferencia calórica en sistemas con poca circulación

menos de 2 gramos de agua, los 998 gramos restantes recobrarán su temperatura inicial. Así se explican las elevadas pérdidas como calor latente del suelo y de las plantas (véase capítulo 2) y las respectivas ganancias al condensarse el agua en lugares más fríos).

El calor latente de fusión también es muy alto (79.7 cal/g), de modo que al congelarse el agua sobre una superficie se minimiza el descenso térmico. Otro fenómeno de extrema importancia ecológica deriva del hecho de tener el agua su máxima densidad a 4° C, es decir el hielo es menos denso que el agua, ya que ésta al congelarse se expande, fenómeno muy poco frecuente en los líquidos. Debido a que el hielo flota, ni los ríos, los lagos ni los mares se congelan totalmente en los inviernos de las altas latitudes, pues si éste no fuera el caso y el hielo se hundiera, traería como consecuencia el congelamiento paulatino y total de toda la hidrosfera.

Otras propiedades singulares del agua, de grandes consecuencias biológicas y ambientales, son su elevada tensión superficial, la mayor de todos los líquidos conocidos, y la alta constante dieléctrica. Consecuencia de la primera es su ascenso capilar en medios porosos como el suelo, y de la segunda característica deriva su capacidad de actuar como solvente de un extraordinario número de sales, bases y ácidos.

6.3 LOS CICLOS DEL AGUA EN LA NATURALEZA

A pesar de la enorme cantidad de agua acumulada en los océanos, la mayor reserva continúa estando en la corteza y el manto, es decir las dos capas exteriores que conforman nuestro planeta. Se encuentra ésta como "agua de constitución" en las redes cristalinas de diferentes minerales; como "agua de absorción" o "intersticial" fuertemente unida a otros minerales, y también como "agua libre" bajo las grandes presiones que prevalecen en el interior de la Tierra. No es fácil sin embargo cuantificar esta reserva. Según Mason (1966), la corteza y el manto tienen menos del 0.1 % de compuestos volátiles (CO₂ y H₂O), lo que para una masa total de estas dos capas de aproximadamente 4.10²⁴ Gg, equivaldría a una masa de agua del orden de 4.10²³ Gg como máximo, es decir unas 3 veces más que el total oceánico (fig. 6.3). Esta "agua primaria" de la litosfera está prácticamente inmovilizada, ya que sólo una parte de ella interviene en lo que se denomina el "ciclo geológico del agua", es decir, las lentas transferencias entre la superficie y las capas profundas de la corteza.

Del agua que circula más activamente a través de la ecosfera, el 97 % está acumulada en los océanos, el 3 % corresponde a las aguas continentales, mientras que la cantidad existente en la atmósfera resulta por comparación casi despreciable (0.001 %). No obstante, es ésta

precisamente la que muestra mayor movilidad y por ende la que más influye en los procesos ecológicos.

De las cifras presentadas en la figura 6.3, que constituyen nada más que una primera aproximación, puede asimismo notarse que el 77 % de las aguas continentales se encuentran formando partes de glaciares y casquetes de hielo polar; la mayor parte del resto corresponde a aguas subterráneas, en tanto que lagos, ríos y agua del suelo representan sólo una ínfima proporción del total de aguas dulces, proporción que no está en relación con su enorme importancia ecológica y económica

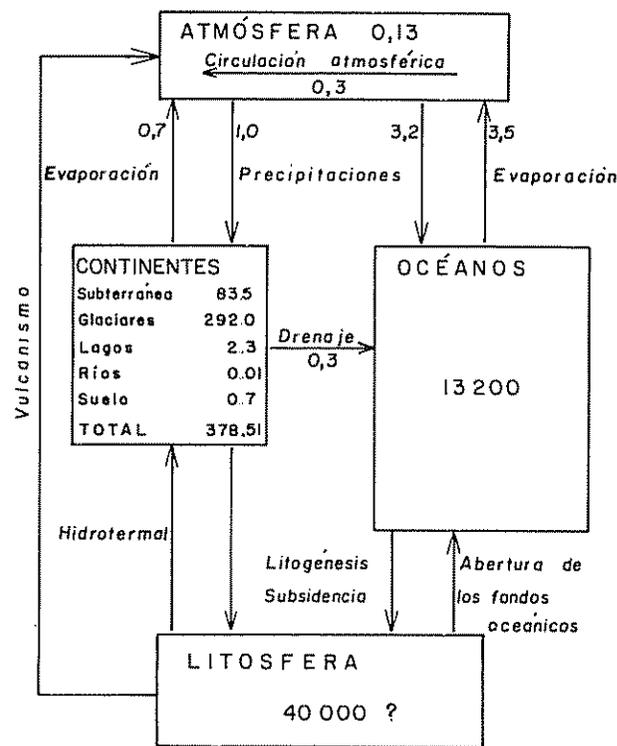


Figura 6.3. Ciclos del agua en la ecosfera. Las reservas respectivas están expresadas en Gg (10²⁰ g), y las transferencias en Gg/año. Valores promedios estimados para todo el planeta según Todd (1970) y Hutchinson (1957)

En cuanto a la circulación global del agua, conviene distinguir tres ciclos: el llamado ciclo corto o marítimo, el largo o continental, y el ciclo geológico. En el ciclo corto el agua pasa del océano a la atmósfera por evaporación, regresando nuevamente por las precipitaciones sobre el mismo océano. En el ciclo largo el agua evaporada del mar se mueve a través de la atmósfera hacia los continentes donde llega por precipitación; de allí puede seguir dos caminos, o bien se evapora y regresa a la atmósfera, o bien circula a través de los sistemas de drenaje tanto superficiales como subterráneos, alcanza los ríos y a través del sistema fluvial se vierte nuevamente en el océano. Nótese entonces cómo sólo parte de las precipitaciones continentales provienen del agua evaporada sobre estas superficies, mientras que otra parte, el 30 % del total, proviene en cambio del agua evaporada de los mares.

El ciclo geológico comprende la emisión de agua del interior de la tierra hacia la atmósfera durante los fenómenos volcánicos, donde no sólo se vierten rocas en estado de fusión —la lava— sino también apreciables cantidades de gases, entre ellos vapor de agua. También las fuentes hidrotermales hacen llegar agua hacia la superficie, cosa que asimismo ocurre al surgir materiales del manto durante la continua expansión de las fosas oceánicas que, de acuerdo con la moderna teoría de tectónica de placas, es responsable de la deriva continental y de la formación de los océanos. Ya en la superficie, como resultado de continuos procesos de meteorización (véase capítulo 9) que destruyen los minerales primarios que forman las rocas, se construyen nuevos minerales (arcillas) donde quedan fijadas moléculas de agua como agua de constitución o como agua intersticial. Estos minerales secundarios, al acumularse más tarde en cuencas sedimentarias, estarán sujetos a mayores temperaturas y presiones, lo que los transformará nuevamente pasando a integrar las rocas sedimentarias. Según la tectónica de placas, durante el movimiento de las mismas una se hunde bajo otra en zonas de la corteza denominadas zonas de subsidencia, produciéndose primero la litificación (metamorfismo) y luego la fusión en profundidad de estas rocas, volviendo así el agua que contenían a las capas profundas de la litosfera.

6.4 PROCESOS DE TRANSFERENCIA DE AGUA EN LA ECOSFERA

1. Precipitaciones

El agua pasa de la atmósfera a la superficie terrestre o al océano como lluvia, nieve, granizo o rocío. Las formas dependen de la temperatura y otras condiciones de la atmósfera.

El total anual de precipitaciones varía poco de un año a otro para un mismo sitio, excepto en climas muy particulares. En cambio, las variaciones horizontales sobre la superficie son notables, desde casi 0 hasta más de 10 m, con un promedio global de alrededor de 700 mm. Característica climática de primera importancia, el total anual de precipitaciones es el parámetro que más nos informa sobre las condiciones ecológicas de una localidad. Después del total anual, el dato más interesante es la distribución estacional, generalmente analizada como marcha de promedios mensuales a lo largo del año (fig. 6.4). Este régimen de lluvias puede ser relativamente uniforme todo el año, tanto con valores altos como medios o bajos; puede ser concentrado en una estación: régimen unimodal con lluvias en verano (tropical) o en invierno (mediterráneo); o pueden existir dos períodos lluviosos y dos secos (régimen ecuatorial o marítimo).

Otras dos características de las precipitaciones, además de la clase, del total y de la ritmicidad, son la intensidad y la variabilidad interanual. La intensidad se refiere al total por unidad de tiempo (mm/hora), la variabilidad mide la probabilidad de apartarse de la media en un año determinado. Varios fenómenos ecológicos de fundamental importancia, como la infiltración del agua en el suelo, la escorrentía superficial, la erosión, el caudal y la carga de los cursos de agua, etc., están directamente relacionados con la intensidad de las lluvias. Unas pocas tormentas con lluvias intensas pueden causar unos efectos muy distintos sobre estos procesos a los que produciría la misma precipitación distribuida en muchos días de lluvia con baja intensidad. Por ello una forma habitual de estimar la intensidad de las precipitaciones es a través del número de días de lluvia al año.

La variabilidad interanual puede provocar fluctuaciones violentas en las poblaciones de algunas plantas y animales y tener consecuencias ecológicas de primer orden sobre los ecosistemas tanto naturales como gestionados por el hombre. Esta variabilidad está inversamente correlacionada con el total anual. En efecto, es en los climas más secos: semiáridos y áridos, donde se presentan las fluctuaciones relativas mayo-

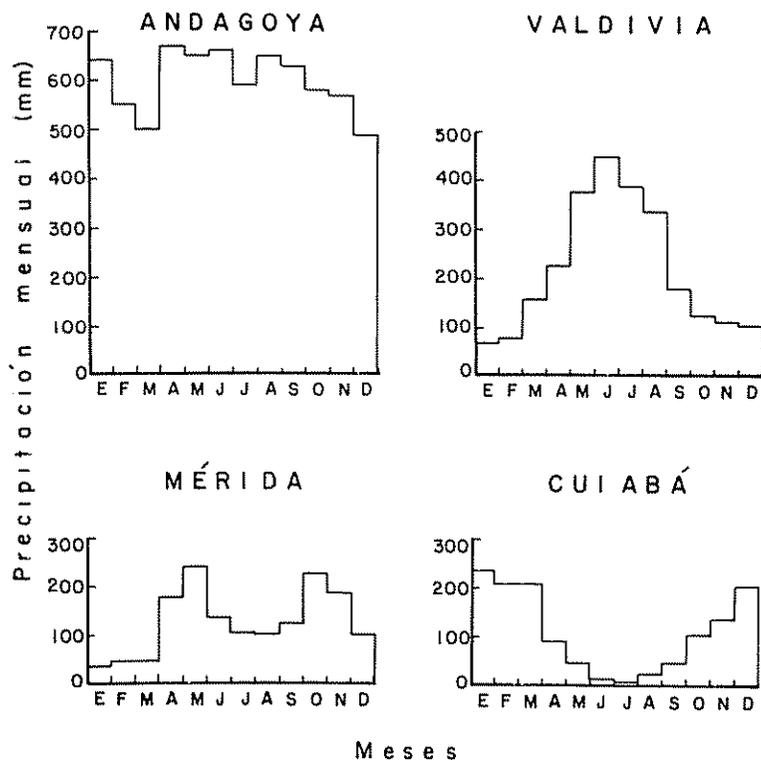


Figura 6.4. Regímenes anuales de lluvias en cuatro localidades. (1) Andagoya, Colombia, régimen de precipitaciones constantemente altas; (2) Mérida, Venezuela, patrón ecuatorial con dos máximos y dos mínimos; (3) Valdivia, Chile, patrón mediterráneo con máximo en invierno; (4) Cuiabá, Brasil, régimen tropical, con máximo en verano. Recuérdese que las dos últimas localidades se encuentran en el hemisferio sur.

res (fig. 6.5). En cualquier caso, sin embargo, las medias anuales comienzan a tener fiabilidad cuando se basan en registros de al menos 10 años consecutivos y preferentemente de 30 años, pues son frecuentes los ciclos aperiódicos de varios años consecutivos con lluvias por encima o por debajo de las medias.

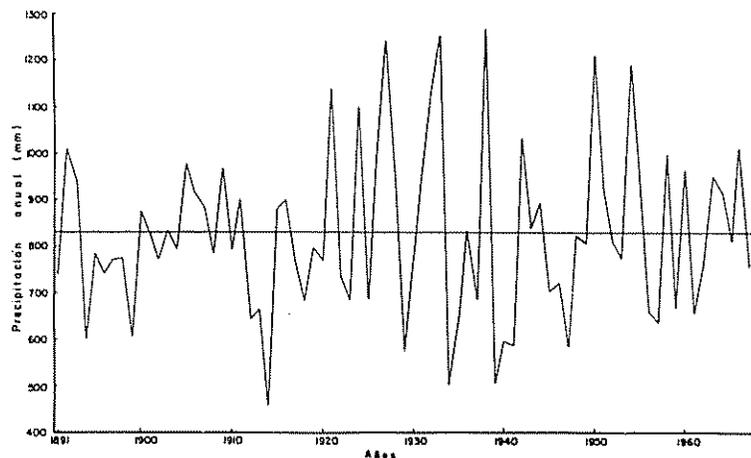


Figura 6.5. Variación interanual en el total de lluvias en un período de 77 años en Caracas, localidad tropical subhúmeda (media anual: 828 mm). Obsérvense las fuertes oscilaciones, con un rango para el período de 811 mm, entre la precipitación más alta, 1270 mm, y la mínima de sólo 459 mm. Datos de Grosske, 1968.

2. Evaporación y transpiración

Cuando el agua de las precipitaciones llega a las superficies vegetales se produce una interceptación más o menos temporal por parte de las mismas. La cantidad interceptada por estas superficies se evaporará directamente sin alcanzar el suelo. El coeficiente de interceptación, igual a la relación entre la precipitación efectiva (P_e), es decir, la que realmente alcanza el suelo, y la precipitación total por encima del dosel (P_t), disminuye con el biovolumen de la vegetación y aumenta con la intensidad de las lluvias. Así un bosque o una selva pueden tener un coeficiente de interceptación de 0.8 a 0.9, es decir que entre el 10 y el 20% del agua que llega a sus superficies externas se evaporará directamente hacia la atmósfera.

$$\text{Coeficiente de interceptación } i = P_e/P_t$$

$$\text{Intercepción } I_n = P_t - P_e = P_t (1 - i)$$

La P_e al alcanzar el suelo habrá sufrido también cambios químicos y en distribución espacial. La mayor parte de la misma ha sido goteando a través de los niveles sucesivos del follaje, de modo que al llegar al suelo lo hace enriquecida en una cantidad de sustancias disueltas, fenómeno conocido como lavado foliar, lo cual es muy necesario tener en cuenta al cuantificar el ciclo de los nutrientes entre la vegetación y el suelo. Otra parte de las lluvias es encauzada a través del ramaje hacia los troncos, escurriendo luego por ellos hasta llegar al suelo en la base misma de árboles y arbustos. Se produce así como un efecto de embudo por el que muchas estructuras vegetales concentran las lluvias en sitios donde el agua les será luego más accesible.

El agua puede seguir tres caminos al llegar a la superficie del terreno, además de permanecer en superficie durante un tiempo limitado produciendo un encharcamiento temporal del suelo. Puede evaporarse, o se desliza sobre la superficie, o se infiltra en el suelo. La proporción relativa de agua que sigue cada una de estas vías determina, como veremos más adelante, el balance hídrico de los respectivos ecosistemas. A su vez el agua que se infiltra puede quedar retenida en el suelo, o puede atravesar el mismo percolando hacia capas profundas y alimentando los niveles freáticos (fig. 6.6).

Los procesos de evaporación y de transpiración de las plantas son los responsables de cerrar el ciclo continental del agua devolviéndola hacia la atmósfera. La evaporación a partir de una lámina de agua depende de su temperatura, de la humedad relativa del aire y de la velocidad del viento. Éste es el dato de evaporación que se toma generalmente en las estaciones meteorológicas, la llamada evaporación en tanque A, por las características del recipiente que contiene el agua. Varía según las condiciones climáticas entre 0 y un máximo del orden de los 10 mm/día. Los valores más altos de evaporación anual se obtienen en desiertos cálidos, donde puede alcanzar cifras de 2500 a 3000 mm/año.

Por otra parte, la evaporación a partir de la superficie del suelo es muy reducida, ya que una vez desecada la capa más superficial, se rompe el ascenso capilar y el suelo no pierde más agua. Este principio que hace que un suelo desprovisto de vegetación acumule agua, constituye la base de la tradicional práctica agrícola del barbecho en climas con escasez de agua.

Como ya mencionamos en el capítulo 5, la transpiración por la vegetación moviliza cantidades importantes de agua desde el nivel del

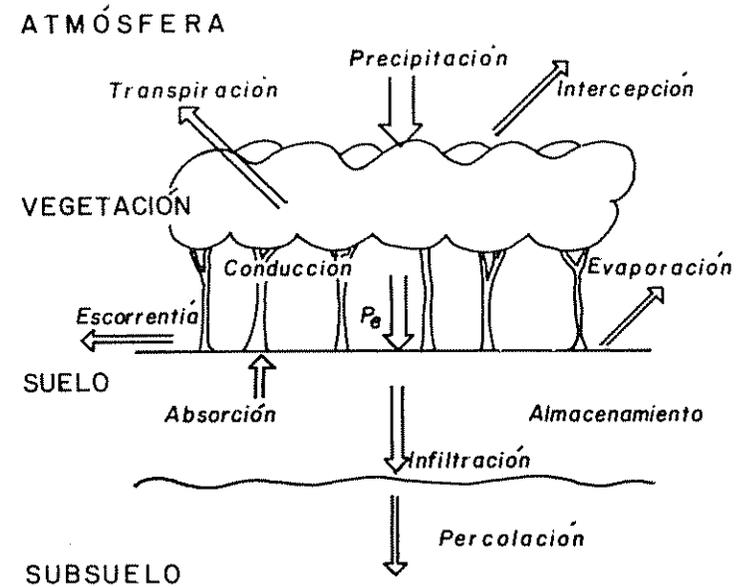


Figura 6.6. Esquemización de los principales procesos de transferencia hídrica al nivel del ecosistema.

suelo explotado por las raíces hacia la atmósfera. La transpiración depende de las condiciones atmosféricas: temperaturas, humedad relativa, velocidad del viento, pero además las plantas pueden regular el proceso por diferentes mecanismos: disminución de la superficie transpiradora, protección de los estomas, desarrollo de películas impermeables sobre la superficie foliar (cutícula), control de la apertura de los estomas, etc. La tabla 6.2 nos muestra algunos valores de agua transpirada por diferentes ecosistemas. Vemos que los volúmenes implicados son muy considerables. Volveremos sobre estos aspectos cuando analicemos el balance hídrico de los ecosistemas.

3. Infiltración de agua en el suelo, almacenamiento y drenaje

La P_e que llega al suelo se infiltrará en el mismo o, por el contrario, se deslizará por la superficie en función de diferentes condiciones del te-

rreno: contenido de agua en el suelo, estructura superficial, pendiente, cantidad de mantillo, textura, etc.

Cada horizonte del suelo, en función de su textura, es decir de la proporción de las distintas fracciones granulométricas minerales que contiene, podrá retener una cierta cantidad máxima de agua. El suelo está formado por tres componentes: la materia orgánica, los elementos minerales y los espacios libres o poros que pueden contener aire o agua. Cuando la mayor parte de los poros contiene agua, se dice que el horizonte está saturado. El agua que llena los poros mayores no puede mantenerse en ellos mucho tiempo, sino que continúa infiltrándose por la acción de la gravedad. A partir de un horizonte saturado, al cabo de un tiempo más o menos corto (horas o días), toda el agua gravitacional se filtra hacia horizontes inferiores. El agua que queda en ese momento se conoce con el nombre de "capacidad de campo" (cc). Sería la máxima cantidad de agua que retiene el suelo manteniendo sus poros mayores libres, es decir, sin presentar condiciones de deficiencia de O₂ o de anaerobiosis. Si a partir de su contenido de agua en la capacidad de campo, el suelo continúa desecándose por absorción de las raíces o por evaporación directa, alcanzará un punto de sequía en que las especies mesófilas, como los cultivos anuales, no podrán extraer más agua y comienzan por lo tanto a manifestar síntomas de marchitez. Si la desecación continúa se alcanza rápidamente el "punto de marchitez permanente" (PMP) en el que la desecación de esas especies se hace irreversible. Otras especies podrán aún extraer agua de ese suelo, pero pronto queda ecológicamente seco para cualquier planta. En ese momento el suelo retiene aún una gran cantidad de agua, pero ésta ocupa poros tan pequeños que queda retenida con demasiada fuerza como para que pueda ser extraída por cualquier planta. Esta agua será considerada entonces como no aprovechable. Inversamente, el agua retenida en un horizonte entre la capacidad de campo y el

Tabla 6.2. Consumo de agua de algunos ecosistemas. Según varios autores.

	Precipitación		Evapotranspiración	
	mm/año	1/ha·día	t/ha·año	mm/año
Selva tropical	+ de 2000	35 000 a 50 000	12 000 a 18 000	1200 a 1800
Bosque deciduo	700 a 1200	15 000 a 25 000	5 000 a 8 000	500 a 800
Pantano herbáceo	1000	35 000	12 000	1200
Cultivo anual templado (trigo)	500 a 1500	6 000 a 9 000	2 000 a 3 000*	200 a 300*
Cultivo anual tropical (maíz)	+ de 800	15 000	5 000*	500 a 600*

*Durante el período de crecimiento

PMP constituye el "agua aprovechable" por las especies vegetales.

La capacidad de almacenamiento de agua de un suelo dependerá entonces de su profundidad, textura y algunos otros caracteres físicos. Los suelos arenosos por ejemplo, son más secos porque tienen menos agua aprovechable que los suelos arcillosos o pesados. La tabla 6.3 presenta algunos valores de las constantes hídricas de diferentes horizontes edáficos en relación con su textura.

El exceso de agua infiltrada sobre la que se pierde por evaporación y transpiración más la que puede ser retenida por todos los horizontes constituye la "percolación" o "drenaje interno" del suelo. Esta agua percolada irá a alimentar los niveles freáticos de aguas subterráneas. Generalmente a través de ellos pasa al sistema de drenaje y fluvial de la zona. También puede ser utilizado ese recurso en aguas subterráneas para el uso agrícola o urbano.

4. Escorrentía superficial, percolación y corrientes fluviales

Desde el punto de vista ecológico y también de utilización eficiente de los recursos naturales, interesa maximizar la infiltración frente a la escorrentía. En efecto, el agua infiltrada no sólo podrá ser utilizada eventualmente por la vegetación, sino que alimentará el nivel freático o la red fluvial sin producir efectos perjudiciales.

La escorrentía superficial, en cambio, es un fenómeno que trae generalmente consecuencias negativas para los ecosistemas y para el conjunto del paisaje, ya que son estas corrientes superficiales las responsables de la erosión, del arrastre de partículas minerales, de mantillo, de

Tabla 6.3. Valores indicativos de las constantes hídricas de un horizonte edáfico en relación con la textura.

Texturas	Capacidad de campo %	PMP %	Agua util %
Arenosa	5-10	2-3	2-8
Franco-arenosa	18-40	8-25	10-30
Franca	40-50	20-30	20-30
Franco-arcillo-limosa	50-70	10-20	30-50
Arcillosa	25-50	15-30	10-30
Turba	50-90	40-70	10-30

nutrientes, etc., además de producir, en casos avanzados, cárcavas y otros rasgos morfológicos superficiales francamente desfavorables. Por ello es particularmente importante el equilibrio entre estos procesos contrapuestos y los factores que los regulan. Un ecosistema estable, en equilibrio con las condiciones topográficas y climáticas, tiende a minimizar la escorrentía superficial. Sin embargo, con fuertes precipitaciones y pendientes pronunciadas, las pérdidas por este medio, de agua, de sustancias disueltas y de partículas arrastradas, pueden ser importantes.

Las corrientes fluviales cierran el ciclo hidrológico continental. En general, para aprovechar los ríos con fines múltiples, la característica más importante que se trata de mantener es su regularidad, o al menos tratar de impedir variaciones extremas de inundaciones y desecación estacional de los cauces. Precisamente la infiltración asegura ambas cosas. Queda clara entonces la cadena de fenómenos causales que relaciona la presencia de ecosistemas estables con la regularidad de los ríos y el aprovisionamiento de agua para las actividades humanas.

6.5 BALANCE HÍDRICO DEL ECOSISTEMA

Para caracterizar un ecosistema resulta particularmente importante establecer el flujo de agua a través del mismo cuantificando cada uno de los procesos o de las vías de transferencia entre sus compartimientos, como lo hemos hecho ya con respecto al conjunto de la ecosfera. Algunos de los procesos de transferencia de agua dependen de factores totalmente ajenos al control por parte del ecosistema, y son incluso difíciles de alterar mediante la intervención humana. Este es por ejemplo el caso con las precipitaciones, por lo que el hombre recurre a otros procedimientos para aumentar o reducir los aportes hídricos, tales como la irrigación o el drenaje. Otros procesos, como la transpiración por ejemplo, pueden ser controlados en cierta medida por las mismas plantas. Finalmente, algunos parámetros importantes, como la infiltración y la escorrentía, dependen en buena medida de las condiciones de estabilidad o de equilibrio del conjunto del ecosistema.

Para cuantificar el exceso o la deficiencia de agua en un ecosistema se ha utilizado el concepto de "evapotranspiración potencial" (ETP) que, según la definición original de Thornthwaite (1948), representa el total de agua que se evaporaría del suelo y que transpiraría una vegetación herbácea cerrada, si el suelo se mantuviera continuamente en la capacidad de campo. Es decir, este concepto mediría la capacidad

evapotranspiratoria de la atmósfera cuando no hay ningún factor físico que limite las pérdidas de agua por la vegetación. Ésta se estandariza en una vegetación herbácea cerrada para obtener datos comparables entre sí. La ETP puede ser medida mediante un evapotranspirómetro o un lisímetro, es decir un tanque de cierto tamaño, lleno de suelo y con vegetación herbácea, mantenido a nivel del terreno y donde a través de dispositivos especiales puedan medirse tanto los aportes como las pérdidas de agua por percolación, calculándose por diferencia la ETP. También existen diferentes fórmulas para calcular la ETP en base a otras variables climáticas como temperaturas, evaporación, velocidad del viento, etc. Así por ejemplo, de acuerdo con la fórmula del balance de calor que utilizamos en el capítulo 2, el balance neto de radiación sobre una superficie es igual a:

$$R = H + LE + G$$

siendo H la transferencia de calor sensible y LE de calor latente hacia la atmósfera y G de calor sensible en el suelo. Despejando E obtenemos

$$E = \frac{R - H - G}{L}$$

Es decir midiendo o calculando las otras variables podemos obtener E, o sea la máxima cantidad de agua que puede evaporarse con la energía disponible, lo que equivale a la ETP.

La ETP indica entonces la máxima cantidad de agua que perdería un ecosistema herbáceo si no hubiera limitaciones en el aporte hídrico a sus raíces. La evapotranspiración real (ETR) indica la cantidad de agua realmente perdida por el ecosistema cuando no recibe ningún aporte suplementario de agua. Es obvio que en general para cualquier ecosistema la ETR será menor que la ETP, indicando así que hay períodos donde el agua en el suelo actúa como factor limitante de la transpiración. Dibujando la marcha anual de precipitación y la evapotranspiración potencial para una localidad, se obtiene una primera estimación de su balance hídrico (fig. 6.7), estableciéndose los períodos del año con exceso o con deficiencia de agua, así como los períodos en los que se acumulará o se utilizará el agua acumulada en el suelo. Este método ideado por Thornthwaite permite asimismo clasificar los diferentes climas del mundo de acuerdo con la intensidad y la duración de los períodos de déficit de agua.

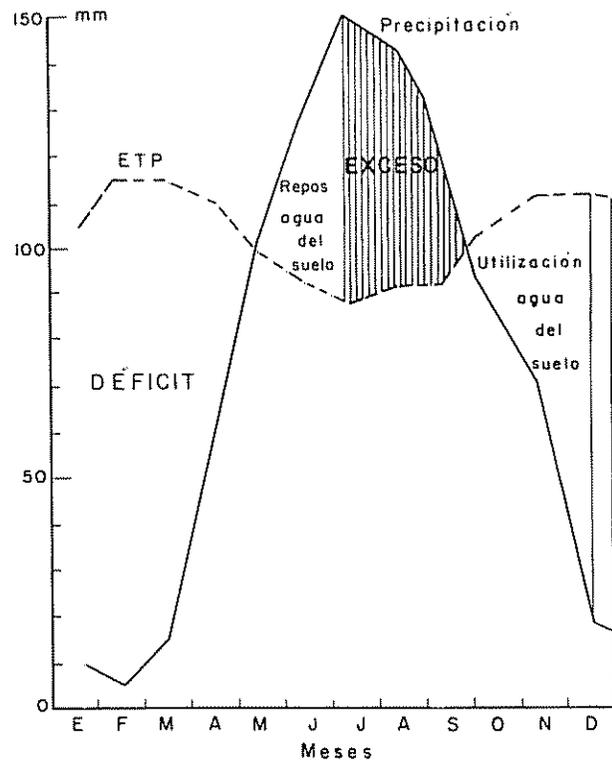


Figura 6.7. Diagrama de balance hídrico de Thornthwaite para una localidad tropical con lluvias estacionales. Cada ciclo anual queda dividido en cuatro períodos con condiciones hídricas contrastantes: un período de déficit de agua, otro de reposición de humedad en el suelo, seguido de un período de exceso y luego de utilización de la humedad del suelo.

El método de Thornthwaite es una aproximación muy útil al balance hídrico de un ecosistema, pero es obvio que no considera todas las variables implicadas. Para obtener entonces una aproximación mejor deben tenerse en cuenta los diferentes procesos de aporte y pérdida de agua por el sistema atmósfera-suelo-vegetación. Como una muestra de las líneas de razonamiento a seguir, realizaremos el cálculo del balance

hídrico de un ecosistema concreto, teniendo muy en cuenta sin embargo que muchas de las variables que intervienen no se conocen con precisión y debe recurrirse entonces a estimaciones más o menos discutibles.

Tomaremos el caso del ecosistema de selva estacional montana que caracterizaba, antes de su casi total destrucción, las terrazas del río Chama a la altura de la ciudad de Mérida, a 1600 m snm, en los Andes de Venezuela. En la tabla 6.4 aparecen las distintas variables que intervienen en la hoja anual de balance hídrico. La primera fila de la tabla contiene los totales mensuales de precipitación medidos en la estación meteorológica de Mérida. De acuerdo con los datos obtenidos en bosques con biomasa similar, podemos tomar como coeficiente de interceptación de las precipitaciones un valor de 0.85 para todo el año, ya que este tipo de bosque varía poco su biomasa aérea, pues los árboles son perennifolios o brevidecíduos. La segunda fila de la tabla 6.4 tiene los respectivos valores mensuales de la precipitación efectiva y la tercera fila los de la interceptación o evaporación directa, calculada por diferencia entre los dos valores precedentes.

Para cuantificar la infiltración y la escorrentía se utilizó el siguiente criterio. Cuando la humedad del suelo está por debajo de la cc toda el agua que alcanza la superficie se infiltra. Esto se supone que es así basado en la pendiente casi nula, las buenas condiciones de infiltración del suelo y la baja intensidad de las precipitaciones. En cambio, cuando el suelo está por encima de la capacidad de campo, la infiltración es igual a $0.5 P_e$. Esta simplificación se justifica en base a que, si bien la relación real es de tipo exponencial, los valores de P_e no sobrepasan demasiado la cc. Con estos criterios se calcularon entonces las dos filas en la tabla correspondientes a la infiltración y a la escorrentía.

La ETP para Mérida se calculó de acuerdo a la fórmula de Thornthwaite (1948). La capacidad de campo del suelo se estimó, en base a datos de análisis de suelo, en 150 mm, el PMP en 50 mm. Se supuso asimismo que en junio, después del mes de más altas precipitaciones, el suelo se encuentra en su cc. Con estos datos se calcularon las restantes filas del balance hídrico, a partir de junio, a saber la ETR como suma de la infiltración del agua en el suelo y de la evaporación directa en el caso de que esta suma sea menor que la ETP; en caso contrario la ETR es igual a la ETP:

$$\begin{aligned} ETR &= I + S + In \\ \circ ETR &= ETP \end{aligned}$$

Tabla 6.4. Hoja del balance hídrico mensual de un ecosistema de selva tropical montana estacional en las terrazas del río Chama en los Andes Venezolanos, próximo a Mérida. Valores en mm. La interceptación se estimó en 0.15 P; la infiltración se tomó como igual a la P_e si el suelo estaba por debajo de la capacidad de campo (150 mm), en caso contrario es la mitad de P_e .

	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	Año
Precipitación: P	170	125	120	176	238	187	86	50	37	43	164	254	1650
Precipitación efectiva: P_e	144.5	106.5	102	149.5	202	159	73	42.5	31.5	36.5	139.5	216	1402.5
$P_e = 0.85 P$													
Interceptación = $I_n = P - P_e$	25.5	18.5	18	26.5	36	28	13	7.5	5.5	6.5	24.5	38	247.5
Agua en el suelo: S	150	150	137.5	134.5	150	150	150	106.5	55.5	0	0	98	
$S_{max} = 150$ mm													
$I = P_e$ si $S < 150$													
o $I = 0.5 P_e$ si $S > 150$													
Escorrentía superficial	72.5	53.5	33	67	101	79.5	36.5	0	0	0	0	82	525
Evapotranspiración potencial	73	84	90	89	93	88	93	101	103	113	66	88	1081
ETP													
Evapotranspiración real ETR	73	84	90	89	93	88	93	101	92.5	43	66	88	1000.5
$ETR = ETP$ si $I_n > ETP$ o $ETR = I_n + S + I_n$													
Transpiración real TR = $ETR - I_n$	47.5	65.5	72	62.5	57	60	80	93.5	87	36.5	41.5	50	753
Variación del agua útil: ΔS	24.5	12.5	3	20	44	19.5	43.5	51	55.5	0	98	84	
$\Delta S = I - TR$													
Déficit hídrico ETP-ETR	0	0	0	0	0	0	0	0	10.5	70	0	0	80.5
Percolación o exceso de agua	24.5	0	0	4.5	44	19.5	0	0	0	0	0	32	124.5
$Ex = (S + \Delta S) - 150$													

La transpiración real (TR) es igual a la ETR menos la evaporación directa e. La variación mensual de agua en el suelo Δs es igual a la infiltración menos la transpiración real, en tanto que la percolación P o exceso mensual de agua es igual al agua en el suelo más su incremento mensual menos la capacidad de campo:

$$P = (S + \Delta s) - 150 \text{ (si este resultado es negativo, entonces } P = 0)$$

De este modo se puede obtener un balance hídrico mensual y anual más realista que si se considerase solamente la precipitación y la ETP. Por supuesto este balance continúa siendo una aproximación más o menos cercana a la realidad, en primer lugar porque se han considerado intervalos mensuales solamente en vez de hacerlo día a día; además porque queda implícito que la vegetación transpirará libremente siempre que haya agua útil en el suelo, lo que tampoco es cierto ya que las pérdidas por transpiración disminuyen al hacerse el agua en el suelo menor que la capacidad de campo. Por otra parte el cálculo de ETP también resulta sólo aproximado. No obstante estas limitaciones, la hoja mensual del balance hídrico de un ecosistema nos brinda una información interesante para cuantificar los principales parámetros implicados: infiltración, escorrentía, percolación, así como los períodos de exceso y de deficiencia de agua.

6.6 ALGUNOS PROCESOS ECOLÓGICOS DONDE EL AGUA INTERVIENE COMO AGENTE FUNDAMENTAL

Es tan grande la importancia del agua que es difícil concebir un proceso ecológico en nuestro planeta donde no desempeñe un papel importante. Nos limitaremos a señalar algunos ejemplos que ilustren este papel clave.

a) *Geomorfogénesis: modelado de la superficie, erosión, sedimentación.* El agua es el principal agente del modelado superficial. Las aguas de escorrentía, de drenaje, las corrientes fluviales, los mares litorales son responsables del esculpido del relieve y del equilibrio entre los procesos de pedogénesis, erosión, transporte y sedimentación. Toda la dinámica superficial de la corteza, la diferenciación de diferentes paisajes y la estructuración y destrucción de los hábitats de las especies y los ecosistemas no pueden considerarse ni interpretarse sin conocer la dinámica de las corrientes superficiales.

- b) *Fotosíntesis y producción primaria*. El agua no solamente es la fuente del H₂ que reducirá el CO₂ para producir todos los compuestos orgánicos vegetales y animales, sino que, como ya hemos indicado, constituye el principal limitante ecológico de la producción primaria en comunidades terrestres. También el agua es el agente fundamental de transporte de iones y nutrientes minerales desde el suelo hasta las hojas, así como de distribución del fotosintetato por los diversos órganos de la planta.
- c) *Transpiración, balance térmico*. Ténganse presentes los importantes volúmenes de agua transpirados por las plantas durante sus períodos de actividad asimiladora. Las pérdidas de calor latente que derivan de esta transpiración aseguran el balance térmico de las hojas, manteniendo así las temperaturas dentro de límites compatibles con los procesos metabólicos. Pero en otra escala de análisis, el agua es el gran regulador o termostato del planeta: tanto a través de sus cambios de estado, como transportando calor en sentido latitudinal en corrientes marinas y a través de la circulación atmosférica.
- d) *Ecosistemas acuáticos*. En este tipo de ecosistemas, los más extendidos en la superficie terrestre, el agua constituye el medio externo, y de sus características físicas y químicas depende la actividad de sus poblaciones vegetales y animales, así como la productividad de los ecosistemas.
- e) *Pedogénesis, fertilidad*. El agua es el agente más importante en los procesos de transformación química y de diferenciación vertical que se producen constantemente en el suelo y que en última instancia regulan, entre otras cosas, la disponibilidad de nutrientes para las plantas y los microorganismos (véase capítulo 9). Toda la ecología del suelo está determinada por su balance hídrico.
- f) *Ciclos biogeoquímicos*. Además de ser el agua el principal vehículo de transporte de elementos minerales disueltos y de partículas más complejas, condiciona la velocidad y las características de procesos claves en el ciclo del C, del N y de otros elementos esenciales, a través de la regulación de las tasas de descomposición de la materia orgánica. Igualmente, la cantidad de agua en el suelo regula indirectamente sus características oxidorreductoras, cambiando así totalmente el balance de las poblaciones de microorganismos, y el tipo de procesos ecológicos que predominan: descomposición, humificación, mineralización, desnitrificación, etc.

En los capítulos siguientes tendremos ocasión de considerar nuevamente el papel del agua en estos procesos.

6.7 SUPERVIVENCIA DE LAS ESPECIES FRENTE AL STRESS HÍDRICO

En muy pocos ambientes faltan organismos sometidos temporal o permanentemente a condiciones adversas de agua. Aún en las selvas tropicales, para no mencionar ecosistemas fuertemente sometidos a este *stress*, un gran número de especies soporta deficiencias de agua, como es el caso de la mayor parte de la flora epífita para la que incluso unos pocos días consecutivos sin lluvia pueden convertirse en un duro período de sequía.

A lo largo de la evolución de las floras continentales, una gran variedad de especies se fue adaptando a la escasez de agua a través de diversos mecanismos morfofuncionales de gran significado ecológico. Así evolucionaron por una parte poblaciones que mediante un acortamiento progresivo de su período activo logran escapar a la sequía, concentrando sus principales actividades funcionales en los períodos con suficiente agua disponible. Esta estrategia evasiva comenzó quizás con la pérdida estacional del follaje durante la estación seca, expresada en forma notable por los bosques deciduos tropicales que pierden sus hojas durante varios meses consecutivos cuando las lluvias se hacen escasas o nulas. Llevando esta estrategia de escape hasta puntos extremos se llega al caso de las especies anuales que desarrollan todo su ciclo vital en pocos meses o incluso en pocas semanas. Las especies efímeras más extremas son las que a través de un control preciso de los mecanismos de germinación se aseguran que la semilla al germinar logrará la producción de nuevas semillas contando únicamente con los recursos hídricos disponibles en el momento de la germinación. Es decir la semilla sólo germina cuando recibe una señal externa indicativa de que los recursos hídricos son suficientes para completar su ciclo vital (Koller, 1972). Esta capacidad de adaptación de las plantas que evaden la sequía ha tenido éxito en ecosistemas donde el agua disponible es netamente estacional, concentrada en una estación lluviosa de longitud variable según los ambientes, pero durante la cual el agua es relativamente segura. Las efímeras además han conseguido adaptarse a situaciones ambientales no sólo de limitación de agua sino de imprevisibilidad: llueve poco y en todo momento las probabilidades de un aporte hídrico son más o menos equivalentes.

Un síndrome adaptivo diferente es el de las especies que aún viviendo en climas secos evitan los efectos desfavorables de la sequía explotando al máximo los escasos recursos hídricos existentes (Morello, 1958). Esto se logra por ejemplo a través de un desarrollo extensivo

del sistema radical, de manera que cada individuo dispone del agua que recoge en un gran volumen de suelo. Consecuencia de este reparto espacial de los recursos hídricos es, por supuesto, un gran distanciamiento de las plantas vecinas, como es el caso general en arbustos de zonas áridas (fig. 6.8). Otras especies perennes bajo estas condiciones pueden alimentarse del agua acumulada en niveles freáticos subterráneos más o menos profundos. Estas especies, llamadas "freatófitas", desarrollan su sistema radical muy rápidamente y de manera vertical, llegando a alcanzar profundidades superiores a los 10 metros. De este modo es posible la existencia de bosques aún en climas desérticos, siempre y cuando existan acumulaciones aunque sea temporales de aguas freáticas a profundidades accesibles para los árboles freatófitos. El principio ecológico es el mismo que el que condiciona la presencia de selvas en galería en regiones de sabana, donde los árboles perennifolios sólo pueden sobrevivir en las riberas fluviales gracias al nivel freático permanente mantenido por los ríos.

Un tercer tipo de respuesta adaptativa al *stress* xérico es el que conduce a adaptarse a vivir con poco, es decir economizar el agua cuando ésta es escasa y acumularla rápidamente cuando está disponible. La tolerancia a la sequía se ha obtenido mediante mecanismos que reducen

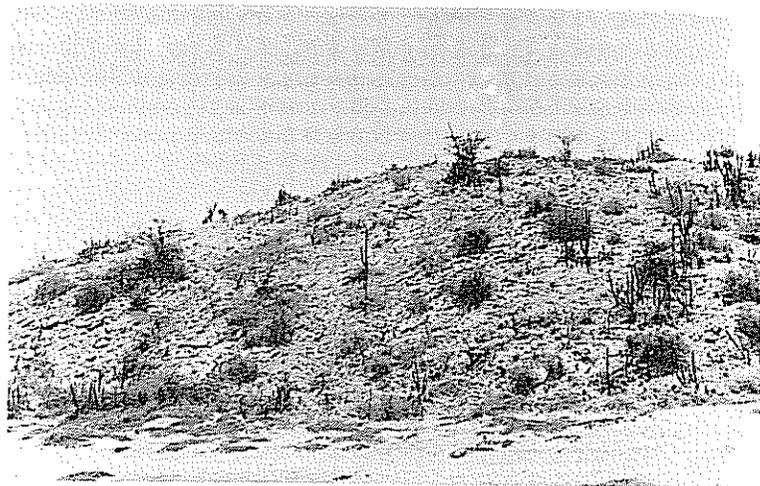


Figura 6.8. Un ecosistema de semidesierto en un bolsón árido de los Andes venezolanos. Obsérvese el espaciamiento casi regular de los arbustos, producto de la división horizontal del recurso agua.

las pérdidas por transpiración o que aumentan la capacidad de extraer agua del suelo aun cuando se encuentre bajo presiones relativamente altas, incluso por debajo del punto de marchitez permanente de las especies mesófilas. La transpiración puede reducirse controlando el movimiento de apertura y cierre de los estomas, minimizando las pérdidas cuticulares y disminuyendo las superficies transpiradoras. Pero es evidente que para mantener bajas sus pérdidas de agua estas especies xerófilas deben pagar un precio elevado reduciendo sus posibles ganancias por asimilación. En efecto, limitar los intercambios gaseosos de la planta con la atmósfera implica no solamente ceder menos vapor de agua, sino también recibir menos CO_2 y por ende disminuir la asimilación fotosintética (Mooney, 1972).

Muchas especies tolerantes a condiciones extremas de sequía, como las cactáceas y otras plantas suculentas y áfilas, han desarrollado un completo "síndrome xerofítico", es decir, un conjunto de adaptaciones morfofuncionales que se combinan y refuerzan para permitir mantener permanentemente un balance hídrico positivo. Este síndrome consiste tanto en la reducción o desaparición total de las estructuras foliares, como en la acumulación de agua en sus tejidos, el desarrollo de un sistema radical superficial extensivo y de una alta presión osmótica en sus células. Al mismo tiempo resolvieron el problema de la asimilación fotosintética sin pérdidas importantes de agua, a través de un mecanismo fisiológico que permite la incorporación de CO_2 durante las horas de la noche, acumulándolo en los tejidos para su posterior reducción fotosintética diurna. Éste es el llamado "metabolismo ácido crasuláceo" (CAM), característico de muchas especies suculentas de ecosistemas desérticos y semidesérticos (Mooney, 1972).

En síntesis, hemos visto cómo numerosas especies vegetales han resuelto los problemas ambientales de deficiencia de agua mediante sistemas de adaptación muy variados que les han permitido mantenerse o colonizar ecosistemas donde no pueden sobrevivir especies sin mecanismos de control o de respuesta frente al *stress* hídrico. Lo mismo puede generalizarse a animales y microorganismos de regiones áridas, que también han logrado medios de escapar, evitar o tolerar la sequía.

6.8 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Horne, R.A., *The Chemistry of Our Environment*. Wiley-Interscience, Nueva York, Chichester, Brisbane, Toronto, 1978.
Un tratado ágil y provocativo sobre las características químicas de nuestro ambiente. Se recomienda la lectura de los capítulos sobre la hidrosfera, tanto por la riqueza informativa como por los comentarios del autor sobre química y ecología de aguas dulces y marinas.
2. Levitt, J., *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, Nueva York y Londres, 1972.
La obra de referencia más completa sobre las respuestas de las plantas a *stress* ambientales: temperatura, agua, radiación y salinidad. Los capítulos sobre adaptaciones al *stress* xérico son punto de partida obligatorio para analizar este tema.
3. Slatyer, R.O., *Plant-Water Relationships*. Academic Press, Nueva York y Londres, 1967.
Un texto ya clásico sobre las relaciones del agua y las plantas, por uno de los investigadores pioneros en esta problemática.
4. Sutcliffe, J., *Plants and Water*. Edward Arnold, Londres, 1968.
Traducción castellana: *Las Plantas y El Agua*, Omega, Barcelona, 1977.
Una introducción al tema del agua y las plantas, seria, concisa y de lectura fácil.
5. Penman, H.L., El ciclo del agua. En *La Biosfera*, Alianza, Madrid, 1979.
Este corto trabajo didáctico de Penman, uno de los hidrólogos más destacados de la actualidad, está al nivel de calidad de los trabajos publicados por la revista *Scientific American*.
6. Lange, O.L., Kappen, L., Schulze, E.O., *Water and Plant Life. Problems and Modern Approaches*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Nueva York, 1976.
Tratamiento exhaustivo de los procesos fisiológicos y ecológicos relacionados con el agua en las plantas. Tienen especial interés los capítulos dedicados a la transpiración y su regulación, el *stress* hídrico y las relaciones entre uso de agua y productividad.

Otras referencias citadas en el texto

1. Grosske, F., *Sobre la pluviosidad en Caracas*. Concejo Municipal del Distrito Federal, Caracas, 1968.
2. Henderson, L.J., *The Fitness of the Environment*. Macmillan, Londres y Nueva York, 1913.
3. Hutchinson, G.E. *A Treatise on Limnology. Vol. I*. John Wiley, Nueva York, 1957.
4. Koller, D., Environmental control of seed germination. En T.T. Kozlowski (Ed.), *Seed Biology, Vol. II*. Academic Press, Nueva York y Londres, 1972.
5. Mason, B., *Principles of Geochemistry*. 3ª ed. John Wiley, Nueva York, 1966.
6. Mooney, H.A., The carbon balance of plants. *Ann Rev. Ecol Systematics*, 3: 315-346 (1972).
7. Morello, J.H., *La Provincia Fitogeográfica del Monte Opera Lilloana II*. Tucumán, 1958.
8. Pauling, L., *The Nature of the Chemical Bond*. Cornell University Press, Ithaca, 1940.
9. Thorntwaite, C.W., An approach towards a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38: 55-94 (1948).
10. Todd, D.K., *The Water Encyclopedia*. Water Information Center, Port Washington, N.Y., 1970.

7

El ciclo del carbono

7.1 EL CICLO GLOBAL

Como todos los ciclos biogeoquímicos también el del carbono puede considerarse bajo dos puntos de vista muy diferentes. Por una parte puede tomarse como unidad el ecosistema y analizar las transferencias de un elemento ya sea en el conjunto del ecosistema o en algunas de las poblaciones que lo componen. Por otra parte, puede tomarse a todo el planeta como un sistema ecológico unificado y analizar así las transferencias de materiales a nivel de la ecosfera. Ambos enfoques se complementan, la biogeoquímica de los ecosistemas proporciona información básica para establecer los ciclos globales y a su vez el conocimiento de éstos coloca a cada ecosistema dentro del marco de referencia planetario. Pueden utilizarse también escalas intermedias, como un continente, un océano o incluso un país o una región natural, pero en cualquier caso la escala global es ineludible pues en ella ocurren procesos de especial transcendencia, como ilustrará el ejemplo que consideraremos en la sección 7.2 del balance de CO_2 en la atmósfera.

El ciclo global del carbono comprende numerosos procesos geológicos, físicos, químicos y biológicos, lo que ha dificultado hasta ahora la cuantificación y la visión integrada del conjunto. Hasta muy recientemente no se han obtenido cifras fiables para esbozar una primera cuantificación a esta escala planetaria (Bolin y colab., 1979), aunque varios procesos de transferencia aún no han sido suficientemente aclarados. La figura 7.1 esquematiza el ciclo del carbono a nivel global. Comenzaremos discutiendo la magnitud de las diferentes reservas para pasar luego a los procesos y las transferencias entre los subsistemas que lo componen.

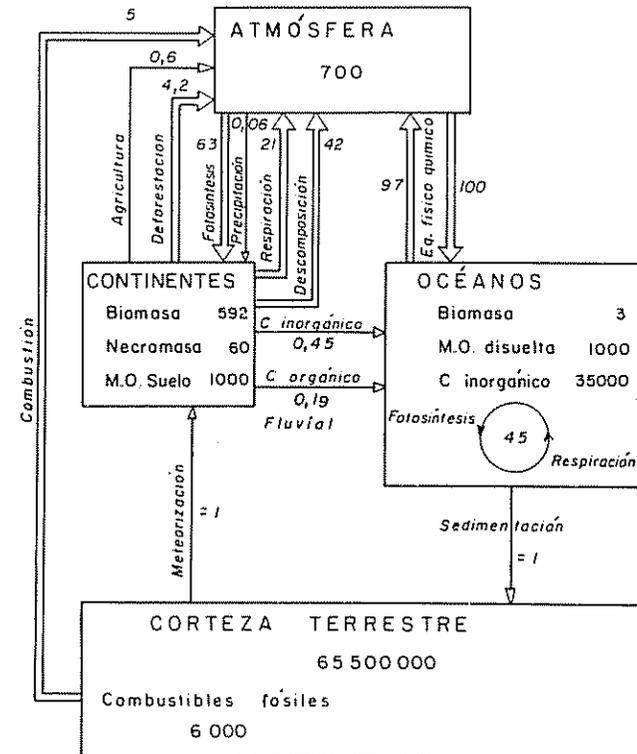


Figura 7.1. El ciclo global del carbono en la ecosfera. Reservas en 10^{15} g/año. Según datos de Whittaker y Likens, 1975, y Bolin y colab., 1979.

En la atmósfera el carbono se encuentra preponderantemente como CO_2 en una proporción del orden del 0.03 %. Con mayor precisión se ha determinado que para el año 1977 la concentración de CO_2 era de 329 ppm (Bolin y colab., 1979), equivalente a 702.4×10^{15} g C. Esta cantidad no es constante sino que sufre incrementos que analizaremos en la sección 7.2, así como fluctuaciones espaciotemporales a lo largo del año.

Los ciclos anuales del CO_2 atmosférico están regulados por el balance entre fotosíntesis y respiración. En latitudes medias durante los

meses de verano la asimilación es muy activa y supera las pérdidas respiratorias totales de los ecosistemas, por lo tanto el CO_2 disminuye algunas ppm por debajo de la media en un espesor de atmósfera de varios miles de metros. En invierno sucede lo contrario, la asimilación en días cortos resulta inferior a la respiración, de modo que la concentración de CO_2 supera la media anual (fig. 7.2).

También se producen ciclos diarios que se manifiestan sobre todo bajo el dosel de la vegetación forestal, donde la respiración nocturna de la biomasa aérea y subterránea produce un incremento de CO_2 . En el caso de noches calmas (sin viento) y con una capa de aire frío sobre la superficie que impide los intercambios de masas de aire por turbulencia, la concentración de CO_2 puede alcanzar valores de 400 ó 500 ppm (fig. 7.3). Durante el día, en cambio, se restablece el valor normal o incluso éste baja un poco debido a la mayor asimilación fotosintética.

Además del CO_2 existen en la atmósfera, como trazas, otros gases que contienen carbono. Los más abundantes son el monóxido de car-

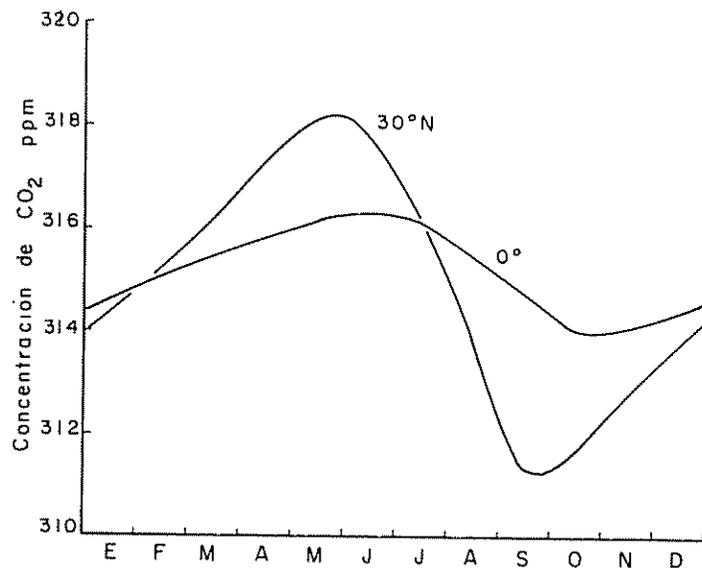


Figura 7.2. Variaciones estacionales en la concentración de CO_2 en la baja troposfera, tanto sobre el ecuador como a 30° de latitud norte. Adaptado de Freyer, 1979.

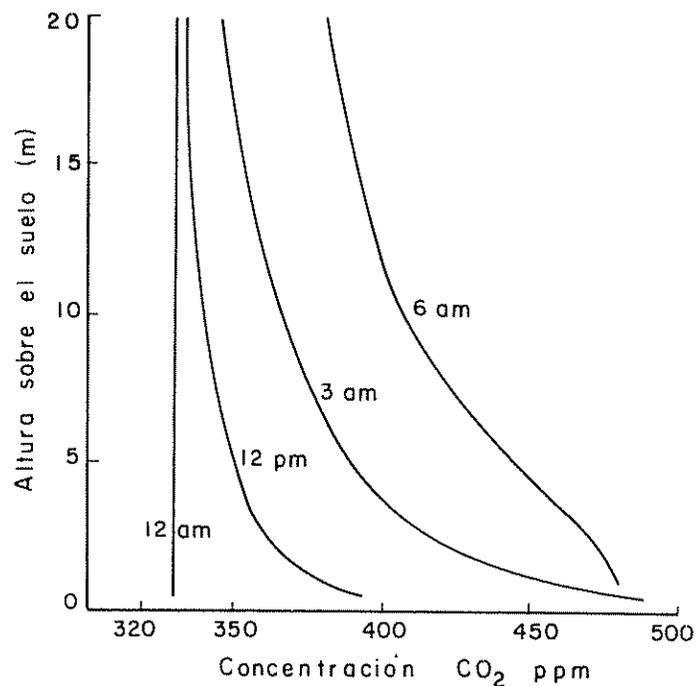


Figura 7.3. Variaciones en la concentración de CO_2 a distintas alturas bajo el dosel de vegetación en un bosque templado, en una noche sin turbulencia. Datos tomados de Woodwell y Dykeman, 1966.

bono (CO) y el metano (CH_4). Sin embargo la cantidad de carbono que representan estos compuestos en su conjunto es alrededor de 200 veces menor que la del C en el CO_2 , es decir del orden de $3 \cdot 10^{15}$ g. Esto no impide por supuesto que puedan ser importantes localmente, y en el caso del CO constituir en algunos grandes núcleos urbanos un contaminante atmosférico peligroso.

La atmósfera no constituye sin embargo más que una pequeña reserva de carbono en comparación con el océano, donde éste se encuentra en cantidades mucho mayores, tanto en forma inorgánica como orgánica. El C inorgánico corresponde fundamentalmente a bicarbonatos, carbonatos y sus respectivos iones; mientras que la cantidad de CO_2 disuelta representa solamente alrededor del 1 % del C inorgánico.

Obsérvese asimismo en la figura 7.1 cómo el C inorgánico de los océanos constituye la mayor reserva de este elemento dentro del sistema atmósfera-hidrosfera-biosfera. El C orgánico en los mares se encuentra en su mayor parte como materia orgánica disuelta, producto del metabolismo planctónico, y en mucha menor medida en la biomasa de fito- y zooplacton y de los grandes organismos marinos.

La tercera reserva a considerar es la de los ecosistemas continentales donde el carbono se distribuye entre la biomasa, la necromasa y la materia orgánica del suelo. La biomasa vegetal es dos órdenes de magnitud mayor que la animal, estimada en $2 \cdot 10^{15}$ g (tabla 5.1) y que la biomasa de microorganismos, cuantificada en $6.8 \cdot 10^{15}$ g (Bramryd, 1979). El C inorgánico continental, contenido en suelos y aguas dulces, resulta en cambio insignificante a nivel global.

Finalmente, debemos tener en cuenta el carbono que forma parte de las rocas que constituyen la corteza terrestre, ya sea en las rocas sedimentarias como las calizas y dolomitas formadas mayoritariamente por CO_3Ca y CO_3Mg respectivamente, como en las rocas ígneas y metamórficas mucho más pobres en este elemento. Aunque el contenido de C de estas últimas es sumamente reducido, calculado en 270 ppm como media, su enorme masa hace que la reserva de C en la corteza supere ampliamente a todos los demás juntos. Asimismo debemos incluir en este compartimiento al C de los combustibles fósiles: petróleo, carbón, turba, gas, etc., que aunque de origen orgánico se encuentra recluido en las capas superiores de la corteza, más o menos aislado del resto de la biosfera.

Si no tenemos en cuenta el carbono lentamente movilizable que forma parte de las rocas, limitándonos a considerar solamente el que se encuentra en los otros tres subsistemas más los combustibles fósiles, vemos que del total (aproximadamente $45\,000 \cdot 10^{15}$ g) algo más del 20 % corresponde a C orgánico. Aparece de esta forma cuantificada la importancia neta de la biosfera en el ciclo de este elemento esencial para la vida. Por otra parte, del C inorgánico total, más del 98 % corresponde al sistema carbonato-bicarbonato disuelto en el agua de mar, siendo justamente los océanos los grandes reguladores en el ciclo global a través del equilibrio que se establece entre el CO_2 atmosférico y el C inorgánico disuelto en los mares.

La mayor parte del C orgánico se encuentra hoy en día en los combustibles fósiles, producto de la asimilación fotosintética en épocas pasadas. Del resto obsérvese cómo el suelo constituye la principal reserva seguida por la biomasa acumulada en los ecosistemas continentales.

Si consideramos ahora las transferencias entre las reservas y los pro-

cesos internos dentro de los mismos, observamos (fig. 7.1) que el flujo cuantitativamente más importante es el que se establece entre la atmósfera y los océanos. Éste es un sistema de equilibrio químico bastante complejo en el que interviene el CO_2 atmosférico y el disuelto en el agua, así como los iones CO_3H^- y $\text{CO}_3^{=}$. Cualquier incremento del CO_2 atmosférico encuentra este efecto regulador por el que la mayor parte del mismo se transfiere hacia las capas superficiales de los océanos.

En el interior de los mares se produce el flujo energético entre productores (mayormente fitoplancton), consumidores y descomponedores. Este ciclo interno ocurre principalmente en las capas superficiales eufóticas, y en el mismo el CO_2 es tomado y vertido al mismo océano.

Entre la atmósfera y la biosfera continental se produce una transferencia importante por fotosíntesis, acumulándose el C como materia orgánica en la biomasa vegetal, para ser restituido nuevamente a la atmósfera por la respiración de productores y consumidores y por descomposición de la necromasa después de cumplido el flujo energético interno. El aporte de las precipitaciones como C inorgánico disuelto resulta tres órdenes de magnitud menor que el transferido por fotosíntesis.

Los ríos transportan una pequeña cantidad hacia los mares (en términos comparativos, 640 millones de toneladas por año parece poco). El 70 % del material transportado es C inorgánico en solución, el resto es C orgánico en solución y en suspensión. Por otra parte en el fondo marino se sedimenta lentamente un material rico en carbonatos, el que con el tiempo se consolidará ingresando al ciclo general de las rocas, primero como rocas sedimentarias, las que posteriormente, a lo largo de períodos geológicos, se transformarán en rocas primarias. Las rocas situadas en la parte superior de la corteza en contacto con el suelo y con la biosfera, sufren un proceso gradual de meteorización (capítulo 9) en el que el carbono es liberado en formas más o menos solubles, ingresando ya sea a la materia viva de las plantas o encaminándose al mar a través de los ríos, cerrando de este modo este largo ciclo geológico.

Resulta ilustrativo calcular los tiempos de reciclado del carbono en los distintos subsistemas. La tasa total de salida de C de la atmósfera es de $163/700 = 0.23/\text{año}$, es decir el tiempo de permanencia de cada átomo de carbono en la atmósfera es del orden de 4 a 5 años. Como veremos enseguida éste es el carbono más móvil de todo el ciclo. En los océanos el tiempo de reciclado es de $36\,003/98 = 367.4$ años, en tanto que el carbono continental tiene un tiempo medio de permanen-

cia de $3492/63.64 = 54.9$ años. La tasa de renovación en la litosfera (excluyendo los combustibles fósiles) es inconmensurablemente mayor, del orden de los 60 millones de años.

7.2 EL IMPACTO HUMANO EN EL CICLO DEL CARBONO

Hasta ahora hemos considerado la biogeoquímica del carbono a escala global como resultado solamente de procesos naturales. Para completar el cuadro hace falta incluir en el mismo los efectos de las actividades humanas. El uso de la tierra y la producción de energía a partir de combustibles fósiles modifica el ciclo que acabamos de analizar. Un primer proceso antropogénico es la deforestación, es decir, la sustitución de un ecosistema forestal natural por ecosistemas dominados por plantas herbáceas. Como hemos visto en el capítulo 1, los bosques se caracterizan por ser los ecosistemas naturales que acumulan mayor biomasa y mayor materia orgánica total, mientras que los pastizales, los agroecosistemas y otros ecosistemas herbáceos comparten el hecho de tener una biomasa significativamente menor que los bosques. La deforestación a gran escala se practica especialmente en las zonas tropicales y casi siempre va seguida de la quema *in situ* de los árboles, lo que produce una transferencia inmediata del C hasta entonces acumulado en la biosfera continental (ecosistemas de selvas tropicales) hacia la atmósfera. Con los índices actuales de deforestación se ha calculado que se transfieren anualmente $4.2 \cdot 10^{15}$ g de C de la vegetación hacia la atmósfera, el 90 % corresponde a la destrucción de la selva tropical. En forma similar, la agricultura conduce a una destrucción de la materia orgánica del suelo muchísimo más acelerada que en los ecosistemas naturales. Este proceso representa una transferencia adicional hacia la atmósfera, calculada de forma más bien conservadora en $0.6 \cdot 10^{15}$ g de C/año (Hampicke, 1979).

Un tercer proceso por el que la actividad humana interviene en la biogeoquímica del C es la utilización de combustibles fósiles, cuya combustión transfiere en la actualidad alrededor de 5.10^{15} g C/año de la litosfera a la atmósfera. El resultado de estos tres procesos de intervención humana es una tasa de incorporación creciente de CO_2 a la atmósfera. Tasa creciente porque el uso de combustibles fósiles es cada día mayor, lo mismo que el avance agropastoril sobre bosques y selvas. Si extrapolamos hasta comienzos de la revolución industrial la cantidad de CO_2 total que se ha añadido a la atmósfera, se calcula que para principios del siglo pasado su concentración debía ser del orden

de 260 a 290 ppm. Si se extrapola hacia el futuro (fig. 7.4), considerando por ejemplo una tasa anual de incremento en la utilización de combustibles fósiles del 2.5 % anual (tasa conservadora), en pocos decenios se llegará a concentraciones de 600 ppm y de 1200 ppm para el año 2100 (Bolin y colab., 1979). Esto a pesar de que hay dos procesos que tienden a equilibrar el sistema global del C: la disolución en el agua de mar de una parte del exceso y el incremento en la asimilación fotosintética como resultado del incremento del CO_2 atmosférico.

El CO_2 en estas concentraciones no es tóxico ni produce efecto déltereo alguno sobre los seres vivos. Pero recuérdese que al analizar el balance térmico global del planeta indicamos el "efecto invernadero de la atmósfera" al absorber la radiación terrestre infrarroja, produciendo así un calentamiento de la misma atmósfera. La absorción del infrarrojo se debe al agua y al CO_2 . Un incremento en la concentración de este gas conducirá entonces a una mayor absorción y por consiguiente a un aumento de la temperatura media de la atmósfera. Los cálculos son que con 600 ppm de CO_2 el incremento térmico será de 2°C . Aunque esta cifra pareciera muy modesta, debe recordarse que

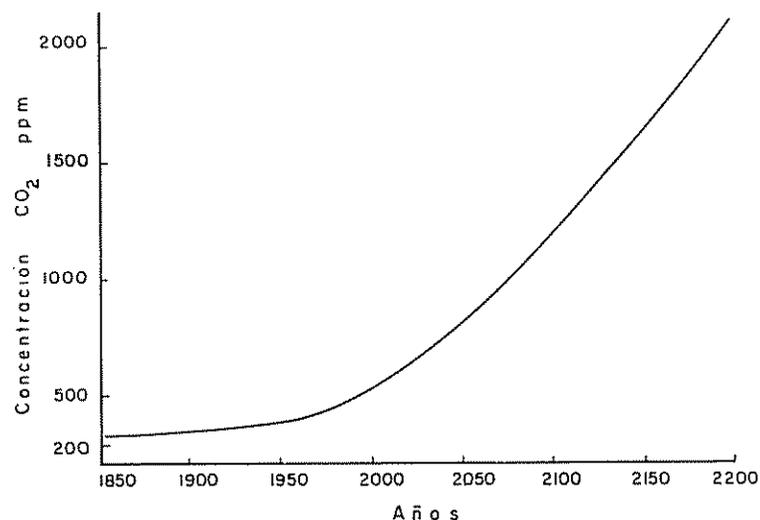


Figura 7.4. Incremento en la concentración atmosférica de CO_2 desde mediados del siglo XIX hasta la actualidad y proyección futura considerando un aumento del 2.5 % en el uso de combustibles fósiles. Datos tomados de Freyer, 1979.

Freyer

pequeños cambios en la temperatura media atmosférica produjeron transformaciones tan drásticas como la sucesión de períodos glaciales e interglaciales del Cuaternario. Lo único "alentador" de esta perspectiva es que la contaminación industrial de la atmósfera por partículas sólidas o aerosoles produce, al aumentar la reflexión difusa de la irradiación solar, un efecto contrario, que puede compensar el incremento térmico debido al aumento del CO_2 .

7.3 FLUJO DE CARBONO EN ECOSISTEMAS CONTINENTALES Y MARINOS

Dentro de los ecosistemas el ciclo del carbono está estrechamente ligado al flujo de la energía, ya que como hemos analizado con detalle en los capítulos precedentes, los flujos de energía entre los diferentes compartimientos del ecosistema tienen lugar como transferencias de compuestos orgánicos en los que una proporción importante de su peso seco, alrededor del 45 % en promedio en plantas herbáceas, 51 % en el humus, es carbono.

Recordemos que las figuras 1.6 a 1.9 presentaban las cifras del flujo energético en varios ecosistemas, en tanto que en la tabla 5.2 se incluyeron las cifras de producción de los grandes tipos de ecosistemas terrestres. Aplicando los mencionados coeficientes de conversión pueden transformarse entonces las cantidades de materia orgánica o de energía en peso de carbono. Las cifras de P_n total para todo el conjunto de los ecosistemas terrestres que figura en la tabla 5.2, tomada del trabajo de Whittaker y Likens (1975) es de $172.5 \cdot 10^{15}$ g/año. Más recientemente Ajtay y colab. (1979) recalcularon estas cifras de producción total obteniendo los valores de $60 \cdot 10^{15}$ g C/año para el conjunto de los ecosistemas continentales y $45 \cdot 10^{15}$ g C/año para los acuáticos, incluyendo marinos, litorales y de aguas dulces. Es decir, esta última cifra daría para la P_n anual del conjunto de la biosfera $105 \cdot 10^{15}$ g de carbono.

Volviendo a considerar el flujo de carbono en los ecosistemas continentales, podemos observar (fig. 7.5) que en su paso a través de las redes tróficas, las transferencias pueden retardarse o incluso detenerse en dos puntos diferentes. Uno es el de la mineralización, dando como resultado que el C permanezca largo tiempo relativamente inmovilizado en forma de humus cuya mineralización es muy lenta o nula; el otro es el proceso de descomposición de la necromasa, que puede retardarse en condiciones ecológicas particulares como pueden ser de hi-

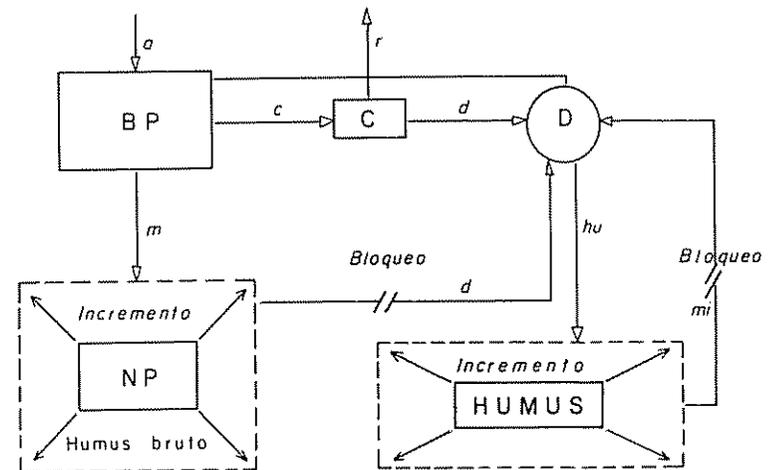


Figura 7.5. Procesos de transferencia de carbono en ecosistemas terrestres indicando los posibles puntos de bloqueo de los flujos con los consiguientes incrementos en las reservas de necromasa y humus. Los símbolos utilizados son los mismos del capítulo 1.

dromorfia, anaerobiosis, bajas temperaturas permanentes, etc., originando en casos extremos una gran acumulación de residuos vegetales parcialmente alterados, con características intermedias entre el mantillo poco descompuesto y el humus mineralizado. Este material orgánico se conoce con el nombre de "humus bruto".

Según los datos ofrecidos en la figura 7.1, puede calcularse que el carbono acumulado en el suelo de los ecosistemas continentales representa más del 60 % de todo el C de la biosfera continental. Pero esta cifra puede variar considerablemente de un ecosistema a otro. Así en los ejemplos de selva tropical y bosque deceduo templado que analizamos en el capítulo 1 (figs. 1.6 y 1.8), el C del humus tropical de altura (fig. 1.9), la proporción de C en el humus sobre el C total del ecosistema supera el 60 %. Las turberas constituyen el caso extremo de acumulación de materia orgánica sin descomponer, formándose un considerable espesor de humus bruto, quedando más del 99 % del C del ecosistema inmovilizado en este compartimiento.

También en los océanos se producen fenómenos de retardo en el ciclo del carbono, lo que conduce a la acumulación de materia orgánica disuelta (equivalente ecológico del humus de los suelos), o de residuos

orgánicos no descompuestos sobre los fondos oceánicos. En la figura 7.1 puede apreciarse que la materia orgánica disuelta supera en más de 300 veces la biomasa total del ecosistema oceánico. Por otra parte, la acumulación paulatina de residuos orgánicos durante periodos prolongados de tiempo conduce a la formación de combustibles fósiles: carbón, petróleo, gas. En esta forma el C permaneció inmovilizado durante eras geológicas enteras hasta el advenimiento de la sociedad industrial y su sed aparentemente ilimitada de energía.

Un fenómeno similar de interrupción del ciclo del carbono se produce cuando organismos marinos con caparazones y otras estructuras calcáreas se acumulan al morir sobre los fondos oceánicos, dando origen a los depósitos de carbonatos que con el tiempo constituirán la materia prima de las rocas calcáreas de origen orgánico (tizas, creta, etc.). Este proceso de biomineralización conecta al C de los ecosistemas oceánicos con la gran reserva de la litosfera.

7.4 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Bolin, B., Degens, E.T., Kempe, S. y Ketner, P. (Eds.), *The Global Carbon Cycle*. SCOPE 13. John Wiley, Chichester, Nueva York, Brisbane, Toronto, 1979.

Obra de referencia imprescindible para profundizar el conocimiento del ciclo global del carbono. Contiene artículos sobre los procesos más significativos, tanto naturales como antropogénicos, relacionados con el ciclo de este elemento en la ecosfera.

2. Lieth, H. y Whittaker, R.H. (Eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York, 1975.

Ya hicimos referencia en el capítulo 5 a la importancia de este libro. Los artículos sobre modelos de productividad primaria a nivel global están directamente relacionados con el ciclo del carbono.

3. Woodwell, G.M., Whittaker, R.H., Reiners, W.A., Likens, G.E., Delwiche, C.C. y Botkin, D.B., The biota and the world Carbon budget. *Science*, 199: 141-146 (1978).
Corto artículo de síntesis crítica sobre el papel de la biosfera en el ciclo global del carbono, escrito por seis de los especialistas más destacados en este campo de la ecología y la biogeoquímica.

Otras referencias citadas en el texto

1. Ajtay, G.L., Ketner, P. y Duvigneaud, P., Terrestrial primary production and phytomass. En B. Bolin y colab. (Eds.), *The Global Carbon Cycle*. John Wiley, 1979.
2. Bramryd, T., The effects of man on the biogeochemical cycle of Carbon in terrestrial ecosystems. En B. Bolin y colab. (Eds.), *The Global Carbon Cycle*. John Wiley, 1979.
3. Freyer, H.D., Variations in the atmospheric CO₂ content. En B. Bolin y colab. (Eds.), *The Global Carbon Cycle*. John Wiley 1979.
4. Hampicke, U., Net transfer of Carbon between the land biota and the atmosphere, induced by man. En B. Bolin y colab. (Eds.), *The Global Carbon Cycle*. John Wiley, 1979.
5. Whittaker, R.H. y Likens, G.E., The biosphere and man. En H. Lieth y R.H. Whittaker (Eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, 1975.
6. Woodwell, G.M. y Dykeman, W.R., Respiration of a forest measured by carbon dioxide accumulation during temperature inversions. *Science*, 154: 1031-34 (1966).

El ciclo del nitrógeno

8.1 RESERVAS Y TRANSFERENCIAS

Al igual que en el caso del carbono, el ciclo del nitrógeno es relativamente complejo, tanto por la diversidad de los procesos de transferencia entre y dentro de los ecosistemas como por el papel crucial que la biosfera desempeña en el ciclo de este elemento. Además de que el N puede encontrarse en diferentes estados de oxidación, desde N^{+5} , como en el ión nitrato NO_3^- , hasta N^{-3} , como en el ión amonio NH_4^+ , varias formas gaseosas participan en las transferencias biogeoquímicas, lo que complica la cuantificación precisa de ciertos flujos y reservas. Vamos a considerar en especial el nivel del ecosistema, ya que es en el reciclado interno entre la vegetación, la fauna, los microorganismos y el suelo donde se producen los procesos cualitativa y cuantitativamente más trascendentes desde un punto de vista ecológico.

La figura 8.1 esquematiza las principales vías de transferencia de nitrógeno en los ecosistemas terrestres. La entrada en los mismos puede producirse desde la atmósfera por fijación biológica simbiótica o libre, un complicado mecanismo bioquímico específico de unas pocas especies de organismos inferiores que viven en suelos y aguas. Otra forma de incorporación importante es a través de las precipitaciones y de la deposición seca, procesos ambos en los que el suelo y la vegetación reciben aportes desde la atmósfera, vía lluvias o vientos, tanto de N como de otros elementos. También el amonio atmosférico puede ser directamente absorbido por las plantas a través de las hojas. En ecosistemas explotados intensivamente (agricultura, pastizales, etc.) se añade

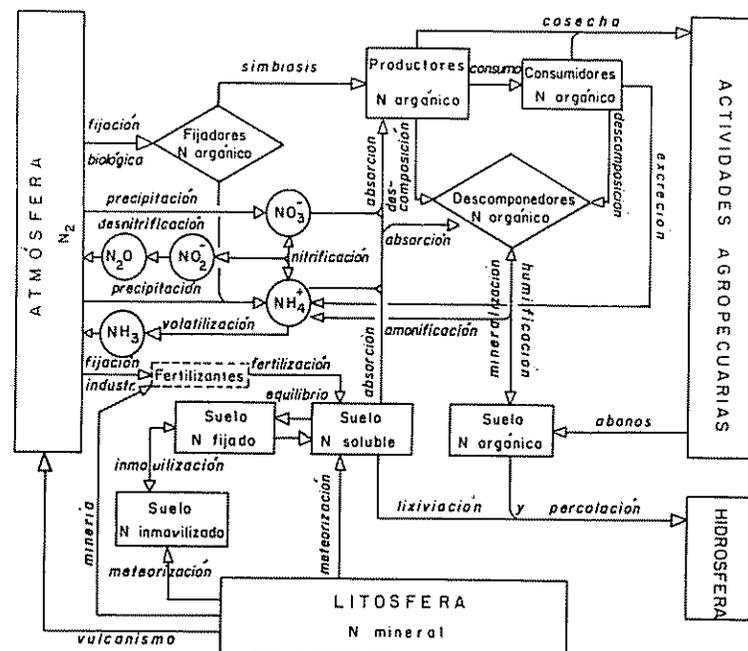


Figura 8.1. Esquematación de los principales procesos de transferencia de nitrógeno hacia y dentro de los ecosistemas terrestres, considerando tanto los procesos naturales como los derivados de la actividad humana. Atmósfera y litosfera son las fuentes principales y también los sumideros junto con la hidrosfera. Se han indicado dentro de un recuadro rómbico los procesos que envuelven flujos importantes pero reservas pequeñas; en círculos las diferentes formas del N mineral.

nitrógeno al suelo formando parte de abonos orgánicos o de fertilizantes inorgánicos. Finalmente, la lenta meteorización de las rocas que constituyen los materiales parentales de los suelos libera pequeñas cantidades de compuestos nitrogenados solubles y, por lo tanto, accesibles a los microorganismos del suelo y a la vegetación.

El nitrógeno absorbido es incorporado a una enorme diversidad de compuestos orgánicos (aminas, amidas, aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos, etc.). El primer paso de este proceso es generalmente la reducción del ión nitrato a nitrito ($NO_3^- \rightarrow NO_2^-$), que puede efectuarse enzimáticamente (nitratorreductasa) o aprovechar la fotólisis del agua

durante la fotosíntesis para utilizar los iones hidrógeno producidos para la reducción inmediata del nitrato en las mismas hojas. Al descomponerse los órganos vegetales y los animales muertos, los microorganismos degradarán estos compuestos y al mismo tiempo formarán nuevos compuestos orgánicos nitrogenados, hasta que finalmente al descomponerse sus propios organismos liberarán el N al suelo en forma de amonio (amonificación) o de nitrógeno orgánico en el humus (humificación).

El N amoniacal o bien puede ser absorbido directamente por las plantas y sobre todo por los microorganismos del suelo, o, si no, es oxidado primero a nitrito y luego a nitrato por la acción de grupos específicos de bacterias (nitrificación), volviendo en esta forma oxidada a ser absorbido por plantas y otros organismos. Pero en determinadas condiciones del medio, parte del nitrato puede ser reducido por bacterias anaerobias liberando nitrógeno gaseoso u óxido nitroso a la atmósfera (desnitrificación). Otros procesos de exportación pueden ser vía cosecha, por percolación y drenaje, y por volatilización. Consideraremos ahora cada uno de estos procesos con mayor detenimiento.

8.2 FIJACIÓN BIOLÓGICA

Sin contar el nitrógeno que se encuentra relativamente inmovilizado en las rocas y sedimentos de la corteza terrestre, la atmósfera constituye la más importante reserva a disposición de los organismos vivos. En efecto, la cantidad total de este gas que se encuentra en la atmósfera supera en varios órdenes de magnitud todas las restantes formas de este elemento en su conjunto (véase sección 8.7). Sin embargo, esta reserva casi ilimitada sólo es accesible directamente a unas pocas especies vivientes, las que desempeñan el importantísimo papel ecológico de vectores del nitrógeno hacia los restantes compartimientos de la biosfera.

Solamente algunas especies de bacterias, actinomicetes y cianofíceas (algas azules) tienen la capacidad de reducir el N_2 gaseoso y utilizarlo en la síntesis de compuestos orgánicos nitrogenados. Para realizar este proceso de fijación biológica algunas especies utilizan energía química (heterótrofos), mientras que otras son autótrofas (cianofíceas y bacterias fotosintetizadoras). Hay dos modalidades distintas en este proceso de fijación: ciertas bacterias y actinomicetes sólo son capaces de llevarlo a cabo cuando se encuentran en una relación simbiótica con especies de plantas superiores, en tanto que otras bacterias y las

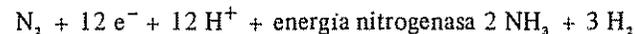
algas azules, de vida libre en el suelo o en las aguas dulces o marinas, fijan el N_2 sin necesidad de ninguna simbiosis.

La asociación simbiótica fijadora de nitrógeno más extendida y cuantitativamente más importante en los ecosistemas naturales es la que se produce entre especies de la familia de las leguminosas y bacterias del género *Rhizobium*. Estas bacterias del suelo penetran en las raíces a través de los pelos radicales y forman un tejido tumoral o nódulo. En este estado se reproducen y fijan N_2 , que posteriormente puede pasar al suelo o directamente a la planta huésped. La mayor parte de las especies herbáceas y leñosas de esta familia nodulan en condiciones naturales, existiendo distintas cepas o especies de *Rhizobium* específicas de distintos grupos de leguminosas. Unos pocos géneros de plantas superiores que no pertenecen a la familia de las leguminosas también tienen un mecanismo de fijación simbiótica asociado con actinomicete que forman nódulos radicales (*Alnus*, *Casuarina*, *Myrica* y varios más).

La fijación libre en medio terrestre se produce por bacterias del género *Azotobacter* que proliferan en los suelos de las zonas templadas, no muy ácidos y relativamente ricos en calcio. Bacterias del género *Beijerinckia*, y algunos otros géneros menos frecuentes, fijan a su vez nitrógeno en los suelos ácidos y pobres en calcio de las regiones tropicales. También en la rizosfera de muchas gramíneas tropicales, como el arroz, maíz, etc., ocurre una fijación importante, aparentemente debida a bacterias de vida libre, pero que explotan este hábitat particular constituido por la superficie de las raíces. Varios géneros de cianofíceas, o algas azules, son fijadoras libres y autótrofas, proliferando en suelos pobres y húmedos, así como en aguas dulces y marinas. Algunas de ellas viven en simbiosis con diatomeas y con plantas superiores de aguas dulces (*Azolla*).

Tanto los microorganismos fijadores de vida libre como los simbióticos poseen la enzima nitrogenasa que reduce el N_2 gaseoso mediante

iones H^+ produciendo amoníaco (Brill, 1979):



Algunas bacterias tienen además la enzima hidrogenasa, lo que les permite reciclar el H_2 producido utilizándolo nuevamente para la reducción de N_2 adicional. Posteriormente la actividad metabólica de los fijadores convierte enzimáticamente el NH_3 en aminoácidos y demás compuestos nitrogenados complejos que constituyen sus organis-

mos. Al morir las bacterias el nitrógeno pasa al suelo, si éstas son de vida libre, o es transferido directamente a la planta huésped si se trata de asociaciones simbióticas.

8.3 OTRAS ENTRADAS DE NITRÓGENO A LOS ECOSISTEMAS

Además de la fijación biológica de nitrógeno atmosférico y del que puede ser aportado en ciertos casos por acción humana en forma de abonos o fertilizantes nitrogenados, existen otros procesos de incorporación de este elemento tanto a partir de la atmósfera como de la litosfera. En primer lugar tenemos lo que se denomina deposición húmeda o aporte a través de las precipitaciones. En todas partes las aguas de lluvia o la nieve tienen una cierta cantidad de iones amonio y nitrato en solución. La cantidad varía geográficamente y puede estar influida por la acción humana como veremos más adelante. En segundo lugar, se produce un aporte de nitrógeno por deposición seca, es decir, la incorporación a través de la atmósfera de gases, aerosoles o partículas sólidas. Esta vía puede implicar aportes substanciales en forma de amoníaco o de partículas de compuestos amoniacales de pocas micras de diámetro. El amoníaco en el aire a su vez proviene en parte de los océanos, ya que se mantiene un equilibrio entre su concentración en el agua y en la atmósfera sobre los mismos, y en parte de la descomposición de detritos vegetales y excrementos animales ricos en N amoniacal.

En cuanto a los posibles aportes de la litosfera a través de los procesos de meteorización, éstos pueden considerarse de un orden de magnitud mucho menor que los anteriores, ya que si bien la cantidad de este elemento presente en la litosfera es enorme, su concentración media en las rocas de la corteza es extremadamente baja, del orden de 20 ppm (Mason, 1966), lo que determina que las cantidades liberadas anualmente por descomposición de los minerales primarios sea realmente ínfima.

8.4 DESCOMPOSICIÓN, AMONIFICACIÓN, HUMIFICACIÓN

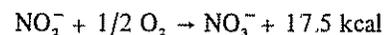
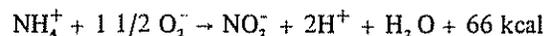
En los procesos microbiológicos de descomposición de la materia orgánica vegetal y animal, parte del N orgánico es liberado al medio como N amoniacal (amonificación), otra parte queda en el humus en forma de compuestos estables de alto peso molecular (humificación). La

amonificación constituye un proceso clave en el reciclado del N dentro del ecosistema, pues permite la absorción del N en forma mineral tanto por las raíces de las plantas superiores como por los mismos microorganismos. Aparentemente éstos absorben de preferencia N en forma amoniacal mientras que las plantas superiores lo hacen mayormente en forma de nitrato. Sin embargo, en ciertas circunstancias ambientales, el N amoniacal constituye la principal fuente de N mineral para la vegetación. Esto ocurre por ejemplo en suelos muy ácidos, donde no hay prácticamente nitrificación, como es el caso de los ecosistemas de tundras, pantanos y de alta montaña (Elleberg, 1971). En particular las gramíneas parecen estar bien adaptadas a la utilización de esta forma reducida de nitrógeno.

Al ser liberados los iones amonio, pueden ser fijados al igual que otros cationes en el complejo absorbente del suelo, estableciéndose un equilibrio entre el amonio fijado y la solución del suelo. Otra parte puede quedar inmovilizada en forma mucho más permanente dentro de las redes cristalinas de silicatos secundarios (arcillas) que se originan durante la meteorización y la pedogénesis (véase cap. 9). Este NH_4^+ estructural se reintegrará al ciclo únicamente al descomponerse estos silicatos.

8.5 NITRIFICACIÓN Y DESNITRIFICACIÓN

En la mayor parte de los suelos, con las excepciones que señalamos en la sección precedente, una parte del N amoniacal es oxidado por bacterias autótrofas y también por hongos, primero a nitrito y después a nitrato. Bacterias del género *Nitrosomonas* oxidan el NH_4^+ a NO_2^- , que a su vez sirve de sustrato a bacterias del género *Nitrobacter* que lo oxidan a NO_3^- . La nitrificación libera energía que es utilizada por estas bacterias para la reducción del CO_2 y la síntesis orgánica (quimiosíntesis):



La vegetación puede incorporar el nitrato producido por las bacterias nitrificadoras, que es nuevamente reducido a formas orgánicas tanto por el sistema de la nitratorreductasa y demás enzimas, como durante la fotosíntesis. Resulta interesante examinar cuáles pueden ser las

causas que han hecho tan indirecta la asimilación de nitrógeno por las plantas superiores, ya que son menos frecuentes las especies que cortocircuitan el proceso de la nitrificación y asimilan directamente el N amoniacal.

Algunas bacterias del suelo, heterótrofas y anaerobias facultativas, cuando escasea el O_2 , son capaces de utilizar NO_3^- como aceptor de electrones en su respiración, reduciéndolo a formas gaseosas. Estas bacterias desnitrificantes, bastante comunes en suelos y aguas, pertenecen a los géneros *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Bacillus* y algunos otros. Son responsables de flujos importantes de N gaseoso desde los ecosistemas hacia la atmósfera en este proceso de "reducción disimilativa de nitratos" que se contraponen a las reducciones asimilativas en las que el producto reducido (amonio) es incorporado a los organismos (Fenchel y Blackburn, 1979). Según las condiciones de presión de O_2 , el producto final de la desnitrificación será el N₂ molecular, como ocurre en ambientes estrictamente anaerobios, u óxido nitroso (N₂O) en medios parcialmente anaerobios.

Estos procesos de desnitrificación no solamente empobrecen los suelos, sino que traen otras consecuencias ecológicas de largo alcance. Así, por ejemplo, el N₂O es un gas que reacciona con el O_3 en la estratosfera dando N₂ y O_2 . Esta destrucción de la capa protectora de ozono puede tener consecuencias graves para los seres vivos. Afortunadamente parte del N₂O producido es transformado por las bacterias fijadoras de nitrógeno del suelo en nitrógeno molecular.

Las condiciones de anaerobiosis parcial o total que inducen la desnitrificación se pueden crear en los suelos tanto por saturación de agua, lo que ocurre en muchos medios mal drenados, como por exceso de irrigación, o también por una actividad metabólica muy intensa de otros microorganismos y de las raíces, que provocan descensos temporales en la concentración de O_2 en la atmósfera del suelo.

8.6 OTROS PROCESOS DE PÉRDIDA DE NITRÓGENO

Además de las exportaciones en las cosechas como biomasa vegetal o animal, que significan pérdidas de N muy importantes en los ecosistemas agrícolas y pecuarios, las principales salidas suplementarias se producen ya sea a través de las aguas de drenaje o por volatilización directa hacia la atmósfera.

Las aguas de percolación y de drenaje llevan importantes cantidades de N disuelto o como partículas en suspensión, mayormente en

forma de nitratos y en menor proporción de N orgánico y de amonio. Los ríos que drenan zonas de agricultura intensiva, donde se aplican fuertes dosis de fertilizantes nitrogenados, llevan una cantidad de nitratos muy superior a los que drenan áreas cubiertas por vegetación natural o seminatural.

También deben tenerse en cuenta las pérdidas por volatilización. Éstas se originan tanto a partir de detritos y excrementos animales, como en la descomposición de la materia orgánica del suelo, particularmente cuando ha habido alteraciones drásticas de los ecosistemas naturales (deforestación, agricultura, etc.). Además, los incendios de vegetación originan pérdidas por volatilización que en el caso de ecosistemas que se queman frecuentemente, como las sabanas tropicales, pueden pesar mucho en el balance de este elemento.

8.7 FLUJOS DE NITRÓGENO EN ECOSISTEMAS TERRESTRES

Vamos a ofrecer en esta sección dos ejemplos de los flujos de N en ecosistemas terrestres para obtener una primera idea cuantitativa de las magnitudes de cada uno de los procesos que intervienen en el ciclo de este elemento. El primer ejemplo corresponde a un bosque deciduo templado (Likens y colab., 1977; Whittaker y colab., 1979), a casi 44° de latitud norte en el noreste de EE.UU. Este bosque de "Hubbard Brook" es quizás el ecosistema más analizado hasta la fecha en lo que se refiere a su biogeoquímica. La figura 8.2 esquematiza el flujo del nitrógeno indicando tanto las reservas (kg N/ha) como las transferencias (kg N/ha·año). Haremos hincapié en ciertas características del flujo de N en este bosque. Debemos aclarar que se trata de un bosque de una edad aproximada de 55 años, situado en una zona con 1295 mm de precipitación. La materia vegetal, biomasa y necromasa, supera las 170 t/ha. Las condiciones particulares de las cuencas permitieron cuantificar con notable precisión las entradas y salidas de elementos, ya que la roca impermeable a menos de 1 m de profundidad aseguraba que todas las salidas se efectuaban a través del ciclo hidrológico por las aguas de drenaje.

— En cuanto a las magnitudes relativas de las distintas reservas podemos apreciar que la biomasa contiene 561 kg/ha, la necromasa, conjuntamente con el humus bruto acumulado en el piso del bosque, casi el doble de este valor. Hay que hacer notar que el suelo podzólico de este bosque contiene relativamente poco N en sus ho-

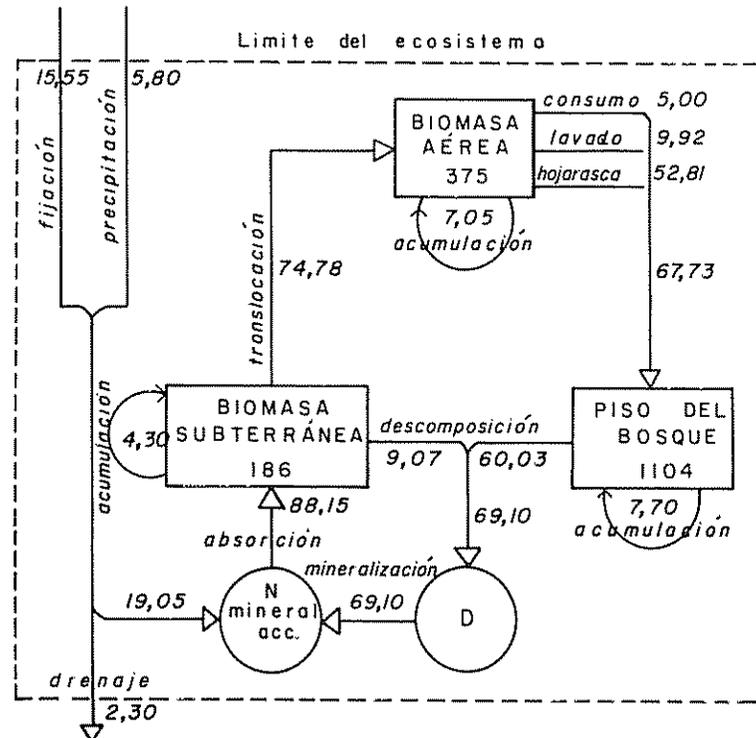


Figura 8.2. El ciclo del nitrógeno en el ecosistema de bosque deciduo templado en Hubbard Brook, EE.UU. Reservas en kg/ha y flujos en kg/ha·año. Según Whittaker y colab., 1979.

rizontes minerales; en cambio hay una notable acumulación de mantillo semidescompuesto en el piso del bosque, que hace que este compartimiento tenga una importancia superior a lo normal en otros tipos de suelo donde no se produce una acumulación de humus bruto.

- Las entradas de N en las precipitaciones (5.80 kg/ha·año) superan a las pérdidas en las aguas de drenaje (2.30 kg/ha·año), demostrando que un ecosistema no disturbado tiene una buena capacidad de retener este nutriente esencial. Aproximadamente las dos terceras partes del N en las aguas pluviales está en forma de NO_3^- , la tercera

parte restante en forma de NH_4^+ , en tanto que el 80 % del N en las aguas de drenaje está en forma de nitrato. Es decir, el ión NO_3^- es menos retenido que el ión NH_4^+ , debido a que este catión es fijado en el complejo absorbente del suelo, a diferencia de los aniones.

- Este bosque a los 55 años aún no ha alcanzado un estado de equilibrio sino que, por el contrario, incrementa anualmente su biomasa, necromasa y probablemente también la materia orgánica del suelo. La acumulación anual total es de 19.05 kg N/ha. Si consideramos que la ganancia neta de N, por diferencia entre precipitación y drenaje, es de 5.80 - 2.30, es decir, 3.5 kg/ha·año, quedan 15.55 kg N/ha·año que deben entrar al ecosistema por otras vías.
- Estas entradas adicionales no fueron cuantificadas directamente sino que se calcularon por diferencia, como lo mostramos en el punto anterior. Los autores suponen que estas entradas corresponden al conjunto de la deposición seca, absorción gaseosa y fijación. Es posible, aunque no existen datos, que la fijación libre represente el principal proceso de incorporación de N a este ecosistema.
- En cuanto al reciclado en el interior del ecosistema, el papel principal lo desempeña la hojarasca como vector entre la biomasa aérea y el piso del bosque. Flujos menores entre biomasa y necromasa se realizan por mortalidad subterránea, exudados de raíces, lavado de las partes aéreas y a través de los consumidores.
- Se ha postulado que todo el N mineralizado en el suelo y que no queda fijo en el mantillo o el humus, es reabsorbido por las raíces y transcolado en parte hacia los órganos aéreos. No se han cuantificado pérdidas por desnitrificación por no haber sido analizado el proceso.

Los resultados obtenidos en la cuantificación de las transferencias de nitrógeno en el bosque deciduo de Hubbard Brook nos muestran, entre otras muchas cosas de gran interés, cómo un ecosistema natural en plena recuperación constituye un agente ecológico esencial en la conservación de este nutriente, pues recibe y acumula cantidades significativamente mayores que las que exporta.

El segundo ejemplo que analizaremos corresponde a un tipo de ecosistema totalmente diferente al bosque deciduo tanto por sus características estructurales como por el ambiente en el que se encuentra. Se trata de una pradera de pastos bajos en Pawnee en el Estado de Colorado, EE.UU., que ha sido exhaustivamente estudiada dentro del programa Grassland Bioma del IBP (Clark, 1977; Woodmansee, 1978; Woodmansee y colab., 1978). La pradera es un tipo de ecosistema herbá-

ceo, dominado por gramíneas perennes, típico de climas subhúmedos-templados, en este caso sólo 280 a 400 mm anuales de precipitación, y que origina suelos relativamente ricos en materia orgánica (mollisoles). En el ecosistema a que nos referimos, el principal herbívoro es el vacuno, ya que estas praderas son utilizadas como tierras de pastoreo. La biomasa vegetal superaba las 14 t/ha y la necromasa 7 t/ha, siendo la biomasa subterránea más de 2 veces mayor que la aérea. Es decir, comparando con el bosque deciduo del ejemplo precedente, la biomasa vegetal total es aquí casi 10 veces menor.

En la figura 8.3 se indican las magnitudes de las diferentes reservas de N y de las entradas y salidas al ecosistema. La vegetación acumula 428.4 kg/ha de N, el 80 % bajo tierra como bio- y necromasa subterránea. Por otra parte el suelo humífero de la pradera representa una re-

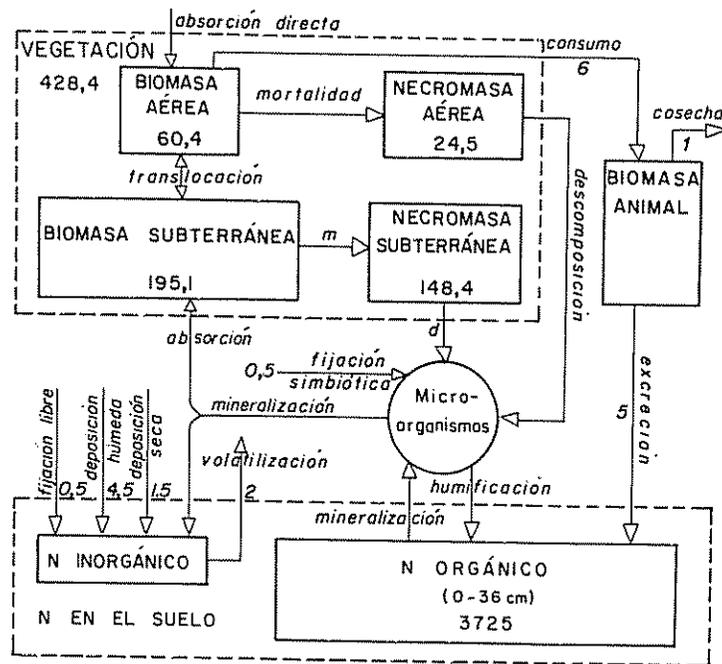


Figura 8.3. Reservas (kg/ha), entradas y salidas (kg/ha-año) de nitrógeno en un ecosistema de pradera en Pawnee, Colorado, EE.UU. Según Clark, 1977, y Woodmansee, 1978. Los flujos dentro del sistema aún no han sido cuantificados totalmente.

serva de N orgánico (considerando sólo hasta 36 cm de profundidad) de 3725 kg/ha, es decir más de 8 veces superior a la reserva en la vegetación. Poco se conoce de las transferencias internas entre los compartimientos de los productores, pero Clark (1977), utilizando ^{15}N , determina que entre un tercio y la mitad del N que se acumula en la biomasa aérea en el momento de su apogeo es translocado hacia los órganos hipogeos. Esta reserva será de igual modo reutilizada para el rápido desarrollo de los órganos aéreos durante la siguiente estación de crecimiento. En cuanto a las entradas al ecosistema, la principal fuente es la atmósfera a través de precipitaciones (4.5 kg/ha-año) y de la deposición seca (1.5 kg/ha-año), en tanto que la fijación libre y simbiótica parece ser insignificante (< 0.5 kg/ha-año). Las principales pérdidas de N se producen por volatilización de NH_3 desde el suelo (particularmente el que proviene de los excrementos de los vacunos) y de la exportación de estos animales para consumo humano. El balance total del ecosistema resulta levemente positivo. Por otra parte, parece que todo el N mineral que se produce anualmente es utilizado inmediatamente por los microorganismos y la vegetación; sólo hay acumulación en el suelo como N orgánico en el humus.

Comparando este ecosistema de pradera con el del bosque deciduo en el NE de EE.UU. resalta que, aunque las diferencias en biomasa son de casi un orden de magnitud, las reservas de N en la vegetación son apenas 50 % mayores en el bosque, mientras que la reserva en el suelo es tres veces mayor en la pradera. Por otra parte el bosque recibe por fijación cantidades mucho más importantes que la pradera, en tanto que las pérdidas, aunque cuantitativamente equivalentes, se deben a procesos diferentes: por las aguas de drenaje en el clima húmedo del bosque, por volatilización en el clima seco de la pradera donde no hay ni percolación de agua ni escorrentía superficial.

8.8 FLUJO GLOBAL DEL NITRÓGENO

El flujo del N al nivel planetario apenas ha comenzado a ser cuantificado en los últimos años, pero aún quedan numerosas incógnitas de modo que varios procesos importantes se conocen con una imprecisión cercana a un orden de magnitud. Nosotros consideraremos dos aspectos, en primer lugar las transferencias a nivel global entre vegetación, microorganismos y suelo, donde se producen los flujos cuantitativamente más importantes. En segundo término examinaremos muy sucintamente las transferencias entre atmósfera, hidrosfera y biosfera, al

mismo tiempo que presentaremos una primera cuantificación de las respectivas reservas.

La figura 8.4 (Rosswall, 1976) esquematiza las transferencias medias, considerando todas las superficies continentales, entre los 5 subsistemas: plantas, mantillo, microorganismos, materia orgánica del suelo y nitrógeno inorgánico (disuelto e intercambiable). Al igual que en el caso del carbono, también en este ecosistema "promedio" la principal reserva está en la materia orgánica del suelo, con un valor, considerando solamente un metro de profundidad en el suelo, de 2300 g/m^2 . Del total de N que llega anualmente al mantillo ($19 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}$), alrededor de $2/3$ se humifican mientras que el tercio restante pasa directamente por el subsistema de los microorganismos. Para que el conjunto esté en equilibrio dinámico, la mineralización de N del humus debe igualar a su incorporación, de manera que entran al compartimiento microorganismos los mismos $19 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}$ que salieron de la vegetación via mantillo. De este compartimiento el N pasa al suelo en forma inorgánica (NH_4^+ y NO_3^-) y el ciclo se cierra al ser reabsorbidos estos iones por la vegetación. A su vez existe un ciclo entre el N mineral del suelo y los microorganismos con un flujo aún mayor que el que pasa a las plantas ($24 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}$). Es decir, en conjunto el N de reciclado más

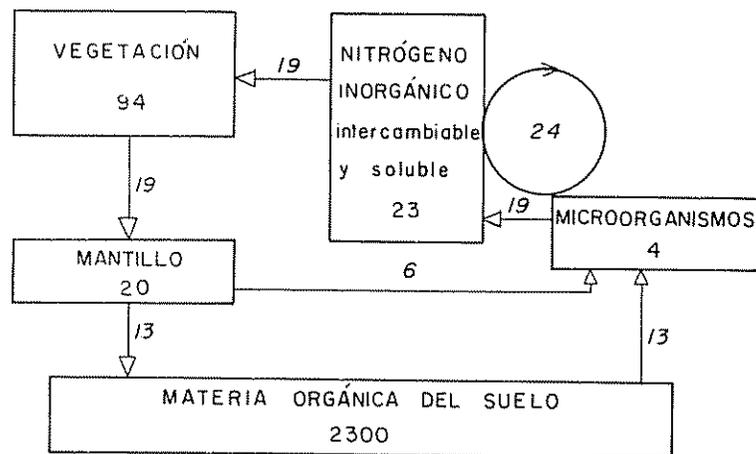


Figura 8.4. El ciclo del nitrógeno en el sistema vegetación-microflora-suelo. Promedios calculados para el conjunto de los ecosistemas continentales de todo el planeta. Reservas en g/m^2 y transferencias en $\text{g/m}^2 \cdot \text{año}$. Según Rosswall, 1976.

rápido es el microbiano (meses), seguido del N del mantillo (más o menos un año), y luego del de la vegetación (varios años). El N orgánico del suelo en cambio tiene niveles de reciclado muchísimo menores, del orden de los 200 años como promedio de todos los ecosistemas continentales.

En cuanto al N mineral del suelo, éste constituye la reserva más difícil de cuantificar, por las grandes variaciones del flujo a través del mismo en diferentes épocas del año. Tomando por ejemplo los resultados obtenidos en un bosque decido en Alemania (Ellenberg, 1977), el contenido en N mineral en los horizontes superiores del suelo (0-20 cm) oscila a lo largo del año entre 0 y 0.4 g/m^2 de N-NH_4^+ y 0.2 a 0.8 g/m^2 de N-NO_3^- , con tasas netas de amonificación más nitrificación, en diferentes épocas del año, del orden de 100 a $500 \text{ mg/m}^2 \cdot \text{semana}$. La mineralización se detiene prácticamente cuando el suelo se seca por debajo del PMP. Calculando el promedio semanal de mineralización para el conjunto de los ecosistemas continentales en base a las cifras de la figura 8.4, obtenemos un valor de: $19 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año} / 52 \text{ semanas} = 365 \text{ mg/m}^2 \cdot \text{semana}$, es decir, dentro del rango de variación del mismo proceso en aquel ecosistema concreto de bosque decido. Los niveles promedio de reciclado serían entonces del orden de un par de semanas. Puede considerarse entonces que el N mineral es absorbido por la vegetación casi al mismo tiempo que va siendo liberado por los microorganismos.

En la figura 8.4 se esquematizó el ciclo promedio del N dentro de los ecosistemas continentales sin tener en cuenta entradas ni salidas a los mismos y suponiendo además que en su conjunto no hay acumulación neta sino por el contrario un equilibrio dinámico perfecto. Discutiremos ahora las transferencias entre las tres grandes reservas: atmósfera, hidrosfera y biosfera para completar el cuadro del ciclo global de este elemento.

Este ciclo global fue calculado por primera vez con una aproximación satisfactoria por Soderlund y Svensson (1976). En base a sus resultados preparamos el esquema de la figura 8.5. Sin tener en cuenta el N que existe prácticamente inmovilizado en la litosfera primaria, la mayor reserva es la atmósfera seguida luego por los sedimentos (incluyendo carbón y petróleo). El nitrógeno oceánico es uno o dos órdenes de magnitud menor con respecto a sedimentos y atmósfera respectivamente. En su gran mayoría se encuentra como N_2 disuelto, seguido en importancia por el ión nitrato y el nitrógeno orgánico disuelto. En cambio la reserva correspondiente a la biomasa es del orden del 1% del N orgánico oceánico. En la biosfera continental en cambio casi to-

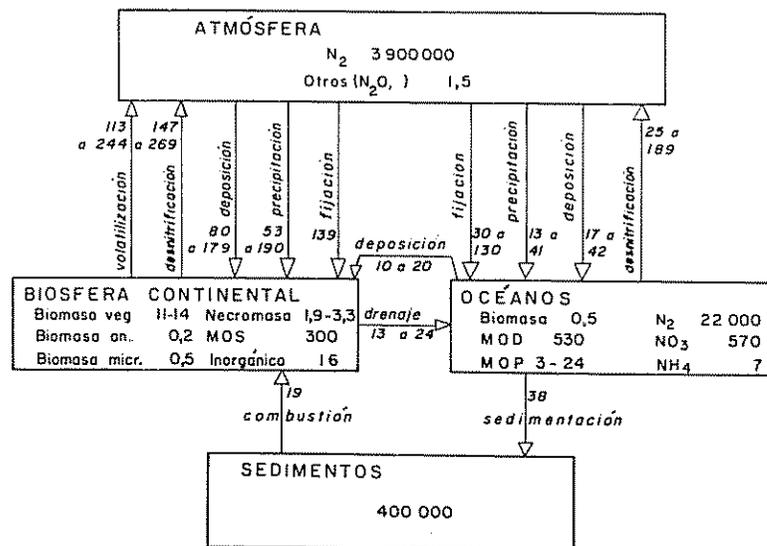


Figura 8.5. Esquematación del ciclo global del nitrógeno. Reservas en 10^{15} g y transferencias en 10^{12} g. Según resultados tomados de Soderlund y Svensson, 1976.

do el nitrógeno se encuentra en forma orgánica y alrededor del 95 % de éste queda acumulado en el humus.

Tres son los principales procesos de transferencia desde la atmósfera hacia los océanos y la biosfera, cada uno de ellos con una importancia más o menos similar. En primer lugar la fijación biológica, bastante bien cuantificada en ecosistemas terrestres y muy imperfectamente valorada en los mares. En segundo lugar la deposición húmeda y en tercer término la deposición seca, estos dos procesos resultan más importantes como vectores de N hacia los continentes que hacia los océanos. Las transferencias en sentido opuesto desde la biosfera continental hacia la atmósfera se producen por dos vías más o menos equivalentes cuantitativamente: volatilización y desnitrificación; en ambas el margen de error de las cifras conocidas continúa siendo muy grande. En los mares la desnitrificación es el único vector de transferencia de N_2 hacia la atmósfera.

Los intercambios entre continentes y mares son mucho menos significativos cuantitativamente. En las aguas de drenaje hacia los océa-

nos va en disolución o suspensión tanto N orgánico como inorgánico, mientras que una cantidad equivalente regresa hacia los continentes como deposición seca. Finalmente en los sedimentos de los fondos marinos queda atrapada una cantidad importante de nitrógeno orgánico que pasa así al ciclo lento de las rocas, mientras que la combustión del carbón y del petróleo aporta N_2O tanto a la atmósfera como a la biosfera.

Para terminar podemos resaltar el hecho que la imprecisión de las cifras disponibles actualmente, particularmente las que se refieren a la desnitrificación, hacen imposible conocer hasta qué punto el conjunto del ciclo está o no equilibrado.

8.9 ALTERACIONES EN EL CICLO DEL NITRÓGENO POR ACCIÓN HUMANA

El impacto humano sobre los ciclos biogeoquímicos de algunos elementos, como el C, N, P o S, ha sido tan relevante que Erikson y Rosswall (1976) consideran que es necesario diferenciar netamente la situación antes y después de la industrialización masiva, tomando la situación preindustrial como punto de referencia de lo que podrían ser considerados como ciclos naturales. En el caso particular del ciclo del nitrógeno, las alteraciones derivan de varios procesos tanto industriales como agrícolas.

En primer lugar hay que considerar el impacto derivado del uso cada vez más intensivo de fertilizantes en la agricultura, especialmente en los países altamente industrializados. Este empleo masivo se generalizó sobre todo a partir de la invención del proceso de fijación industrial de N_2 atmosférico. Hasta comienzos de siglo fue la explotación de yacimientos de nitratos, como los del norte de Chile, la fuente principal de fertilizantes para la agricultura. Pero con la invención del proceso de fijación industrial el mercado se independiza de esta materia prima, pero el factor limitante pasa a ser ahora la alta demanda de energía del proceso industrial, ya que la fuente de N_2 aparece como prácticamente inagotable. En 1970 la fijación global de N_2 para producción de fertilizantes alcanzó la cifra de 33 millones de toneladas, más 3 millones de toneladas adicionales utilizadas en otros fines industriales (plástico, nilón, etc.). De continuar los actuales niveles de expansión de estas industrias (7 a 9 % anual), la fijación mundial de N_2 alcanzará en 1989 la misma cifra que la fijación biológica (Soderlund y Svensson, 1976).

En países de agricultura intensiva el uso de fertilizantes nitrogenados es la norma, con cifras promedio tan altas como 68 kg/ha en Suecia, 89 kg/ha en Alemania Federal y 190 kg/ha en Holanda (Kumm, 1976). Los países subdesarrollados en cambio presentan consumos diez veces menores, o incluso cien veces menores en el caso de los países más pobres.

Las consecuencias de la aplicación reiterada de cantidades masivas de fertilizantes nitrogenados son de varios órdenes. En primer lugar se produce una inhibición del proceso natural de fijación biológica. En efecto, el NO_3^- actúa como inhibidor de la fijación por los microorganismos de los suelos y aguas. Es decir, se está cambiando el N proporcionado por una fuente natural, por otro aportado por el hombre a un costo energético notable. La lógica parecería indicar la conveniencia de invertir totalmente las tendencias actuales, tratando de favorecer, mediante prácticas adecuadas de gestión, el desarrollo y la eficiencia de los fijadores naturales.

En segundo lugar el uso masivo de fertilizantes va incrementando la concentración de nitratos en las aguas de drenaje. Se calcula por ejemplo que en Suecia (Landner, 1975) el 34 % del nitrato en las aguas fluviales proviene de las tierras agrícolas, el 21 % de los residuos municipales e industriales, sólo el 45 % de los ecosistemas no gestionados intensivamente. A escala global la tasa de descarga de nitrógeno en forma de nitratos desde el conjunto de las tierras agrícolas es más de 6 veces superior a la tasa anual de las zonas no agrícolas (Soderlund y Svensson, 1976). Si bien el nitrato no es tóxico, se encuentran cada día más evidencias de una relación entre su concentración en el agua y el desarrollo de distintos tipos de cáncer en la población humana.

Por otra parte la emisión de gases nitrogenados, particularmente de óxidos (NO_x), por la industria y por la combustión de carbón y petróleo, se refleja en la composición de las aguas de lluvia, incluso en zonas relativamente alejadas de los grandes centros industriales. Así por ejemplo, una de las comprobaciones más sorprendentes obtenidas durante la investigación exhaustiva de los ciclos biogeoquímicos en el bosque de Hubbard Brook en Nueva Inglaterra (Likens y colab., 1977) fue que el agua de las precipitaciones, en esta zona de bosques naturales alejada cientos de kilómetros de los centros urbanoindustriales, era realmente una solución de ácidos nítrico y sulfúrico, con un pH promedio de 4.1. Aparentemente esta lluvia ha ido incrementando en los últimos 12 años su carácter ácido, especialmente debido a su enriquecimiento en NO_x . Es evidente que las consecuencias a largo plazo de esta acidificación de las precipitaciones son difíciles de cuantificar, pe-

ro no hay duda de su impacto en procesos naturales como la meteorización de las rocas, la lixiviación de los suelos, la concentración de elementos disueltos en ríos, etc.

Finalmente recordemos que la liberación por combustión de grandes cantidades de óxidos nitrosos hacia la atmósfera implica un peligro para la pantalla protectora de ozono que es necesario tener muy en cuenta.

8.10 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Dommergues, Y., y Mangenot, F., *Ecologie Microbienne du Sol*. Masson, Paris, 1970.
Un tratado muy completo sobre microbiología del suelo con un enfoque eminentemente ecológico de los procesos microbiológicos y bioquímicos. Los ciclos de los elementos minerales, del carbono y del nitrógeno se desarrollan ampliamente.
2. Fenchel, T. y Blackburn, T.H., *Bacteria and Mineral Cycling*. Academic Press, Londres, Nueva York, San Francisco, 1979.
Obra avanzada sobre procesos bacterianos en el ciclo de nutrientes. Contiene excelentes capítulos sobre los ciclos del carbono, nitrógeno y azufre. Su lectura requiere una base química y bioquímica.
3. Svensson, B.H. y Soderlund, R., (Eds.), *Nitrogen, Phosphorus and Sulphur-Global Cycles*. SCOPE Report 7. Ecological Bulletins 22. Estocolmo, 1976.
Obra de referencia necesaria por la síntesis que presenta de la información disponible sobre los ciclos globales de estos tres elementos.

Otras referencias citadas en el texto

1. Brill, W.J., Nitrogen fixation: basic to applied. *American Scientist*, 67: 458-66 (1979).
2. Clark, F.E. Internal cycling of ^{15}N Nitrogen in shortgrass prairie. *Ecology*, 58: 1322-33 (1977).

3. Ellemberg, H., Nitrogen content, mineralization and cycling. En P. Duvigneaud (Ed.), *Productivity of Forest Ecosystems*, UNESCO, París, 1971.
4. Eriksson, E. y Rosswall, T., Man and Biogeochemical cycles: impacts, problems and research needs. En B.H. Svensson y R. Soderlund (Eds.), *Nitrogen, Phosphorus and Sulphur-Global Cycles* SCOPE Report 7, Ecological Bulletins 22, Estocolmo, 1976.
5. Kumm, K.I., An economic analysis of nitrogen leaching caused by agricultural activities. En B.H. Svensson y R. Soderlund (Eds.), *Nitrogen, Phosphorus and Sulphur-Global Cycles*, 1976.
6. Landner, G., Sources of nitrogen as a water pollutant. En *Conference on Nitrogen as a Water Pollutant*. Int. Assoc. Water Pollution Research, Copenhagen, 1975.
7. Likens, G.E., Borman, F.H., Pierce, R.S. Eaton, J.S. Johnson, N.M., *Biogeochemistry of a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, Nueva York, Heidelberg, Berlin, 1977.
8. Mason, B., *Principles of Geochemistry*. 3ª ed. John Wiley, Nueva York, 1966.
9. Rosswall, T., The internal nitrogen cycle between microorganisms, vegetation and soil. En B.H. Svensson y R. Soderlund (Eds.), *Nitrogen, Phosphorus and Sulphur-Global Cycles*, 1976.
10. Soderlund, R. y Svensson, B.H., The global nitrogen cycle. En B.H. Svensson y R. Soderlund (Eds.), *Nitrogen, Phosphorus and Sulphur-Global Cycles*, 1976.
11. Whittaker, R.H., Likens, G.E., Bormann, F.H., Eaton, J.S. y Siccamo, T.G., The Hubbard Brook Ecosystem Study: forest nutrient cycling and element behavior. *Ecology*, 60: 203-220 (1979).
12. Woodmansee, R.G., Additions and losses of nitrogen in grassland ecosystems. *Bioscience*, 28: 448-53 (1978).
13. Woodmansee, R.G., Dodd, J.L., Bowman, R.A., Clark, F.E. y Dickinson, C.E., Nitrogen budget of a shortgrass prairie ecosystem. *Oecologia*, 34: 363-76 (1978).

9

Los principales nutrientes inorgánicos

9.1 LOS NUTRIENTES EN LOS ECOSISTEMAS: RESERVAS, ENTRADAS Y SALIDAS

Todos los organismos vivos incorporan a su biomasa elementos minerales que entran a formar parte de una amplia diversidad de compuestos orgánicos. Estos compuestos organominerales cumplen funciones vitales en el metabolismo, crecimiento y reproducción de animales, plantas y microorganismos. Así, por ejemplo, el fósforo integra ciertos compuestos particularmente ricos en energía que se utilizan en las síntesis bioquímicas y en los intercambios energéticos al nivel celular en prácticamente todos los organismos vivientes; además, forma parte de los ácidos nucleicos que junto a las proteínas constituyen el armazón estructural esencial de la vida. Otros elementos como el azufre forman parte de las proteínas, mientras que varios elementos minerales entran en la constitución de importantes enzimas (Fe, Co, Cu, Zn, Mo), pigmentos (Fe, Cu, Mg) y de una variedad de sustancias orgánicas igualmente imprescindibles. De los noventa y tantos elementos químicos naturales más de 20 —la lista no parece estar cerrada aún— son esenciales para la vida en cantidades mayores (macroelementos) o ínfimas (oligoelementos). La tabla 9.1 presenta una lista de los mismos y de algunas de sus funciones.

Sin contar los cuatro elementos biogénicos mayores: C, O, H y N, las plantas necesitan P, S, K, Ca, Mg, B, Fe, Mn, Cu, Zn, Co, Si, Mo, Cl y Na y los animales también cantidades a veces insignificantes de I, Se, Sn, Cr, V y F. Por otra parte, algunas plantas y animales son capaces de acumular en diferentes órganos cantidades apreciables de algu-

Tabla 9.1. Elementos esenciales —macro y micronutrientes— en plantas y animales.

ELEMENTO:	FUNCIONES:
Boro (B)	Esencial en algunos vegetales, función poco conocida
Flúor (F)	Factor de crecimiento en mamíferos.
Sodio (Na)	Principal catión en animales
Magnesio (Mg)	Participa en la constitución de enzimas y clorofila
Silicio (Si)	Estructura de diatomeas, esencial en las aves
Fósforo (P)	Esencial en la síntesis bioquímica y en la transferencia energética.
Azufre (S)	Participa en la composición de proteínas y otros compuestos esenciales.
Cloro (Cl)	Principal anión en los animales
Potasio (K)	Principal catión celular en animales y plantas.
Calcio (Ca)	Componente de huesos, paredes celulares y enzimas.
Vanadio (V)	Esencial en las plantas inferiores, en algunos animales marinos y en los mamíferos
Cromo (Cr)	Esencial en los animales superiores
Manganeso (Mn)	Participa en la composición de diferentes enzimas
Hierro (Fe)	Esencial para la hemoglobina y muchos enzimas
Cobalto (Co)	Necesario para varios enzimas y para la vitamina B.
Níquel (Ni)	Aún no es seguro que sea esencial.
Cobre (Cu)	Constituyente de varios enzimas
Zinc (Zn)	Constituyente de varios enzimas
Selenio (Se)	Esencial para las funciones hepáticas en los animales superiores.
Molibdeno (Mo)	Necesario para la actividad de varios enzimas
Estaño (Sn)	Esencial en los mamíferos. Función poco conocida.
Yodo (I)	Constituyente esencial de hormonas

nos elementos que no parecen cumplir ninguna función esencial, como por ejemplo Al, Ti y ciertos metales pesados (Ni, Pb, etc.).

Los diferentes nutrientes minerales, para poder ser absorbidos por los organismos autótrofos y entrar así en los ciclos biológicos a través de los ecosistemas, deben encontrarse en formas solubles. Únicamente los que tienen formas gaseosas a la temperatura ambiente, como el nitrógeno (M_2 , NH_3 , N_2O), el azufre (SO_2) y por supuesto carbono, hidrógeno y oxígeno (CO_2 , H_2O) pueden ser absorbidos directamente como tales (el N_2 únicamente por ciertos organismos como ya dijimos anteriormente). Todos los demás elementos minerales penetran en las plantas como iones en solución. Generalmente estas formas solubles son mucho menos abundantes que las formas insolubles, como los minerales que forman las rocas de la corteza terrestre donde los nutrien-

tes se mantienen como reservas potenciales en forma inaccesible para la vegetación y la microflora. Las formas solubles, en cambio, por este mismo carácter, resultan sumamente lábiles, con fuerte tendencia a ser exportadas de los ecosistemas si no son rápidamente incorporadas a la materia viva.

En los ecosistemas terrestres la principal forma en que se encuentran los nutrientes minerales es integrando la materia orgánica viva o muerta. Bajo esta forma resultan por una parte potencialmente accesibles, a través de procesos biológicos internos a los ecosistemas (descomposición, etc.), mientras que por otra parte son poco solubles como para no ser fácilmente perdidos en la circulación del agua por el sistema. Según el tipo concreto de ecosistema: selvas, bosques, pastizales, etc., las principales reservas pueden ser la biomasa, o bien la necromasa (mantillo, humus bruto), o el mismo suelo mineral, considerando en este último compartimiento tanto los iones en solución como los fijados temporalmente en la fracción coloidal (humus y arcillas). En comparación con estos bancos y con las cantidades que circulan anualmente dentro de los ecosistemas entre los diversos compartimientos (plantas, animales, microorganismos, suelo), las entradas y salidas, cuando los ecosistemas han alcanzado un cierto equilibrio, son realmente mucho menos significativas.

Vamos a examinar en este capítulo tres aspectos relacionados con el flujo de elementos minerales. Primeramente, cómo se liberan las formas solubles a partir de compuestos muy estables donde los nutrientes permanecen inaccesibles para los organismos vivos. Los procesos de "meteorización" y de "pedogénesis" son los responsables de crear un banco de nutrientes en forma asimilable, posibilitando así el funcionamiento de los ecosistemas y la acumulación de materia orgánica. Como veremos, ésta actúa a su vez como un mecanismo de retroalimentación positiva sobre aquellos procesos, acelerándolos. En segundo término señalaremos la importancia relativa en diferentes circunstancias ambientales de los distintos procesos de entrada y de salida de nutrientes de los ecosistemas, así como la regulación que el mismo desarrollo del sistema impone sobre los ciclos biogeoquímicos. Por último consideraremos los procesos, las tasas y los tiempos de reciclado de nutrientes importantes en aquellos ecosistemas donde su circulación es mejor conocida. Debemos indicar al respecto, como ya lo hemos hecho en otros temas, que la biogeoquímica de los elementos minerales está casi en sus comienzos; son muy pocos los ecosistemas donde existe suficiente información como para poder establecer un balance preciso de entradas, pérdidas y transferencias internas.

9.2 METEORIZACIÓN Y PEDOGÉNESIS

1. Materiales originales: minerales y rocas

Los suelos evolucionan tanto a partir de rocas expuestas en superficie (materiales autóctonos), como de materiales sueltos, originados por fragmentos de rocas, que posteriormente son transportados por gravedad, o por el agua o el viento, y depositados a distancias más o menos grandes de su centro de origen (materiales alóctonos).

Las rocas se forman bajo condiciones fisicoquímicas bastante diferentes a las que se encuentran más tarde al quedar expuestas en superficie. En efecto, debido a que la mayor parte de las rocas se consolidan a cierta profundidad en la litosfera, bajo temperaturas y presiones mucho más elevadas que las que predominan en la superficie, al quedar en contacto con la atmósfera los minerales que las forman tienden a transformarse mediante diversos procesos químicos hasta alcanzar nuevas condiciones de equilibrio. La energía que reciben en la interfase atmósfera-litosfera: radiación solar, energía cinética de las precipitaciones, etc., activa los cambios químicos en estos minerales.

Existen muchos tipos diferentes de rocas en la corteza terrestre, tanto en lo que se refiere a sus procesos de origen como a su composición mineral. La mayoría de las rocas, las llamadas ígneas, provienen de un magma fluido que ascendió desde las capas más profundas de la corteza o de la parte superior del manto, a decenas de kilómetros bajo la superficie, donde las temperaturas alcanzan cientos de grados centígrados y las presiones cientos o miles de atmósferas. En ciertos casos el magma es eyectado más o menos violentamente hasta la misma superficie continental o hacia los fondos oceánicos (rocas efusivas o volcánicas); en otros casos, más frecuentes, queda por debajo de la superficie, donde se solidifica más lentamente recubierto por otras capas (rocas plutónicas o intrusivas). Estas rocas sólo alcanzarán el contacto con la atmósfera si son sometidas luego a fenómenos tectónicos que las levantan y descubren (fig. 9.1).

Otras rocas de origen muy diferente son las sedimentarias, que aunque representan una proporción modesta del conjunto de la corteza terrestre, son las que cubren la mayor parte de la superficie continentales. Se originan por agregación de partículas minerales de diferente composición y tamaño, producto de la disgregación de rocas preexistentes, que han sido posteriormente transportadas y depositadas en ambientes especiales. Tras su sedimentación estas partículas se cementan y consolidan, generalmente en medio acuático, formándose una

nueva roca (fig. 9.2). Por último, las rocas metamórficas derivan de los dos tipos anteriores cuando son sometidos nuevamente a condiciones de presión y temperatura que transforman sus minerales, pero sin producirse un paso por el estado fluido como en las rocas ígneas.

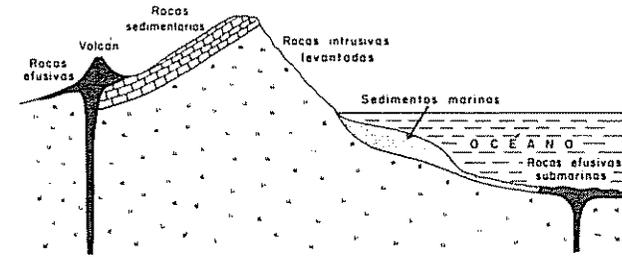


Figura 9.1. Origen de las rocas ígneas en la corteza terrestre. Las efusiones volcánicas pueden ser continentales o submarinas; los cuerpos plutónicos (rocas intrusivas), consolidados a cierta profundidad en la corteza, pueden quedar posteriormente expuestos en superficie por la acción de procesos tectónicos que los levantan hasta cientos o miles de metros por encima de su posición original.

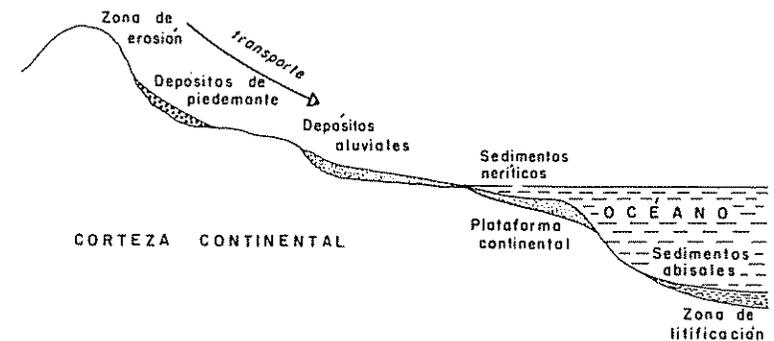


Figura 9.2. Procesos de génesis, transporte y deposición de materiales sedimentarios superficiales y litificación de los mismos en ambientes especiales. Las zonas de erosión proveen los materiales sueltos que luego de transportados se depositan en ciertos medios (piedemontes, llanuras aluviales, plataformas continentales, fondos oceánicos), formando depósitos de sedimentos de hasta miles de metros de espesor. Si las circunstancias permiten su posterior litificación, los materiales sueltos se consolidan formando los diferentes tipos de rocas sedimentarias.

Aunque el número de minerales naturales conocidos supera los mil, solamente unos pocos, quizás 10 ó 12, forman la inmensa mayoría de las rocas superficiales y constituyen por lo tanto lo esencial del material original sobre el que van a formarse los suelos. De estos minerales comunes, los más abundantes son los silicatos que constituyen, incluyendo el cuarzo, el 95 % de las rocas de la corteza. Los silicatos son compuestos relativamente complejos en cuya composición entran además del Si y del O, proporciones variadas de Al, Fe, Mg, Ca, Na y K, conjuntamente con cantidades a veces ínfimas de otros elementos. Los silicatos difieren entre sí por su composición química y por su estructura cristalina. El análisis preciso de su composición elemental es muy difícil por la ocurrencia normal de fenómenos de reemplazo de unos iones por otros en las redes cristalinas, sin que la estructura espacial de éstas se altere. Iones de un tamaño similar pueden ocupar indistintamente los mismos lugares en la estructura dando origen así a las llamadas "soluciones sólidas" en las que la composición varía desde los dos extremos donde sólo se encuentran uno u otro ión, hasta todos los estados intermedios. Los silicatos más comunes son el cuarzo, los feldespatos, micas, piroxenos, anfíboles y olivinas. La tabla 9.2 resume algunas de sus principales características. La clasificación se basa en primer término en el tipo estructural dado por la disposición espacial de los tetraedros elementales de SiO_4^{4-} que lo constituyen. Según estas uniones entre tetraedros, cambia no solamente la relación Si: O, sino también todas las propiedades físicas y mineralógicas. Los iones que saturan los enlaces O libres no son en cambio tan importantes como la estructura espacial.

Además de los silicatos, dominantes en casi todos los tipos de rocas, ciertas rocas sedimentarias como las calizas y dolomitas, están constituidas en su mayor parte por carbonatos de Ca y/o Mg. Los suelos que se desarrollan sobre estas rocas presentarán entonces propiedades peculiares derivadas de la composición mineral tan especial de este substrato.

2. Transformación de los materiales originales

Las rocas superficiales cuando quedan expuestas a la acción de agentes atmosféricos: cambios bruscos de temperaturas, congelamiento y descongelamiento, viento, agua, etc., sufren procesos físicos de fraccionamiento y disgregación mecánica que originan partículas minerales de menor tamaño y por lo tanto con superficies de contacto con el medio externo miles o millones de veces mayores que la de los cuerpos

Tabla 9.2. Clasificación estructural de los silicatos. Según Hurlbut y Klein (1977).

Tipo estructural	Clasificación	Disposición estructural	Relación Si: O	Ejemplos
Tetraedros simples Disilicatos	Nesosilicatos Sorosilicatos	Tetraedros simples Dos tetraedros comparti- diendo un oxígeno	1:4	Olivina, granate
Estructura en anillo	Ciclosilicatos	Anillos cerrados de tetraedros compartiendo dos oxígenos	2:7	Hemimorfita
Cadenas simples	Inosilicatos	Cadenas simples continuas de tetraedros compartiendo dos oxígenos	1:3	Berilo
Cadenas dobles	Inosilicatos	Cadenas dobles continuas de tetraedros compartiendo alternadamente dos y tres oxígenos	1:3	Piroxenos
Estructuras laminares	Filosilicatos	Hojas continuas de tetraedros cada uno compartiendo tres oxígenos	4:11	Anfíboles
Estructuras tridimensionales	Tectosilicatos	Disposición tridimensional de tetraedros cada uno comparti- diendo los cuatro oxígenos	2:5	Micas, montmorillonita
			1:2	Cuarzo, feldespatos

rocosos no alterados. Esta disgregación mecánica prepara de este modo el camino para el ataque de los minerales por el agua cargada de iones en solución, especialmente de iones de hidrógeno. Se producen reacciones de hidratación, hidrólisis, oxidación, sustitución, etc. (Birkeland, 1974), que dan como resultado final, al cabo de un tiempo más o menos largo, la formación de nuevos minerales, llamados entonces secundarios, que quedan ya sea como productos residuales (sobre todo óxidos) o como compuestos de neosíntesis (otros silicatos). El conjunto de estas transformaciones físicas y químicas recibe el nombre de "meteorización" para dar énfasis así al papel determinante de los factores atmosféricos, aunque a medida que progresa el proceso de alteración, las influencias bióticas se van acrecentando (fig. 9.3).

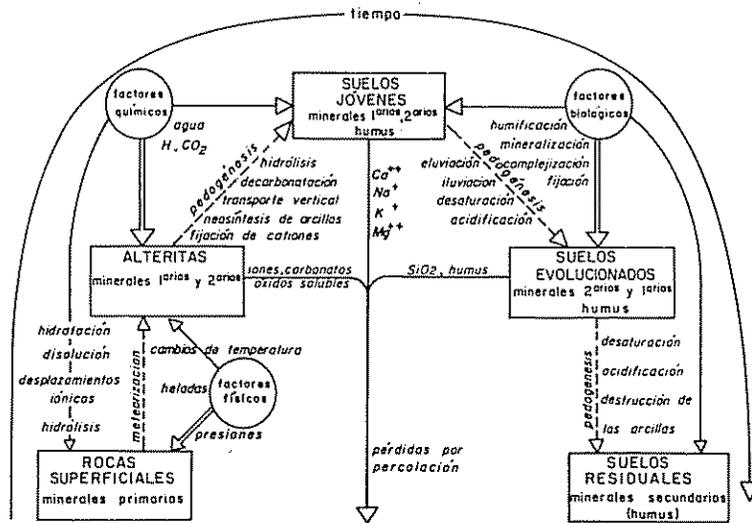


Figura 9.3. Interrelación entre procesos de transformación de las rocas y formación de los suelos, dando lugar a cambios en los elementos minerales desde formas inaccesibles a formas solubles asimilables por los organismos vivos. Se han representado cinco etapas en la evolución del sustrato desde rocas superficiales inalteradas, pasando por alteritas, suelos jóvenes y suelos evolucionados, hasta una etapa final de suelos residuales. Se indica en cada caso la importancia relativa de los factores físicos, químicos y biológicos en los procesos de meteorización y de pedogénesis.

La meteorización de las rocas y de los minerales que las forman puede ocurrir *in situ*, produciéndose una capa de "alterita" más o menos profunda donde se encuentran rocas y minerales en varias etapas de modificación y alteración, según las condiciones ecológicas del lugar y la duración del proceso; o por el contrario, en alguna etapa del mismo los materiales parcialmente alterados y fragmentados pueden ser transportados por el agua o por el viento y depositados a distancias variables en ambientes diferentes a donde habrían estado evolucionando antes de su transporte. Sobre estos materiales alóctonos continúa el proceso de alteración después de su redeposición si han quedado próximos a la superficie, o en caso de depósitos marinos profundos se acumularán con pocos cambios, hasta que comiencen fenómenos de otro tipo (litogénesis) que los compactarán nuevamente, para constituir rocas sedimentarias. Esto ocurre por ejemplo con los depósitos marinos biogénicos de conchas y restos calcáreos que originarán con el tiempo calizas y otras rocas carbonatadas.

Los silicatos secundarios o arcillas se caracterizan porque los iones H⁺ reemplazan a cationes metálicos en las redes cristalinas. En este proceso de síntesis de arcillas en la regolita o en el suelo se liberan iones K⁺, Na⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, Fe⁺⁺ y otros que formaban parte de los silicatos primarios.

3. Formación del suelo

Los materiales de alteración al ir evolucionando en un cierto lugar van siendo colonizados por diferentes poblaciones, primero por microorganismos, algas y líquenes, luego por plantas superiores y fauna. La acción biótica acentúa algunos procesos fisicoquímicos e inicia otros. En este momento puede hacerse una distinción más o menos convencional entre meteorización y "pedogénesis", pues se va produciendo más o menos rápidamente la formación del complejo organomineral que denominamos suelo.

El agente pedogenético fundamental es el agua de infiltración, o en casos muy particulares el agua que asciende o que circula por una capa freática próxima a la superficie. El agua que se filtra transporta verticalmente iones solubles y arrastra en suspensión partículas minerales y organominerales de muy pequeño tamaño. Junto con la incorporación paulatina de materia orgánica en forma de humus, ambos procesos de humificación y lavado conducen a la diferenciación de distintos niveles en el suelo, cada uno con características biológicas, físicas y químicas.

cas diferentes, los llamados "horizontes edáficos" que en conjunto constituyen el "perfil del suelo". Las circunstancias, condiciones y procesos de evolución del perfil son sumamente complejos (Duchaufour, 1970), y según las condiciones ecológicas en las que se han producido, conducen en cada momento a la identificación de un cierto tipo de suelo como resultante temporal del conjunto de procesos que interactúan. Los factores externos que determinan la naturaleza de los procesos pedogenéticos se agrupan en cuatro clases: clima, relieve, vegetación y roca madre. Un quinto factor, aunque de índole diferente, es el tiempo, es decir el intervalo durante el que han operado los otros cuatro tipos de factores. También puede añadirse como factor pedogenético la actividad humana, ya que modifica muchas veces la evolución natural del perfil del suelo.

El aporte de materia orgánica y la descomposición de los minerales primarios son dos de los procesos más trascendentes que ocurren durante la pedogénesis. La materia orgánica, como ya vimos al considerar la energética de los ecosistemas en el capítulo 4, se incorpora al suelo como humus, un conjunto complejo de polímeros que produce el metabolismo microbiano al descomponer los detritos vegetales y animales. Los minerales secundarios que se van formando por alteración de los silicatos primarios tienen estructuras cristalinas mal desarrolladas cuyo tamaño no sobrepasa las pocas micras. Estas arcillas se unen con el humus formando el complejo organomineral del suelo, o fracción coloidal, así llamado por poseer propiedades derivadas del tamaño coloidal de sus partículas (menores de 2 μm). Los complejos organominerales tienen cargas negativas en su superficie que se equilibran con cationes metálicos: Ca^{++} , Mg^{++} , K^+ , Na^+ , Al^{+++} y otros. Estos cationes se fijan con la suficiente energía como para impedir su exportación del suelo como iones disueltos en el agua que se infiltra y percola, pero su energía de retención no es tan fuerte como para que no se establezca un equilibrio dinámico entre la cantidad de cationes absorbidos y la concentración de los mismos en la solución del suelo. Este fenómeno de retención o absorción iónica por parte del complejo absorbente impide el empobrecimiento paulatino del suelo en iones solubles, manteniendo así una reserva de nutrientes disponible para su eventual incorporación a la biomasa vegetal o de microorganismos del suelo. Los aniones, en cambio, sólo son retenidos en cantidades mucho menores y los peligros de empobrecimiento son entonces mayores.

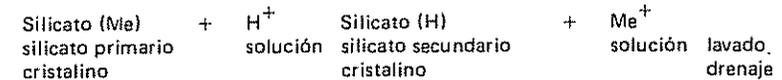
El ión hidrógeno presente en la solución del suelo desplaza a los cationes metálicos de sus sitios de fijación en el complejo absorbente organoarcilloso. Debido a este desplazamiento, cuando la solución del

suelo es suficientemente ácida el complejo se va desaturando en cationes metálicos ocupando el H^+ todos los sitios disponibles, lo que a su vez refuerza la acidificación del suelo y conduce, en suelos que evolucionan largo tiempo bajo estas condiciones, a una gran pobreza en cationes asimilables por los organismos vivos (tabla 9.3).

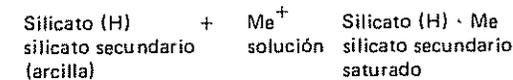
Durante la meteorización de los minerales primarios también se liberan aniones solubles, principalmente SO_4^{--} , PO_4^{--} y Cl^- , aunque en menor cantidad, por ser mucho menos abundantes en las rocas los minerales que contienen estos elementos. Los aniones se fijan en el suelo,

Tabla 9.3. Síntesis esquemática de los procesos que conducen a la fijación y/o liberación de cationes metálicos asimilables $\text{Me}^+ = \text{K}^+$, Na^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , Al^{+++} , NH_4^+ . Obsérvese cómo las soluciones ácidas activan todo el proceso.

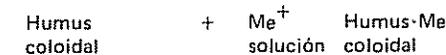
1. Meteorización de silicatos primarios



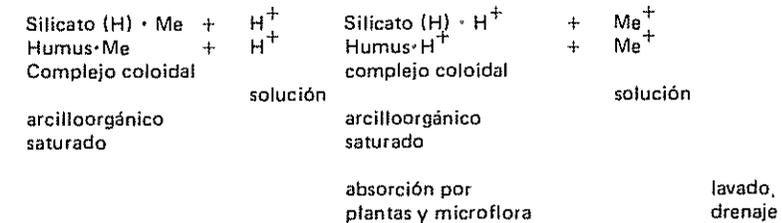
2. Adsorción de cationes en la superficie de las arcillas



3. Pedogénesis: humificación y adsorción de cationes en coloides orgánicos



4. Intercambio catiónico, desaturación



pero en menor proporción que los cationes, pues los sitios disponibles para cargas negativas en las arcillas son menos numerosos, de manera que si estos iones no son inmediatamente incorporados a la biomasa se exportarán del ecosistema en las aguas de drenaje.

9.3 LAS ENTRADAS Y SALIDAS DE NUTRIENTES A LOS ECOSISTEMAS

Pasando ahora a la consideración del segundo aspecto que queríamos desarrollar en este capítulo, a saber, los procesos de entrada y de salida de los nutrientes de los ecosistemas, podemos separar en primer lugar los fenómenos naturales de aquellos procesos que son inducidos directa o indirectamente por la acción humana. En la mayor parte de los ecosistemas naturales la principal entrada de nutrientes se realiza a través del vector agua como iones disueltos en el agua de lluvia. La concentración y la calidad de los iones disueltos en el agua de lluvia varía de un lugar a otro según múltiples factores, algunos naturales y otros antrópicos. Asimismo, dentro de cada región la composición de la lluvia puede variar mucho de una estación climática a otra en función por ejemplo del origen de las masas de aire. Cualquiera que sea el caso, los aportes de nutrientes a través de las precipitaciones no son nada despreciables (tabla 9.4) y en ecosistemas sobre substratos muy pobres pueden constituir lo esencial de las cantidades que circulan de algunos nutrientes críticos.

También existe la llamada deposición seca, es decir, la captación por las superficies vegetales o la superficie del suelo de partículas o de aerosoles en suspensión en la atmósfera. En climas áridos esta entrada puede superar la deposición húmeda. En algunas situaciones muy particulares, como en valles aluviales inundables anualmente por desbordamiento de los ríos, las aguas pueden depositar partículas minerales y orgánicas ricas en nutrientes. Recuérdese que varias importantes civilizaciones agrarias (Mesopotamia, Egipto, Indo, etc.) se mantuvieron muchos siglos cultivando las tierras aluviales gracias a esta fertilización natural.

Los elementos que tienen fases gaseosas, como el nitrógeno y el azufre, pueden ser incorporados a la vegetación directamente desde la atmósfera. La absorción directa de amoníaco y de óxidos de azufre por las hojas constituyen una fuente importante de estos nutrientes.

En cuanto a la salida de nutrientes de los ecosistemas naturales, la principal vía en climas húmedos es por las aguas de percolación y de

Tabla 9.4. Entrada y salida de elementos a un ecosistema a través del vector agua. Datos del bosque de Hubbard Brook, EE.UU., según Likens y colab., (1977).

Elemento	Entrada en las precipitaciones kg/ha·año	Salida en las aguas de drenaje, kg/ha·año	
		Solución	Partículas
Aluminio	—	2.0	1.4
Calcio	2.2	13.0	0.2
Cloro	6.2	4.6	—
Hierro	—	—	0.6
Magnesio	0.6	3.2	0.2
Nitrógeno	6.5	3.9	0.1
Fósforo	0.04	0.00	0.01
Potasio	0.9	1.9	0.5
Silicio	—	17.6	6.2
Sodio	1.6	7.2	0.3
Azufre	12.7	17.6	0.0
Carbono	31.0	8.4	4.0

drenaje. Aparentemente en ecosistemas no disturbados por el hombre, las pérdidas a través de este vector superan a las entradas para la mayor parte de los iones (tablas 9.4 y 9.5). La química de las corrientes fluviales resulta una buena indicadora no solamente de las pérdidas netas de los ecosistemas que constituyen sus cuencas, sino también de los procesos que están ocurriendo en los mismos y que son responsables de la composición y de la concentración iónica de las aguas de drenaje. Las diferencias entre distintas zonas pueden ser muy significativas, como es el caso por ejemplo en toda la cuenca del Amazonas y del Orinoco, con los ríos de "aguas blancas" que drenan suelos ricos y los de "aguas negras" que sirven de desagüe a zonas con substratos muy pobres (tabla 9.5).

Las aguas de drenaje no sólo exportan nutrientes de los ecosistemas en forma de iones y compuestos solubles, sino que también arrastran partículas en suspensión y fragmentos, a veces de tamaño considerable, por el fondo de los lechos. Cuando los ecosistemas están en equilibrio estas pérdidas en forma particular parecen ser cuantitativamente menos significativas que las exportaciones en disolución, lo que equi-

Tabla 9.5. Composición de aguas fluviales en la región amazónica en función de la geología de las cuencas respectivas. En esta zona totalmente cubierta por selvas tropicales con escasa intervención humana, los ríos llevan muy pocos iones en solución. Según Sioli (1975).

		Terciario		Precámbrico		Carbonífero	
Ca ⁺⁺	mg/l	0	5	0	18.4	2.6	204
Mg ⁺⁺	"	0	0.4	0	5.6	--	--
Na ⁺	"	0.8	2.5	0.2	2	--	--
K ⁺	"	0.5	1.5	0.1	1.0	--	--
Cl ⁻	"	0	3.5	0	2.5	0	16.5
SO ₄ [≡]	"	0	0.5	0	2.7	0	55.7
Si	"	0.5	4.5	0.5	6.6	1.5	22.4
Fe ^{++ + + +}	g/l	0	143	0	250	0	1200
Mn ⁺⁺	"	0	82	0	212	0	160
Al ⁺⁺⁺	"	0	488	0	314	0	--
P-PO ₄ [≡]	"	0	50	0	110	0	42
N	"	138	724	0	2650	--	--
pH	"	4.2	5.5	4.0	6.6	5.2	7.8

vale a decir que en estos casos la erosión es poco importante (tabla 9.4).

En climas áridos la erosión eólica provoca salidas a veces masivas de elementos minerales en forma de partículas arrastradas por el viento desde la superficie del suelo. Del mismo modo, en zonas montañosas con fuertes pendientes, los movimientos de masas provocados por la gravedad: derrumbes, deslizamientos, coladas de barro, pueden significar pérdidas drásticas no solamente de nutrientes sino del conjunto del suelo y la vegetación, recomenzando una sucesión (véase capítulo 11).

La actividad humana puede modificar substancialmente las entradas y las salidas de nutrientes tanto en sentido favorable como perjudicial. Fertilización, abonos, irrigación implican aportes extra de nutrientes en agroecosistemas, mientras que la deforestación seguida de prácticas agropecuarias poco cuidadosas puede traer como consecuencia exportaciones masivas de elementos solubles y particulares. Así por ejemplo, en el bosque decíduo de Hubbard Brook, cuyo balance de entradas y salidas presentamos en la tabla 9.4, la deforestación total de una pequeña cuenca, aun teniendo especial cuidado en alterar al mínimo el suelo, trajo como consecuencia inmediata un aumento de 8 veces la cantidad total de elementos disueltos exportados y al cabo

de pocos años un aumento de hasta 16 veces la carga total de los cursos de agua que drenan la cuenca (Bormann y Likens, 1979). Estos incrementos enormes en las cantidades de elementos minerales exportados por un ecosistema después de su alteración por acción humana sirven como una demostración palpable del gran papel moderador que cumple la vegetación en la biogeoquímica global. En este caso el bosque actuaba como un tampón que diluye la energía recibida distrayéndola en un conjunto de procesos biológicos: transpiración, asimilación, acumulación, etc., e impidiendo que actúe como movilizador de elementos minerales hacia las redes de drenaje.

Finalmente en ecosistemas gestionados para aumentar la producción vegetal o animal, las exportaciones en biomasa pueden representar pérdidas de nutrientes que es necesario compensar artificialmente si se desea mantener una productividad sostenida a lo largo del tiempo.

9.4 EL CICLO DE ALGUNOS NUTRIENTES EN DOS ECOSISTEMAS

Para completar nuestra exposición sobre las transferencias de nutrientes minerales analizaremos brevemente la información disponible sobre bancos y reciclado de algunos nutrientes en dos ecosistemas naturales: un bosque decíduo templado en Bélgica y un prado en clima frío en la Unión Soviética.

La figura 9.4 esquematiza los ciclos del K, Ca, Mg y P en un bosque decíduo templado en el norte de Bélgica según los resultados obtenidos en el análisis exhaustivo de este ecosistema realizado por Duvigneaud y sus colaboradores (Duvigneaud, 1974). Recordemos que ya habíamos discutido el flujo de energía en este bosque (fig. 1.6), que tiene una biomasa total de 316 t/ha y una producción primaria neta de 17.6 t/ha·año. Como se trata de un ecosistema que continúa acumulando biomasa, una proporción de los nutrientes absorbidos anualmente, entre el 22 y el 38 %, es retenida en este incremento anual. Si comparamos la mineralomasa de la vegetación con la cantidad total acumulada en el ecosistema (tabla 9.6) vemos que las proporciones son bajas para el Mg, intermedias para Ca y K, y muy altas para el P, suponiendo en este último caso que todo el P disponible en el suelo es asimilado anualmente. Es decir, en tres de estos cuatro nutrientes, la reserva acumulada en la vegetación representa una proporción importante del banco total del ecosistema. Por otra parte, si comparamos las

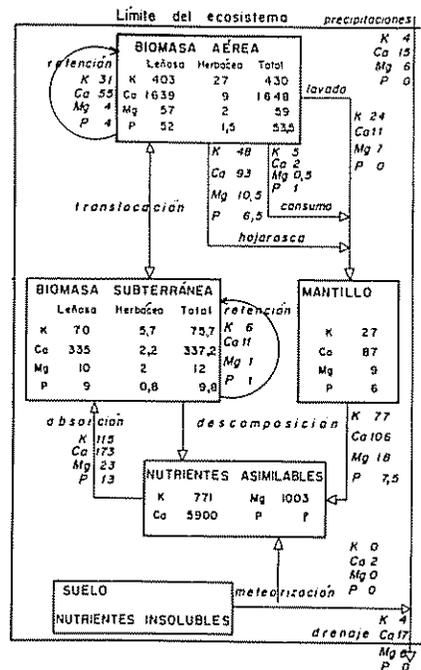


Figura 9.4. Reservas (kg/ha) y transferencia (kg/ha·año) de cuatro elementos minerales: K, Ca, Mg y P, en un ecosistema de bosque deciduo templado en el norte de Bélgica. Según datos de Duvigneaud, 1974. Véase la figura 1.6 en la que aparecen los flujos de energía del mismo ecosistema.

cantidades absorbidas anualmente por la vegetación con la reserva de nutrientes disponibles en el suelo, vemos que la tasa de renovación es muy baja para Ca y Mg, pues se trata de un ecosistema sobre un substrato de rocas calcáreas donde estos elementos son los constituyentes más importantes, por lo que el fondo de iones solubles de los mismos también se mantiene muy alto. Para el K en cambio, el 15 % de la reserva edáfica es transferido anualmente a la vegetación, es decir, el tiempo de reciclado del K en el banco asimilable del suelo es de sólo 6 a 7 años. En el caso del P la situación debe ser más extrema, reciclándose anualmente.

Tabla 9.6. Algunos parámetros indicativos de los ciclos de cuatro nutrientes en un bosque deciduo templado. Según datos de Duvigneaud (1974).

	K	Ca	Mg	P
<i>Nutrientes en vegetación</i>				
Nutrientes en el ecosistema	0.39	0.25	0.07	0.77
<i>Nutrientes absorbidos</i>				
Nutrientes disponibles	0.15	0.03	0.02	0
Tiempo de reciclado del nutrientes en el suelo (años)	6.7	34	44	1

Nuestro segundo ejemplo de análisis del ciclo de nutrientes se refiere a un prado en la región de Novosibirsk en Siberia central, URSS. Ésta es una comunidad herbácea utilizada para el pastoreo, pero que se mantuvo libre de herbívoros durante el período de las mediciones. Está dominada por gramíneas perennes (*Calamagrostis-Poa*) y se encuentra sobre suelos donde el nivel freático ligeramente salino está próximo a la superficie. Por varias de sus características este ecosistema podría compararse con algunos pastizales de alta montaña de los Andes tropicales. Nosotros lo hemos escogido como ejemplo en primer lugar por la riqueza de la información disponible (Titlyanova y Bazilevich, 1979) y además por representar tanto condiciones ecológicas como de vegetación completamente opuestas a las del bosque del ejemplo precedente.

Este pastizal tiene una biomasa total de 25.7 t/ha de las que el 90 % corresponde a la biomasa hipogea. Esta subterranización de las estructuras vegetales es una tendencia evidente en comunidades herbáceas (recuérdese el ejemplo de la pradera, fig. 8.3), especialmente en climas fríos, donde los órganos perennes se disponen preferentemente bajo tierra, es decir en el hábitat más protegido del ecosistema. Otra característica diferencial con respecto a comunidades de bosques es que las proporciones de bio y necromasa en el pastizal son aproximadamente equivalentes. Comparando con el bosque deciduo situado aproximadamente en la misma faja latitudinal (50° a 55° N), es interesante hacer notar que si bien el bosque tiene una biomasa 12 veces mayor que el pastizal, la producción primaria neta de éste (31 t/ha·año)

es 1.8 veces mayor que la de aquél, demostrando así la mayor eficiencia productiva de muchos sistemas herbáceos (véase capítulo 3).

La figura 9.5 representa el ciclo del conjunto de los elementos minerales en este ecosistema. Se han considerado cinco reservas, además de la de nutrientes asimilables en el suelo que es una reserva virtual en cuanto a que se encuentra casi continuamente vacía ya que sólo tiene existencia figurada si se toma el conjunto de entradas y salidas en todo un ciclo anual. Los elementos minerales entran al ecosistema a través de las precipitaciones y también en las aguas de escorrentía superficial y sobre todo de las corrientes freáticas. A su vez éstos son los dos vectores de salida del ecosistema, con el papel más importante como exportador de minerales desempeñado por la escorrentía superficial.

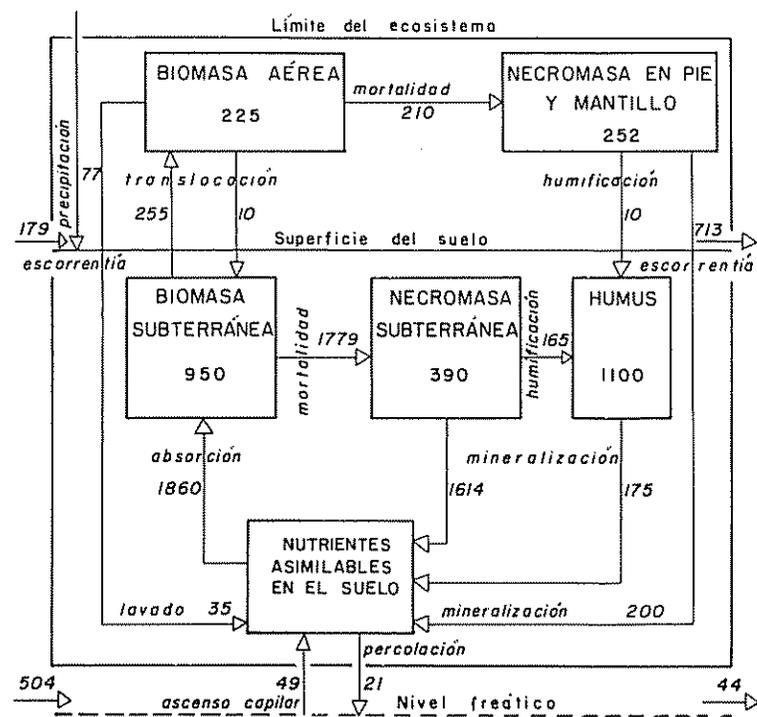


Figura 9.5. Ciclado del conjunto de elementos minerales en un ecosistema de prado húmedo, bajo un clima frío en Siberia central. Reservas en kg/ha y flujos en kg/ha-año. Según Titlyanova y Bazilevich, 1979.

De las reservas internas la principal es el humus, seguido de cerca por la biomasa subterránea y luego por la necromasa hipogea. Este hecho refleja por supuesto la acumulación de la mayor parte de la materia orgánica por debajo de la superficie del suelo. La necromasa de raíces es también la principal proveedora de nutrientes asimilables al banco de nutrientes del suelo, de manera que el ciclado cuantitativamente más importante se produce dentro del suelo, en tanto que la vía a través de los órganos aéreos no comporta más del 14 % del total de nutrientes que circulan por el ecosistema. Calculando los tiempos de renovación de cada una de las reservas (tabla 9.7) vemos que los minerales del humus presentan el tiempo de reciclado más largo (algo más de 6 años), la bio- y necromasa aérea se reciclan aproximadamente cada año, mientras que los elementos de la bio- y necromasa subterránea se reciclan cada tres a cinco meses, lo que refleja también la alta productividad hipogea de este ecosistema herbáceo, la cual supera aproximadamente en cinco veces a la producción aérea.

En la figura 9.5 se han indicado las cifras correspondientes al total de elementos minerales que se acumulan o circulan por el sistema. Si examinamos ahora el aporte individual de cada uno de ellos, llama la atención en primer término la importancia cuantitativa del Si, que constituye el 20 % de la mineralomasa dentro de los órganos aéreos vivos, el 53 % de los minerales totales en la necromasa aérea y el 37 % en el conjunto de bio- y necromasa subterránea. Éste también parece ser un rasgo generalizado en las comunidades vegetales herbáceas dominadas por gramíneas y otras monocotiledóneas que acumulan cantidades importantes de SiO_2 en todas sus estructuras. Dentro de la

Tabla 9.7. Tasa y tiempos de reciclado del total de elementos minerales en diferentes reservas de un prado. Según datos de Titlyanova y Bazilevich (1979).

	Tasa de reciclado años	Tiempo de reciclado años
Biomasa aérea	1.14	0.88
Necromasa aérea	0.83	1.2
Biomasa hipogea	2.17	0.46
Necromasa hipogea	4.55	0.22
Humus	0.16	6.28

biomasa aérea el orden de abundancia de los restantes elementos es K > Ca > Cl > Mg > Na > P > S; en cambio, en bio- y necromasa hipogea el orden es Ca > Mg > K > Cl > Na > P > S. Es decir, el K es, sin considerar el Si, el principal nutriente acumulado en la biomasa aérea, que en esta comunidad es casi toda biomasa foliar; en cambio, Ca y Mg toman la delantera en los órganos perennes hipogeos. Las cantidades relativamente importantes de Na y Cl muestran por otra parte el carácter ligeramente halófilo del ecosistema, debido a la elevada concentración salina de las aguas subterráneas.

En síntesis, los rasgos más típicos de la biogeoquímica de este prado son, en primer término, el rápido reciclado de los elementos minerales que circulan más de una vez al año entre biomasa y suelo. En segundo lugar, el tamaño reducido de las reservas vegetales en comparación con ecosistemas forestales, y en tercer término, la importancia del vector agua en todas sus formas como regulador de entradas y salidas.

9.5 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Birkeland, P.W., *Pedology, Weathering and Geomorphological Research*. Oxford University Press, Nueva York, Londres, Toronto, 1974.
Una introducción muy dinámica a los procesos de meteorización y de pedogénesis y a los factores ambientales que los regulan.
2. Duchaufour, P., *Précis de Pédologie*. Masson, París, 1970. Traducción castellana: *Manual de Edafología*. Toray-Masson, Barcelona, 1974.
Uno de los libros sobre la ciencia del suelo que presenta un enfoque más ecológico, al considerar cada perfil de suelo como resultado temporal de la acción de un conjunto de procesos pedogenéticos determinados por las condiciones ecológicas del hábitat.
3. Etherington, J.R., *Environment and Plant Ecology*. John Wiley, Londres, Nueva York, Sydney, Toronto, 1975.
Un libro de texto ágil, centrado en las relaciones entre las plantas y el ambiente. Contiene un tratamiento sintético de la evolución y propiedades de los suelos, del factor hídrico, la nutrición mineral y los ciclos biogeoquímicos.

4. Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., Eaton, J.S. y Johnson, N.M., *Biogeochemistry of a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, Nueva York, Heidelberg, Berlín, 1977.
Este libro presenta y discute los resultados biogeoquímicos del estudio del ecosistema de bosque decíduo en Hubbard Brook (New Hampshire, EE.UU.). Un equipo multidisciplinario de calificados especialistas llevó a cabo esta investigación biogeoquímica modelo en un ecosistema forestal y sus etapas sucesionales. Altamente recomendable.

Otras referencias citadas en el texto

1. Bormann, F.H. y Likens, G.E., *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, Nueva York, Heidelberg, Berlín, 1979.
2. Duvigneaud, P. 1974., *La Synthèse Ecologique*, Doin, París, Traducción castellana: *La Síntesis Ecológica*. Alhambra, Madrid, 1978.
3. Hurlbut, C.S. Jr. y Klein, C., *Manual of Mineralogy* (J.D. Dana). 19a ed. J. Wiley, Nueva York, Chichester, Brisbane, Toronto, 1977.
4. Sioli, H., Tropical rivers as expressions of their terrestrial environments. En F.B. Golley y E. Medina (Eds.), *Tropical Ecological Systems*. Springer-Verlag, Nueva York, Heidelberg, Berlín, 1975.
5. Titlyanova, A.A. y Bazilevich, N.I., Ecosystem synthesis of meadows: nutrient cycles. En R.T. Coupland (Ed.), *Grassland Ecosystems of the World*. Cambridge University Press, Cambridge, 1979.

10

La economía de los nutrientes en los ecosistemas

10.1 LOS NUTRIENTES COMO LIMITANTES ECOLÓGICOS

En este último capítulo de la segunda parte del libro, cerraremos el estudio de los ciclos biogeoquímicos con una breve consideración de algunas respuestas evolutivas desarrolladas por los organismos autótrofos que traen como consecuencia una conservación de los nutrientes críticos dentro de sus ecosistemas, haciendo más eficaz su utilización y su reciclado interno y evitando el empobrecimiento paulatino que se produciría si no hubiera frenos biológicos a su exportación masiva.

En ecosistemas continentales la deficiencia en ciertos nutrientes constituye, después del factor hídrico, el limitante ecológico más frecuente. Como ya mencionamos anteriormente, los dos nutrientes que operan como limitantes ecológicos en mayor número de ecosistemas son el fósforo y el nitrógeno, seguidos en algunas circunstancias del potasio. Más raramente pueden producirse deficiencias de otros macronutrientes (S, Ca) o de algunos micronutrientes como el Mo, Zn, B, etc. En los océanos, por su parte, ciertos nutrientes constituyen el factor limitante clave para la producción primaria, especialmente el Fe y el P. Debido entonces a la frecuente escasez de recursos nutritivos, la selección natural ha tendido a favorecer diversos mecanismos adaptativos que han permitido a las poblaciones superar o enfrentar este *stress*, de manera similar a como han evolucionado mecanismos y procesos que permiten resistir o sobrepasar el *stress* hídrico (véase cap. 6). En diferentes ecosistemas sometidos al *stress* nutritivo distintas especies desarrollaron diferentes procedimientos orientados a lograr una máxima economía de nutrientes a través de una minimización de las pér-

didadas por exportación. Podemos considerar cuatro niveles sucesivos en los que se ponen de manifiesto mecanismos conservadores.

En primer lugar existen procesos biológicos que operan al nivel de los individuos y que les permiten reutilizar continuamente los mismos átomos de un nutriente una vez que éstos han sido incorporados a su biomasa. Un segundo nivel es el que se desarrolla dentro del compartimiento biótico del ecosistema y que tiende a reciclar los nutrientes sin pasar por el suelo mineral. A un tercer nivel, más general, los ecosistemas en conjunto actúan como conservadores de nutrientes, resistiendo a su exportación por los diferentes vectores. Finalmente, podemos considerar los procesos conservatorios que operan al nivel de toda la ecosfera. De esta forma (fig. 10.1) consideraremos sucesivamente cada uno de estos cuatro niveles en que se han desarrollado diferentes procesos de conservación de elementos en los ecosistemas.

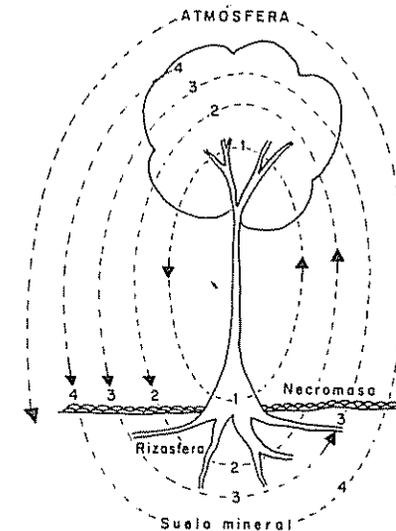


Figura 10.1. Distintos niveles en que pueden operar mecanismos de conservación de nutrientes en un ecosistema terrestre. 1) Reciclado interno entre los diferentes órganos de los individuos; 2) Reciclado directo entre la biomasa, el mantillo y la microflora rizosférica; 3) Reciclado dentro del ecosistema entre la biomasa, el mantillo y el suelo mineral; 4) Mecanismos que implican la salida del elemento y su posterior reingreso al ecosistema vía la atmósfera.

10.2 MECANISMOS ESTABILIZADORES DEL CICLADO DE NUTRIENTES

1. Reciclado dentro de los individuos

Un primer mecanismo fisiológico que promueve la conservación de nutrientes en el ecosistema es el reciclado interno de los mismos dentro de los individuos. De este modo las plantas pueden reutilizarlos durante muchos ciclos consecutivos. Dos ejemplos de este fenómeno en ecosistemas naturales los tenemos en el bosque decíduo tropical y en las sabanas tropicales. Sabemos que la pobreza en nutrientes es un factor limitante en ecosistemas del trópico húmedo como los dos mencionados, y por consiguiente toda forma de economizar estos elementos críticos tendrá un alto valor selectivo.

El bosque decíduo tropical, característico de zonas bajas con lluvias muy concentradas en una época del año, es un bosque que puede alcanzar entre 15 y 25 metros de altura. En los árboles decíduos que forman la mayor parte de su biomasa, el follaje se renueva anualmente, las hojas viven entre 6 y 10 meses según las especies, caen durante la estación seca y rebrotan al comenzar el período de lluvias (fig. 10.2). Tanto en África como en América del Sur, se ha comprobado que las hojas de estos árboles alcanzan su máxima concentración en al-

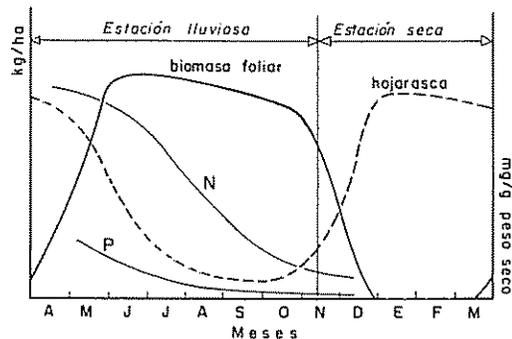


Figura 10.2. Ciclo anual de la biomasa foliar y de la hojarasca en el suelo, en un ecosistema de bosque decíduo tropical del norte de América del Sur. Se ha representado asimismo la evolución en las concentraciones de nitrógeno y de fósforo foliar. Las escalas verticales son convencionales, el diagrama sólo pretende indicar el patrón típico de variación estacional en estos parámetros.

gunos nutrientes y sus máximas cantidades absolutas en relación al follaje total, en el periodo desde comienzos hasta mediados de la estación hídricamente favorable, disminuyendo después paulatinamente hasta el momento de la caída de las hojas.

Así Montes y Medina (1977) encuentran que en tres de las especies más características de árboles decíduos de los bosques de los llanos de Venezuela, las concentraciones de N, P y K son máximas al comienzo de la época de crecimiento, es decir en las hojas recién formadas. Poco antes de la caída del follaje la cantidad de estos nutrientes disminuye en mayor o menor proporción según las especies (tabla 10.1), pero en todo caso el "factor de recuperación" para estos tres nutrientes supera el 40%. Este fenómeno puede ser interpretado entonces como producto de un trasvase de elementos minerales desde las hojas en senescencia hacia otros órganos permanentes de la planta: ramas, corteza, raíces, de modo que cuando el follaje cae, una buena parte de los elementos minerales utilizados en su construcción se recupera directamente y se almacena durante toda la estación desfavorable. Al desarrollarse el nuevo follaje durante la siguiente estación favorable los nutrientes estarán disponibles para ser reutilizados de inmediato. Evidentemente este reciclado interno debe tener un alto valor selectivo en suelos relativamente pobres, máxime en árboles que desarrollan sus hojas cada año durante un período muy corto, es decir en los que todas las necesidades nutritivas se concentran en pocas semanas o incluso en pocos días.

El calcio muestra en cambio en estas especies decíduas un comportamiento diferente, ya que sus cantidades absolutas en las hojas senescentes aumentan (tabla 10.1), reflejando así el hecho de que este elemento es constituyente de las estructuras de sostén y no desempeña un papel tan activo en el crecimiento y la asimilación fotosintética como los otros tres nutrientes anteriormente considerados.

También en los bosques decíduos templados sobre suelos muy pobres se encontró un comportamiento similar. Así, Whittaker y colab. (1979) encuentran en varias especies de árboles decíduos del bosque de Hubbard Brook en el NE de EE.UU. que no solamente las cantidades de nutrientes en las hojas y ramas jóvenes son muy bajas en comparación con ecosistemas similares sobre suelos más ricos, sino que se produce una disminución notable en N, P y K en las hojas otoñales con respecto a las cantidades presentes en verano. Por el contrario Ca, Na y Mn aumentan en las hojas senescentes del otoño. Las tasas de recuperación aparente para el fósforo por ejemplo, van desde el 70% a más del 80%. En el caso del K parte de la disminución en el conteni-

Tabla 10.1. Contenido en cinco nutrientes (mg/g peso seco) en hojas adultas y hojas recién caídas, para tres especies de árboles deciduos características del bosque deciduo tropical de los llanos de Venezuela. Obsérvese la notable reducción en N, P y K en las hojas recién caídas, con factores de recuperación aparente del orden de 40 hasta 80 %. En cambio, el Ca y el Mg siguen la tendencia inversa. Según Montes y Medina (1977).

Especies	Promedio hojas adultas					Hojas recién caídas				
	N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg
<i>Genipa caruto</i>	18.0	0.99	19.8	7.3	6.3	9.7	0.53	6.8	13.0	8.6
<i>Luehea candida</i>	18.3	1.45	38.6	10.2	4.6	9.9	0.81	7.8	18.9	3.5
<i>Godmania macrocarpa</i>	16.0	0.79	6.5	9.3	3.9	7.6	0.30	2.5	13.6	2.7

do foliar se debe sin duda al pluviolavado, pero en el P no es éste el caso, ya que las aguas de pluviolavado son muy pobres en este elemento, es decir, la mayor parte es efectivamente una recuperación por trasvase hacia órganos perennes.

En sabanas tropicales, con climas igualmente estacionales pero sobre suelos aún más pobres que los de los bosques deciduos, la vegetación está formada en su mayor parte por gramíneas perennes. Estas especies también alcanzan un contenido máximo en nutrientes foliares durante el apogeo de la estación de lluvias. Después la biomasa aérea comienza a senescer, de modo que a mediados de la estación seca ya la mayoría de la materia orgánica vegetal epigea se encuentra como necromasa en pie (fig. 10.3). Medina y colab. (1977) encuentran en una sabana de los llanos de Venezuela que las gramíneas dominantes transfieren parte de los nutrientes acumulados en las hojas durante el apogeo vegetativo hacia los órganos subterráneos, que en estas especies son los únicos órganos perennes (tabla 10.2). Así podrán ser reciclados durante el próximo periodo de desarrollo activo. En este caso de las gramíneas de la sabana no hay ni siquiera abscisión foliar, de modo que la mortalidad del follaje y de todo el vástago es mucho más gradual que en el caso de los árboles deciduos, de manera que la translocación puede realizarse durante todo el tiempo en que las hojas se van secando. En estos ecosistemas también pueden producirse pérdidas importantes de nutrientes (N y S) por volatilización durante las frecuentes quemadas. Transferirlos entonces a los órganos subterráneos protegidos del fuego implica evitar un empobrecimiento gradual del banco de nutrientes del ecosistema.



Figura 10.3. Aspecto de una sabana tropical estacional en los llanos de Venezuela hacia finales de la estación seca. Gran parte de la materia vegetal aérea del estrato herbáceo se encuentra en este momento como necromasa en pie.

Tabla 10.2. Factor de recuperación aparente de algunos nutrientes en especies de la sabana sometida a quemadas. Según Medina y colab., (1977).

Especies:	Factor de recuperación %		
	N	P	S
<i>Trachypogon vestitus</i>	66	90	60
<i>Axonopus canescens</i>	69	88	74

Una situación similar se ha encontrado en especies de *Espeletia* de los páramos andinos (fig. 4.1) que crecen sobre suelos pedregosos o rocosos, pobres en nutrientes. Las hojas de estas rosetas arbóreas son grandes, ligeramente suculentas y lanuginosas, lo que implica una gran inversión en energía y nutrientes para su construcción. Viven entre 14 y 18 meses (Monasterio, comunicación personal) y no tienen ningún

mecanismo especial de abscisión, simplemente se desarrollan con lentitud, alcanzan un apogeo y luego se van secando de forma igualmente gradual. Según resultados inéditos de Monasterio, en dos especies de los páramos venezolanos, *Espeletia moritziana* y *E. floccosa*, el contenido relativo de N, P y K va disminuyendo a lo largo del ciclo vital de cada hoja, o por lo menos a partir de su etapa de madurez hasta la desecación completa (fig. 10.4). Por el contrario, Ca y Mg aumentan a

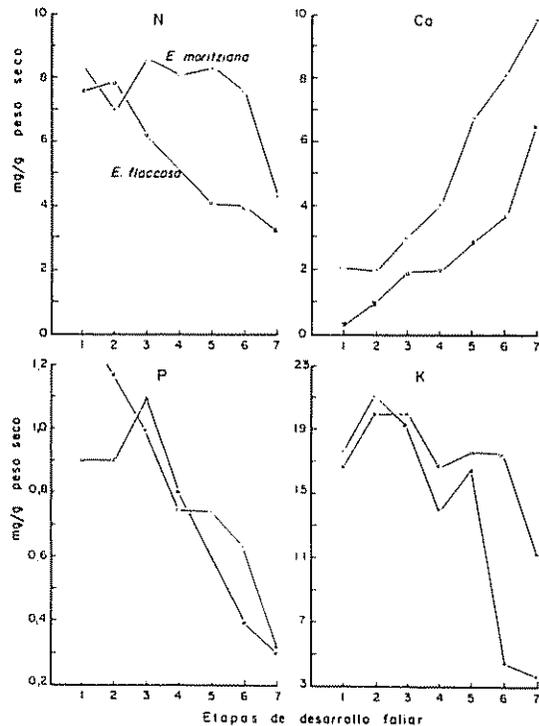


Figura 10.4. Variación en la concentración de nitrógeno, calcio, fósforo y potasio durante el desarrollo foliar en dos especies de *Espeletia* características de los altos Andes en Venezuela, *E. moritziana* y *E. floccosa*. En el eje horizontal se representan siete estados sucesivos en el desarrollo de las hojas, desde su aparición en la única yema apical de estas rosetas monocaules (1), hasta la senescencia total (7). Datos inéditos de M. Monasterio.

medida que la hoja entra en senescencia. Nótese que los puntos sucesivos en la figura 10.4 no representan fechas fijas sino estadios equivalentes de desarrollo foliar. En el caso de los ecosistemas parameros la translocación será sin duda menos rítmica ya que el ciclo foliar no está determinado por condiciones limitantes externas como en bosques deciduos y sabanas tropicales (sequía) o bosques deciduos templados (fríos), sino que, en estos ambientes sin periodicidad anual marcada, las sucesivas etapas de desarrollo parecen reflejar más bien ritmos internos o endógenos de cada especie.

En síntesis, en diferentes ecosistemas tropicales y templados cuyas poblaciones están sometidas a una presión selectiva favorable para economizar ciertos nutrientes, la selección natural ha favorecido mecanismos de trasvase o reciclado interno, que permiten a los individuos reutilizar indefinidamente los nutrientes que ha absorbido la planta. Por supuestos, las tasas de recuperación o reutilización no son totales, siempre es una parte de la que se recupera, otra parte pasa a la necromasa y se reciclará a través de los descomponedores y el suelo. Pero en caso de nutrientes críticos como el P, N, S y K, las tasas de recuperación pueden ser superiores al 50 % del total invertido anualmente en la producción aérea. Elementos como el Ca y el Mg parecen en cambio moverse en sentido contrario, con enriquecimientos relativos y absolutos que indican su falta de operatividad como limitantes en estos ecosistemas.

2. Reciclado de nutrientes dentro de los compartimientos bióticos del ecosistema

Un segundo nivel en el que se evidencian procesos conservadores de nutrientes críticos envuelve a los componentes bióticos del ecosistema a través de fenómenos de simbiosis entre árboles y microorganismos que aseguran un reciclado más eficiente y minimizan las pérdidas. Un ejemplo claro nos lo ofrece la selva tropical. Este ecosistema característico de climas con abundantes precipitaciones durante todo el año es muy pobre en nutrientes debido precisamente al continuo lavado de los suelos. Como ya hemos mencionado anteriormente (cap. 9), la principal reserva de elementos escasos como el N y el P la constituye la biomasa de la vegetación. Dado que la retención de elementos ligados a la materia orgánica es más fácil de asegurar que la retención de iones en el suelo, esta acumulación en la biomasa ya puede interpretarse como una primera respuesta adaptativa: el banco de nutrientes está directamente controlado por procesos fisiológicos.

Por otra parte, las raíces de los árboles en estas selvas tropicales prácticamente no explotan el suelo mineral. Se forma en cambio una densa masa de raíces superficiales (estera de raíces), que, o bien crecen directamente sobre el mantillo en descomposición en los suelos que desarrollan un espeso manto de hojarasca, o bien penetran en los horizontes superiores del suelo, los más ricos en materia orgánica. Muchas especies de árboles tienen una simbiosis con hongos, formando las llamadas micorrizas. Las hifas de los hongos se extienden por la hojarasca formando una intrincada red que va descomponiendo la materia vegetal y los restos animales. Por otra parte las hifas penetran en la corteza de las raíces jóvenes, de modo que los nutrientes pasan primero del mantillo al hongo y luego de éste al árbol. Así se establece un ciclo de nutrientes que, si bien no es interno dentro de una especie, cortocircuito completamente el suelo mineral, pasando estos elementos directamente de una a otra especie del par simbiótico. En las selvas de la región de San Carlos, en la Amazonia venezolana, Jordan y Stark (1979) utilizando isótopos radiactivos de Ca y P encontraron las primeras pruebas experimentales de este ciclo cerrado, cuya existencia había sido postulada originalmente por Went y Stark (1968). Aún rociando directamente una solución de ^{45}Ca o de ^{32}P sobre la estera de raíces, solamente se detectó en el agua de drenaje menos del 0.1 % de la radiactividad aplicada. Es decir, prácticamente toda la cantidad aplicada de ambos elementos quedaba retenida en la necromasa o en la estera de raíces, de donde era lentamente incorporada a la biomasa vegetal. Los mecanismos de retención son, como puede apreciarse, de una eficiencia excepcional.

En selvas tropicales de diferentes partes del mundo se ha encontrado que alrededor del 90 % de las especies arbóreas tienen micorrizas. Incluso las plántulas de estos árboles las tienen, lo que les permite ser parcialmente heterótrofas durante bastante tiempo: esto tiene un indudable valor adaptativo en el piso de la selva tan pobre en luz. Además, como el mantillo de estos ecosistemas está constituido en buena medida por madera, existen adaptaciones singulares para explotar este recurso, como por ejemplo su colonización inicial por termes, organismos que pueden vivir de este substrato tan pobre en nitrógeno porque llevan internamente sus propias bacterias fijadoras. Después que han penetrado los termes en los troncos y ramas en descomposición, las hifas de los hongos pueden utilizar sus galerías y así permitir el uso de este recurso por ciclado directo a los árboles (Stark, 1970). Cuanto más pobre es un suelo (podzoles tropicales) y más mantillo se acumu-

la, más eficiente y más desarrollado parece estar este proceso de captación de nutrientes a través de micorrizas.

El mismo procedimiento es quizás utilizado por numerosas especies de coníferas que también producen abundante mantillo de descomposición lenta. Estas especies tienen micorrizas que favorecen el ciclado de nutrientes, a través de las hifas, directamente a las raíces. Es interesante notar que las dos familias más importantes ecológicamente, gramíneas y leguminosas, tienen mecanismos de simbiosis o de parasimbiosis que las benefician en su economía de nutrientes, las gramíneas a través de las bacterias fijadoras de nitrógeno que viven en la rizosfera, las leguminosas con la fijación simbiótica. Lo mismo puede decirse de algunas familias de plantas dominantes en los bosques templados como "Fagáceas" (hayas) y "Betuláceas" (abedules), que tienen micorrizas (Singer y Morello, 1960).

Las simbiosis de plantas superiores y bacterias o actinomicetes, que fijan nitrógeno, también pueden ser consideradas como un mecanismo eficiente de ciclado de nutrientes, en este caso particular del N, aunque en este proceso no sólo se trata de reciclarlo sino de obtener N adicional desde una fuente inaccesible para las plantas superiores: la atmósfera.

En un ecosistema totalmente diferente como el páramo, pero donde también puede acumularse durante mucho tiempo necromasa de lenta descomposición (mantillo en pie de las especies de *Espeletia*, fig. 4.1), algunas especies de este género desarrollan raíces que crecen con geotropismo positivo y penetran dentro de la hojarasca que ellas mismas mantienen. Así se tendría un ciclado directo a través de la necromasa y los descomponedores, pero sin pasar al suelo (Monasterio, 1979).

3. Reciclado interno en el ecosistema

En un tercer nivel de análisis podemos considerar los procesos conservadores de nutrientes en el conjunto de un ecosistema. Uno de los más eficaces es sin duda la acumulación progresiva de biomasa vegetal que va haciendo que la vegetación se transforme paulatinamente en uno de los bancos de nutrientes más importantes del ecosistema. Del mismo modo, en muchos tipos de ecosistemas se va acumulando necromasa, generalmente en forma de hojarasca o mantillo. Ya hemos visto cómo de este compartimiento pueden los nutrientes pasar directamente a las plantas mediante las asociaciones micorrícicas. Finalmente la materia

orgánica también se acumula en el suelo en forma de humus. Junto con las arcillas el humus integra la fracción coloidal del suelo que tiene cationes y en menor medida aniones. El humus tiene una capacidad de intercambio catiónico mucho mayor que las arcillas y por lo tanto constituye la reserva más importante de nutrientes asimilables por la vegetación y los microorganismos.

Es decir, el ecosistema construye su propia reserva de nutrientes asimilables, que son retenidos como iones adsorbidos en la materia orgánica y en menor medida en las arcillas del suelo. Éste es un eficaz mecanismo conservador de nutrientes, regulando el equilibrio de los mismos con la solución del suelo e impidiendo que sean rápidamente eliminados del sistema al ser exportados en las aguas de infiltración. En efecto, los iones que son retenidos en menores cantidades en el complejo coloidal organomineral del suelo, son mucho más fácilmente lavados que los cationes.

El hecho entonces de que la necromasa en descomposición no sea mineralizada rápidamente liberando los elementos minerales que contiene, sino que pase por una etapa muy estable de materia orgánica edáfica a través del proceso de humificación seguido de la descomposición lenta de este humus, permite una retención de iones asimilables en el suelo e impide su rápida lixiviación. Los iones retenidos se van liberando lentamente facilitando así su absorción gradual por los organismos vivos, tanto plantas superiores como microflora.

También en la regulación microbiana del ciclo del nitrógeno se detectan mecanismos que conducen a minimizar las pérdidas de este elemento. Como ya hemos visto, los descomponedores amonifican el nitrógeno orgánico. Este amonio puede tanto ser absorbido directamente por los vegetales o ser transformado en nitrito y nitrato por los microorganismos nitrificadores (cap. 8). El amonio, como los restantes cationes, es retenido en el complejo absorbente del suelo, de modo que las pérdidas por lavado son mínimas. El nitrato en cambio, como los restantes aniones, será rápidamente lavado si existe exceso de agua que percola en el suelo. De manera que la sincronización de los procesos de nitrificación y de absorción de nitratos reviste la mayor importancia. Si la nitrificación supera la absorción durante un período de exceso de agua, el sistema perderá estos nitratos. Durante cualquier período seco, en cambio, la nitrificación prosigue, conduciendo a una acumulación relativa de nitrato que puede ser absorbido por los vegetales apenas comience una estación hídricamente más favorable.

Otro ejemplo notable de un mecanismo ecológico de conservación de nutrientes que combina efectos fisicoquímicos y biológicos es el

que trae como consecuencia la conservación del fósforo. Recordemos que en la gran mayoría de los ecosistemas este nutriente es el principal elemento limitante para la producción primaria, por lo que el desarrollo de procesos de conservación y de reciclado interno adquirirá la más alta prioridad durante la evolución de estas poblaciones y sistemas. El fósforo acumulado en la materia orgánica es liberado en forma de iones fosfato durante la descomposición microbiana de la necromasa. Estos vados si no son incorporados nuevamente a la biomasa del ecosistema. Sin embargo, el fósforo apenas forma parte de las exportaciones de elementos en las aguas de drenaje de los ecosistemas naturales en equilibrio. Esto se debe en primer término a que los fosfatos precipitan en formas insolubles en presencia de Fe, Al y Ca. Esta precipitación impide que sean lixiviados pero por supuesto impide también su absorción al encontrarse en forma insoluble. Sin embargo, como todas las substancias poco solubles, los fosfatos se van solubilizando gradualmente reincorporándose así al ciclo biogeoquímico. Esta desorción de los fosfatos en el suelo es facilitada y acelerada por procesos biológicos (López-Hernández y Flores-Aguilar, 1979). Tanto la presencia de micorrizas como la existencia en la rizosfera de microorganismos que secretan substancias quelantes que complejan el Fe y el Al, como la acción de exudados radicales que favorecen la solubilización, intervienen conjuntamente para volver más rápidamente accesible para las plantas y microorganismos el fósforo temporalmente inmovilizado en el suelo. De esta manera, una combinación de fenómenos fisicoquímicos y de procesos biológicos y microbiológicos se conjuga para mantener un elemento tan crítico como el fósforo dentro del ecosistema, minimizando sus exportaciones.

La mayor proporción de los nutrientes absorbidos por las plantas se acumula en los órganos estacionales: hojas, flores y frutos, al menos durante los periodos de metabolismo más activo de estas estructuras. Ya hemos visto cómo una parte importante de este capital de nutrientes foliares es reciclado internamente antes de la caída del follaje. Otra parte es transferida al suelo por pluviolavado, proceso significativo especialmente en el caso del K, mientras que el Ca y el Mg quedan fijados en las hojas senescentes, pasando entonces al mantillo cuando éstas mueren y caen. Estos elementos incorporados al mantillo o al suelo por pluviolavado o posteriormente durante la mineralización microbiana de la necromasa, son justamente los cationes retenidos en mayor cantidad en el complejo coloidal organomineral, lo que facilita su reciclado más o menos rápido entre suelo y biota. El ión Na en cambio, poco utilizado por la mayoría de las especies de plantas superiores, es

también retenido con menos fuerza, constituyendo así uno de los principales cationes en las aguas de drenaje y el más importante en el colector final de los cationes en la biosfera: el océano.

10.3 ADAPTACIONES AL OLIGOTROFISMO

Los mecanismos analizados en los párrafos precedentes tienden a hacer más eficaz el uso de recursos minerales escasos a través de su reciclado, reduciendo las pérdidas del ecosistema. Otras especies características de ecosistemas pobres en nutrientes han desarrollado como estrategia adaptativa el mantenerse en estos hábitats gracias a su adaptación a la escasez de elementos nutritivos. Ya no se trata de reutilizar los nutrientes a través de mecanismos de ahorro, sino de vivir con poco. Por supuesto que esta respuesta trae aparejada una serie de consecuencias que si bien favorecen a estas especies en medios oligotróficos, les impiden ser competitivas en ambientes donde no existen limitaciones nutricionales.

Una primera generalización que puede hacerse es que las especies adaptadas a sobrevivir en suelos pobres utilizan menos nutrientes que aquellas que crecen normalmente en suelos más ricos, de modo que hay una correspondencia entre la composición en elementos nutritivos de las plantas y de los suelos. Así, por ejemplo, la selva tropical centroamazónica es una de las formaciones de selva que crece sobre suelos más pobres de todo el trópico americano y sus árboles también son los que acumulan menos Ca y K tanto en las hojas como en los órganos permanentes (Furch y Klinge, 1978). En cambio, las especies de árboles de la selva tropical de Ghana, en África ecuatorial, que crecen sobre suelos sin problemas nutritivos graves, presentan concentraciones de nutrientes en sus órganos, equivalentes o aún mayores que las típicas para árboles de bosques templados (Greenland y Kowal, 1960). Es decir, la pobreza o riqueza en elementos minerales de las especies de estos ecosistemas no está relacionada con su condición de tropical o templado, sino más bien con el carácter y naturaleza de los suelos sobre los que prosperan.

Otros ejemplos más específicos de adaptaciones al oligotrofismo los encontramos en los árboles de las sabanas tropicales y de los bosques siempreverdes secos. Recordemos que cuando las sabanas tropicales tienen árboles, éstos son de poca altura, tienen formas de crecimiento más o menos tortuosas o achaparradas y forman un dosel muy abierto por encima de la cubierta herbácea más o menos continua (fig. 1.1).

La estrategia de utilizar escasos recursos produce en estos árboles, como consecuencia obvia, una limitación de su biomasa, pero como esta restricción afecta a todas las especies leñosas por igual, la respuesta puede ser competitiva para cada población. Esta forma de crecimiento ya está condicionada genéticamente y puede interpretarse como una respuesta evolutiva de los árboles al medio marcadamente oligotrófico que caracteriza a los ecosistemas de sabanas tropicales.

Por otra parte, la escasez de nitrógeno y de fósforo produce una disminución en las estructuras ricas en estos elementos y por el contrario un desarrollo exagerado de tejidos y estructuras celulares formadas esencialmente por celulosas y ligninas, compuestos orgánicos con poco o nada de nitrógeno y fósforo. El resultado al nivel morfológico es una hipertrofia de estructuras lignificadas que imprimen a las especies, particularmente a las hojas, una apariencia notablemente escleromorfa, es decir dura, coriácea, de aspecto rústico o basto. Este síndrome se ha llamado "escleromorfismo oligotrófico" para destacar el hecho de que parece ser más una respuesta a la falta de nutrientes que una defensa adaptativa frente a la escasez de agua. Pero en cualquier caso existen convergencias evidentes entre las estructuras de plantas xerófilas y esclerófilas (cap. 6). Resulta claro que las adaptaciones escleromorfas también tienden a disminuir las pérdidas transpiratorias y además las gruesas paredes celulares confieren a estas hojas una gran resistencia a los posibles daños por desecación. Sin embargo, en las especies escleromorfas de las sabanas no se han desarrollado aquellas adaptaciones que sólo son útiles para mantener un mejor balance hídrico, como por ejemplo la disminución en el tamaño de las hojas tan característica de las plantas xerófilas.

En el caso de los bosques siempreverdes que prosperan sobre suelos oligotróficos aparece la estrategia de adaptarse a la escasez de recursos minerales a través de una mínima inversión en estructuras temporales. Si la hoja cuesta mucho hacerla, resultará ventajoso lograr que las hojas duren el mayor tiempo posible, para que no haya que renovarlas continuamente, ni siquiera anualmente. Las hojas pueden muy bien funcionar dos o tres o más años, si se logra hacer que superen descompensaciones hídricas y que reduzcan al máximo las pérdidas por depredación. Estas hojas tienen que ser también necesariamente más o menos escleromorfas, única forma de evitar las pérdidas por desecación. Además, deberán tener defensas químicas contra depredadores. Esto, por supuesto, tiene su costo: energético para las estructuras y los compuestos químicos, y también en cuanto al balance de carbono, pues esta hoja siempreverde adaptada para reducir posibles pérdidas de agua,

funcionará en el proceso asimilatorio en forma mucho menos eficiente que una hoja normal. El precio a pagar entonces para poder tener una estructura barata en nutrientes que funcione continuamente durante mucho tiempo es que sus tasas de asimilación sean menores que las normales para hojas sin estas adaptaciones (Mooney, 1972).

Es interesante analizar el éxito bajo diferentes condiciones ambientales de dos estrategias opuestas: la de las leñosas deciduas de hojas mesomorfas frente a la de las siempreverdes esclerófilas. Ya vimos en el capítulo 6 al considerar las adaptaciones a la sequía periódica, cómo en un gradiente de sequía creciente las formas vegetales dominantes en la vegetación natural pasaban de leñosas deciduas a perennifolias esclerófilas. En el mismo sentido opera un gradiente de empobrecimiento en nutrientes. En los suelos más ricos dominan árboles de hojas estacionales, de crecimiento rápido, que acumulan muchos nutrientes en poco tiempo, mientras que en suelos más pobres resultan más competitivas las plantas cuyo follaje es longevo, con menos elementos minerales, de crecimiento más lento y repartido en el año y por consiguiente con exigencias nutritivas menores y más diversificadas en el tiempo. En regiones tropicales, donde los suelos pobres son la norma general, la mayor parte de las formaciones vegetales son siempreverdes. El bosque deciduo tropical, que sería la excepción, está frecuentemente limitado no sólo a áreas de precipitaciones muy estacionales y un largo período seco, sino también a los suelos menos pobres. En síntesis, podemos decir que las especies escleromorfas siempreverdes invierten poco, protegen su inversión frente a condiciones adversas y ganan carbono más lentamente.

10.4 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

- Jordan, C.F. y Kline, J.R., Mineral cycling, some basic concepts and their application in a tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 33-50 (1972).
Análisis de algunos mecanismos de reciclado de nutrientes en ecosistemas terrestres a la luz de los resultados obtenidos por los autores en una selva tropical en Puerto Rico.

- Pomeroy, L.R., The strategy of mineral cycling. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 171-190 (1970).
- Pomeroy, L.R., The strategy of mineral cycling. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 171-190 (1970).
Artículo de revisión bibliográfica y análisis crítico sobre comportamientos de animales y plantas frente a las deficiencias en elementos minerales en algunos ecosistemas acuáticos y terrestres.

Otras referencias citadas en el texto

- Furch, K. y Klinge, H., Towards a regional characterization of the biogeochemistry of alkali-and alkali-earth metals in northern South America. *Acta. Venez.*, 29: 434-44 (1978).
- Greenland, D.J. y Kowal, J.M.R., Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. *Plant and Soil*, 2: 154-74 (1960).
- Jordan, C.F. y Stark, N., Retención de nutrientes en la estera de raíces de un bosque pluvial amazónico. *Acta Cient. Venez.*, 29: 263-267 (1978).
- López Hernández, D. y Flores Aguilar, D., La desorción de fosfatos en suelos. Implicaciones fisiocológicas en el proceso. *Acta Cient. Venez.*, 30: 23-35 (1979).
- Medina, E., Mendoza, A. y Montes, R., Balance nutricional y producción de materia orgánica en las sabanas de *Trachypogon* de Calabozo, Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 134: 101-120 (1977).
- Monasterio, M., El páramo desértico en el Altandino de Venezuela. En M.L. Salgado-Labouriau (Ed.), *El Medio Ambiente Páramo*. Centro de Estudios Avanzados, Caracas, 1979.
- Montes, R. y Medina, E., Seasonal changes in nutrient content of leaves of savanna trees with different ecological behaviour. *Geo-Eco-Trop*, 1: 295-307 (1977).
- Mooney, H.A., The carbon balance of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 315-46 (1972).
- Singer, R., y Morello, J.H., Ectotrophic forest tree mycorrhizae and forest communities. *Ecology*, 41: 549-51 (1960).
- Stark, N., The nutrient content of plants and soils from Brazil and Surinam. *Biotrópica*, 2: 61-67 (1970).
- Went, F.W. y Stark, N., The biological and mechanical role of soil fungi. *Proc. National Acad. Sciences*, 60: 497-504 (1968).

Parte tercera

Desde las interrelaciones de los ecosistemas hasta el concepto de ecosfera

Después de haber considerado en las dos primeras partes de esta obra los procesos fundamentales que constituyen el metabolismo de los ecosistemas, vamos a esbozar sucintamente en esta tercera y última parte del libro un análisis de las propiedades y del comportamiento de los ecosistemas como sistemas integrados. Ya no analizaremos qué pasa dentro de los mismos ni qué intercambios se producen con el medio, sino que, partiendo del ecosistema como un nivel de integración que aglutina diferentes poblaciones, enfocaremos la problemática que tiene como centro las nuevas propiedades emergentes a este nivel y las transformaciones de las mismas a lo largo del tiempo. Comenzaremos justamente en el capítulo 11 por los aspectos dinámicos, considerando sucesivamente los diferentes procesos de cambio que tienen lugar en variados intervalos de tiempo, a veces como fenómenos rítmicos o regulares, otras veces como procesos tendenciales que van transformando los ecosistemas que se suceden en cada biótomo.

En el capítulo 12 ya tendremos suficientes elementos de juicio como para enfrentar de forma crítica una discusión sobre ciertas propiedades globales: diversidad, homogeneidad, estabilidad, etc., así como sus interrelaciones y sus cambios durante los procesos analizados en el capítulo precedente.

Finalmente, el último capítulo se abre hacia una nueva perspectiva dentro del campo de la ecología. Los diferentes ecosistemas que cubren en mayor o menor extensión la superficie del planeta, no solamente conforman un mosaico abigarrado de interacciones físicas y biológicas, sino que su conjunto puede ser considerado como una unidad ecológica de nivel superior: la ecosfera. En esta nueva dimensión global deben colocarse algunos de los procesos ecológicos de mayor trascendencia y más directa relevancia para nuestra especie. Y así cerraremos el libro con un toque de atención que nos recuerde una verdad simple y profunda: que la ecosfera es la casa común del género humano, de modo que nuestra propia supervivencia como especie biológica y nuestra propia evolución cultural hacia metas infinitas está indisolublemente ligada al cuidado amoroso de esta casa, de este *oikos* que nos sustenta a nosotros y a toda la biosfera.

11

Dinámica de los ecosistemas

11.1 LOS CAMBIOS DE LOS ECOSISTEMAS A LO LARGO DEL TIEMPO

Como hemos visto durante todo este libro, el ecosistema es una unidad ecológica definida fundamentalmente en base a su dinámica, es decir es un sistema abierto en el cual, de acuerdo con un conjunto de condiciones de contorno relacionadas con la atmósfera, el substrato y los demás sistemas que lo rodean, se produce un continuo intercambio de energía y de materiales, con una circulación ininterrumpida a través de los distintos compartimientos funcionales que lo componen: vegetación, fauna, suelo, agua, etc.

Al conjunto de estos procesos dinámicos de intercambio o de flujo dentro del ecosistema, producto a su vez de los aportes hacia los mismos y de las exportaciones desde ellos hacia el medio circundante, lo podemos denominar, por analogía con el funcionamiento de un organismo vivo, "el metabolismo del ecosistema". Justamente en las dos primeras partes de esta obra nos hemos dedicado a analizar, y en la medida de lo posible a cuantificar, estos procesos metabólicos.

En el presente capítulo queremos estudiar otros tipos de cambios que involucran al conjunto del ecosistema y que se refieren particularmente a las variaciones que experimenta a lo largo del tiempo. Según sea el intervalo de tiempo que tenemos como unidad, desde días hasta milenios, tendremos diferentes procesos ecológicos de transformación que suponen modificaciones más o menos substanciales en los diferentes parámetros que sirven para caracterizar e identificar al ecosistema. Algunos de estos cambios son graduales y continuos, desembocando

a menudo en modificaciones acumulativas que conducen a los ecosistemas en una cierta dirección; mientras que otros cambios parecen ser cíclicos, repitiéndose las etapas al cabo de un cierto periodo de tiempo. Otros procesos pueden ser relativamente repentinos, casi catastróficos, y conducen generalmente a la transformación total del sistema original, o dicho de otra manera, a su reemplazo por otros sistemas con diferentes propiedades y características. Muchas veces resulta un problema casi semántico el hablar de desarrollo de un ecosistema a lo largo del tiempo, o por el contrario de una serie de reemplazos o desplazamientos de unos sistemas por otros. Todo es cuestión de definición, ya sea que consideremos a un ecosistema como el conjunto de las fases de desarrollo que se suceden en un cierto hábitat o en un determinado biótomo, o bien llamemos ecosistema a cada uno de los estados transitorios de equilibrio con las fuerzas externas, las que los irán tanto favoreciendo como desmembrando hasta hacerles perder sus características originales, es decir, hasta transformarlos en sistemas ecológicos completamente distintos. Pueden diferenciarse asimismo cambios que no conllevan modificaciones en la composición o en las proporciones relativas de las especies sino solamente en la actividad o grado de desarrollo de las mismas, de otros cambios que traducen variaciones en composición, producto de la retracción, incremento o desaparición de algunas poblaciones y de su reemplazo por otras especies.

Para facilitar la comprensión de la dinámica subyacente en procesos muy diversos, agruparemos los cambios temporales en tres grandes grupos de acuerdo a los correspondientes intervalos de tiempo en que estos cambios se manifiestan. En un primer grupo reuniremos los procesos de tipo rítmico o cíclico que se suceden más o menos continuamente en contaminación con pulsaciones también rítmicas del ambiente. Como los dos ritmos biológicos claves están condicionados por la rotación de la Tierra y por su órbita alrededor del Sol, trataremos especialmente dentro de este grupo a los ritmos circadiarios y circanuales, así denominados por ser procesos sincronizados fundamentalmente con estos fenómenos cíclicos de significación planetaria y que tienen en consecuencia como unidades temporales respectivas al día y al año.

En un segundo grupo reuniremos los cambios producidos por fuerzas internas o externas que tienden a conducir a los ecosistemas hacia estados de equilibrio dinámico (*steady state*) con el ambiente. Podemos denominarlos procesos de desarrollo, si consideramos a las etapas sucesivas como fases inestables y transitorias que conducen a un cierto

estado final, maduro y estable del ecosistema; o bien llamarlos procesos de sucesión, si analizamos la serie de transformaciones como sistemas sucesivos que se van desplazando mutuamente según cierta dinámica propia. En cualquier caso nos estamos refiriendo a procesos ecológicos que ocurren en periodos de decenas o de centenares de años, según sean las circunstancias del ambiente y la energía externa que provoca estas transformaciones.

En tercer lugar nos desplazaremos hacia fenómenos que necesitan miles o cientos de miles de años para manifestarse al nivel del ecosistema. Entre éstos incluiremos tanto a los que derivan de cambios climáticos como a los que resultan de las modificaciones graduales del paisaje y del suelo, y también a los lentos cambios evolutivos que al acumularse conducen a la transformación de las especies de animales y de plantas. En todos estos casos, por los largos periodos de tiempo involucrados, debe recurrirse a metodologías específicas para detectar y demostrar los cambios ocurridos, por lo cual estos aspectos entran frecuentemente en el campo de la "paleoecología" es decir, la reconstrucción del pasado ecológico como instrumento de interpretación y de predicción de cambios a largo plazo.

Trataremos consecutivamente de cada uno de estos tres grandes grupos de cambios que se producen a lo largo del eje tiempo, comenzando por los que serían de menor periodo, si visualizamos estos procesos como una función oscilatoria, para finalizar con aquellos de menor frecuencia o mayor periodo.

11.2 CICLOS DIARIOS Y ANUALES

Como el funcionamiento de la mayor parte de las especies vivientes se ajusta a ciclos de un periodo de 24 horas o muy próximo a él (ritmos circadiarios), este comportamiento se refleja en la ritmicidad diaria de todos los ecosistemas. En las diferentes especies animales y vegetales los ritmos pueden ser en primer lugar "exógenos", es decir, determinados directamente por un factor externo. Estas oscilaciones, por consiguiente, desaparecen o varían cuando deja de actuar o se modifica este factor, es decir, se trata simplemente de un patrón de comportamiento repetitivo surgido como respuesta directa a un estímulo externo. En segundo lugar los ritmos pueden ser "endógenos", es decir, determinados genéticamente y fijados en el código hereditario como una respuesta adaptativa a ciertas condiciones ambientales, por consiguiente

te éstas persisten aún al dejar de actuar el estímulo cíclico externo al que presuntamente están acoplados.

En las plantas los procesos de transpiración, respiración, asimilación, crecimiento, etc., muestran una clara ritmicidad diaria acoplada a las pulsaciones de factores ambientales como la intensidad luminosa, la temperatura y humedad del aire, etc. Del mismo modo, la actividad de los animales sigue ritmos diarios, particularmente evidentes por ejemplo en los hábitos alimentarios, con una separación temporal neta entre una fauna diurna y otra nocturna.

En condiciones tropicales los ritmos diarios adquieren especial significado ecológico, ya que por la constancia relativa en las condiciones ambientales a lo largo del año, las mayores diferencias en patrones de actividad se producen entre los días y las noches. La figura 11.1 muestra como ejemplo el patrón de transpiración de las hojas de un árbol tropical durante la estación lluviosa, en un ciclo de 24 horas. Puede

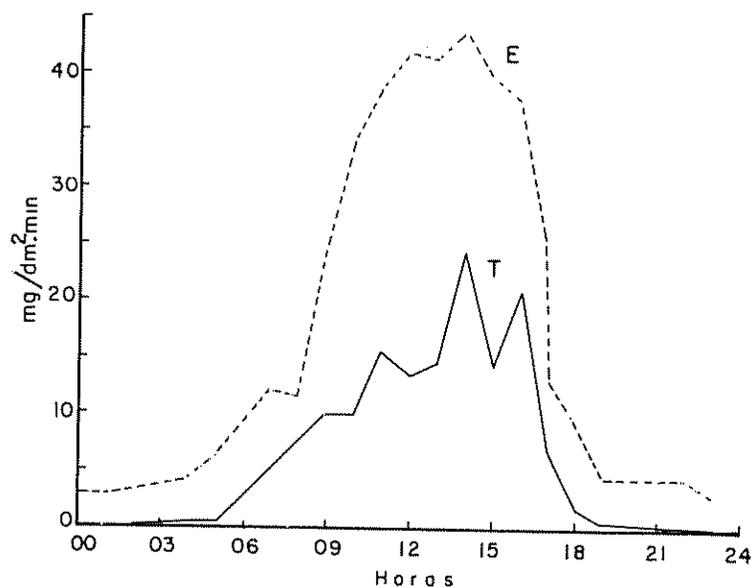


Figura 11.1. Un ciclo diario de la evaporación (medida en el evaporímetro de Piche) y de la transpiración de un árbol tropical, *Schizolobium parahyba*, en Caeté, Minas Gerais, Brasil, durante un día de la estación lluviosa. Según Labouriau y colab., 1961.

observarse cómo la transpiración sigue muy de cerca las variaciones de la evaporación, con valores ínfimos durante la noche y un aumento sostenido hasta las primeras horas de la tarde cuando la temperatura del aire alcanza su máximo diario. Luego desciende más o menos abruptamente coincidiendo con la puesta del sol, hasta alcanzar los valores mínimos nocturnos. También la respiración foliar presenta un patrón cíclico semejante. En la figura 11.2 podemos observar cómo las hojas de un árbol característico de las sabanas tropicales, durante la época lluviosa, tienen una respiración diurna que llega a duplicar a la nocturna, aunque con un descenso en las primeras horas de la tarde atribuible a una disminución en la cantidad de sustrato disponible para la respiración por una correspondiente disminución en la fotosíntesis ocasionada por el cierre estomático durante las horas de mayor pérdida potencial de agua (Medina y colab., 1969).

La sincronización de los ritmos ecofisiológicos de las distintas especies se pone de manifiesto al nivel del conjunto del ecosistema. Vimos un ejemplo en el capítulo 7 (fig. 7.3), donde la respiración nocturna

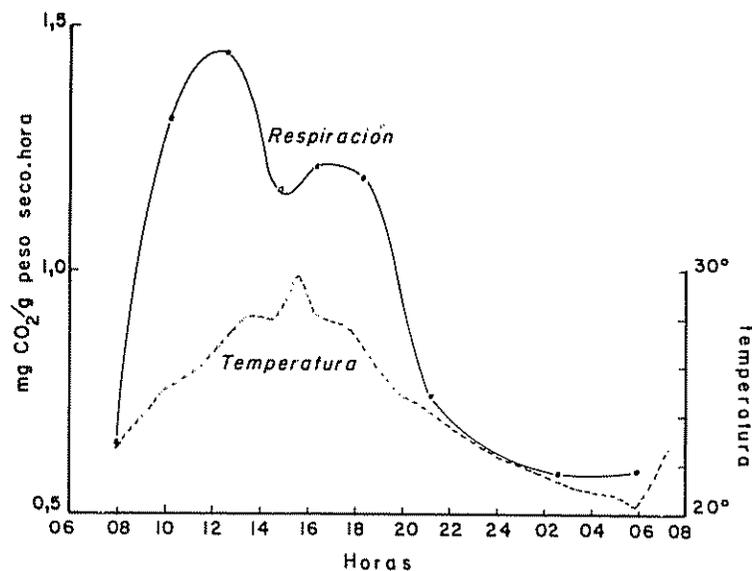


Figura 11.2. Ciclo diario de la respiración en un árbol típico de la sabana tropical: *Curatella americana*, durante un día de la estación lluviosa, en Calabozo, Venezuela. Según Medina y colab., 1969.

de un bosque produce una notable acumulación de CO_2 en la atmósfera por debajo del dosel forestal, mientras que durante el día el efecto se invierte, pues el CO_2 fijado en la asimilación fotosintética supera al desprendido en la respiración total del bosque.

Al igual que los procesos vegetativos, también la reproducción sigue ritmos anuales, generalmente de tipo endógeno, pero sincronizados con señales externas de tipo cíclico, tales como la duración diaria del período de luz (fotoperiodicidad) o las oscilaciones térmicas diarias (termoperiodicidad).

Los ritmos anuales llegan a ser espectaculares en muchos ecosistemas de las latitudes extratropicales, como el bosque decíduo, la pradera o la tundra. Únicamente los ecosistemas tropicales sometidos a una fuerte estacionalidad hídrica presentan cambios anuales de amplitud comparable. La figura 11.3 nos muestra como ejemplo la variación en el número total de especies en floración en un bosque decíduo de la zona templada (Taylor, 1974). Curvas similares se obtendrían para

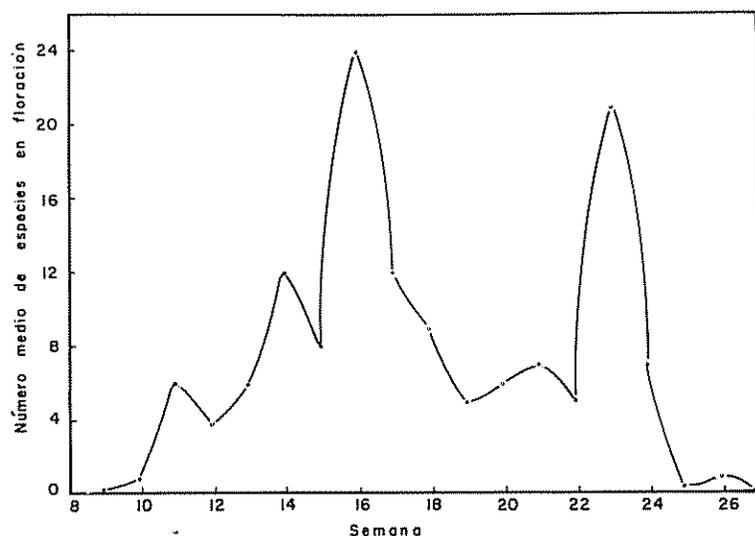


Figura 11.3. Ritmo anual de la floración en un ecosistema de bosque decíduo templado en Tennessee, EE.UU. Se estudió la fenología de 133 especies. Como puede observarse, sólo hay especies en flor durante la primavera y el verano (semanas 9 a 26), mientras que en el resto del año no hay floración. Según Taylor, 1974.

otras funciones metabólicas: asimilación, respiración, crecimiento, etc. El bosque decíduo tropical también presenta una fuerte estacionalidad, producto ahora de la alternancia no del invierno y el verano sino de una estación seca y otra lluviosa bajo condiciones de temperaturas constantemente altas. En la figura 4.2 ya habíamos presentado el ritmo de la caída del follaje en este tipo de ecosistema.

Las especies de las zonas tropicales bajas, particularmente las plantas, tienen menores restricciones que las especies templadas en cuanto a los posibles períodos favorables para cumplir con sus procesos reproductivos. Aun en climas con fuerte estacionalidad hídrica, como no existe un *stress* criotérmico, la floración puede acomodarse en cualquier estación del año, habiendo desarrollado así diferentes sistemas para la utilización más o menos continua del nicho reproductivo (Monasterio y Sarmiento, 1976). En la mayor parte de los ecosistemas tropicales, desde las selvas de climas constantes hasta los semidesiertos, pasando por sabanas, bosques decíduos y formaciones de monta-

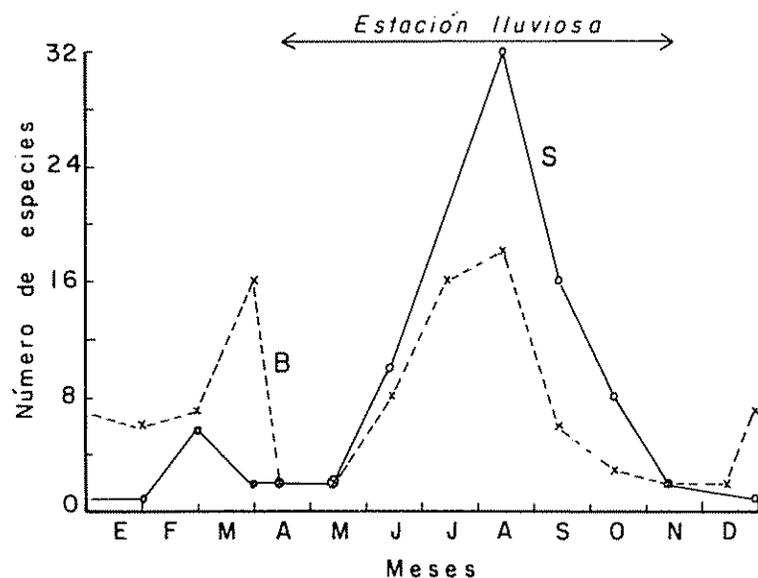


Figura 11.4. Ritmo anual de la floración en dos ecosistemas tropicales: un bosque decíduo (B) y una sabana estacional (S), en Calabozo, Venezuela. Según Monasterio y Sarmiento, 1976.

na, casi todo el año se encuentran especies en actividad reproductiva, aunque en los ecosistemas más estacionales hay épocas de concentración de estas actividades. La figura 11.4 muestra la variación a lo largo del año del número de especies en flor en dos ecosistemas tropicales estacionales: una sabana y un bosque deciduo, situados ambos en ecotopos adyacentes, en los llanos de Venezuela. Vemos que mientras la sabana presenta un máximo de especies en flor en plena estación de lluvias, las especies del bosque se reparten en proporciones más o menos equivalentes entre las que florecen durante la estación húmeda y las que lo hacen en la estación seca.

Aparte de estas oscilaciones regulares que muestran los procesos biológicos en las plantas y animales y que en conjunto son responsables de los ritmos anuales de los ecosistemas, se producen asimismo, tanto a nivel poblacional como ecosistémico, ciertas fluctuaciones interanuales de periodo irregular. Estas variaciones aperiódicas pueden interpretarse como respuestas a un medio cambiante, pero también como producto de pequeños desajustes inevitables en un sistema en equilibrio dinámico, dado que la regulación frente a variaciones más o menos impredecibles del ambiente no puede nunca ser perfecta. Un ejemplo lo tenemos en la exportación de nutrientes en las aguas de drenaje de un ecosistema forestal. Las series temporales de 11 años consecutivos presentadas por Likens y colab. (1977) nos muestran oscilaciones más o menos irregulares alrededor de los valores medios (fig. 11.5). En forma similar, los datos sobre producción primaria neta de un mismo ecosistema en años sucesivos mostrarán oscilaciones. Sin embargo aún existe muy poca información cuantitativa adecuada como para poder establecer si estas fluctuaciones se correlacionan con parámetros ambientales también fluctuantes, como la precipitación anual o las temperaturas, o son el producto de la competencia interespecífica y del desplazamiento más o menos aperiódico de unas poblaciones por otras.

11.3 SUCESIONES O DESARROLLO

1. *Distintos tipos de cambios sucesionales*

Consideraremos ahora un segundo nivel de cambios en los ecosistemas, a saber, las transformaciones de tipo tendencial o direccional que ocurren a intervalos de tiempo mayores, desde algunos años hasta varios siglos. La primera disyuntiva que se nos plantea es la de diferenciar entre los cambios inducidos por modificaciones relativamente graduales

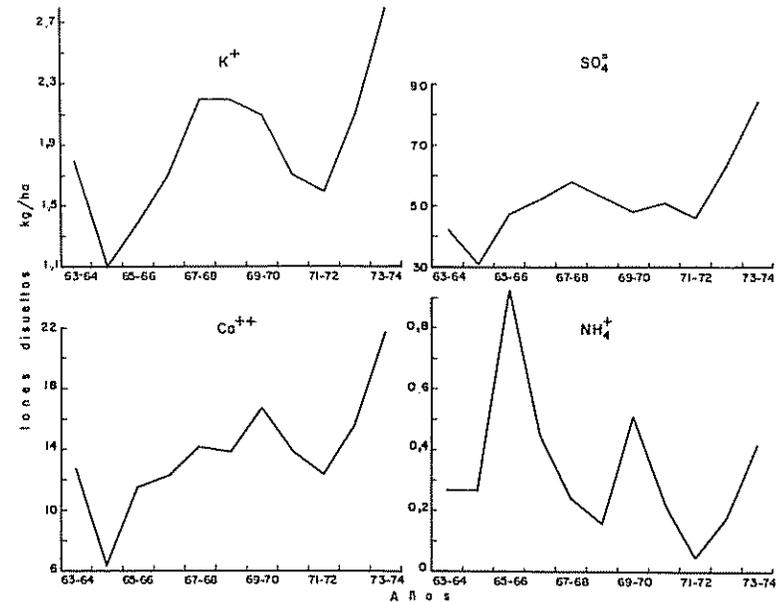


Figura 11.5. Concentración media de algunos iones en las aguas de drenaje de un ecosistema de bosque deciduo templado en Hubbard Brook, New Hampshire, EE.UU., durante un periodo de 11 años consecutivos. Según Likens y colab., 1977.

del medio exterior a las que los ecosistemas responden con ajustes que establecen nuevas condiciones de equilibrio transitorio entre las poblaciones y las fuerzas externas, y por otra parte los cambios autogenerados por una dinámica propia del sistema, en los que cada etapa transitoria va induciendo nuevas condiciones que al cabo de cierto tiempo producen a su vez modificaciones en la composición y la estructura del ecosistema. Este último proceso, llamado de "sucesión autogénica", se contrapone a las "sucesiones alogénicas" desencadenadas por agentes exteriores al propio sistema.

En segundo lugar conviene separar todos estos procesos más bien lentos, que en principio permiten el ajuste de las poblaciones a las nuevas condiciones que se van creando, de otros fenómenos repentinos que aniquilan una buena parte o incluso al conjunto total de las poblaciones existentes, al mismo tiempo que modifican drásticamente el há-

bitat, poniendo en marcha así cambios totalmente diferentes a los dos tipos anteriores, a los que conducirán a una recolonización más o menos gradual del ecotopo original. En este caso nos referimos a "sucesiones secundarias", que difieren en muchas de sus características de las "sucesiones primarias" autogénicas o alogénicas a las que nos referimos en el párrafo anterior. En las sucesiones secundarias, el proceso de cambio original es interrumpido o modificado por completo, ya sea por agentes naturales —plagas, inundaciones, deslizamientos de tierra, incendios, vulcanismo, etc.— o por la acción directa o indirecta del hombre: deforestación, agricultura, sobrepastoreo, contaminación, u otras.

Durante el desarrollo histórico de la ciencia ecológica, el conjunto de fenómenos que conforman estos cambios fue considerado dentro de una teoría global coherente que los explicaba y que conformó uno de los desarrollos conceptuales más importantes de la ecología. Como fue Frederick Clements quien más contribuyó a este desarrollo teórico, "la teoría de la sucesión" se conoce también con el nombre de "teoría clementsiana". Nosotros proseguiremos nuestro estudio analizando sucintamente los postulados básicos de esta teoría, discutiendo luego algunos ejemplos, para añadir finalmente sus debilidades y considerar los avances más recientes en las teorías sucesionales que intentan superar algunas de las dificultades de la teoría clásica.

2. La teoría clementsiana de la sucesión

Las líneas fundamentales de la teoría sucesional fueron expuestas por Clements (1916) y ampliamente difundidas en el texto ya clásico de *Plant Ecology*, de Weaver y Clements (1929). Comenzaremos exponiendo de manera muy sintética la teoría clementsiana para el caso de una sucesión primaria autogénica y luego complementaremos este esquema con los casos particulares de sucesiones secundarias y alogénicas.

A partir de cualquier área desprovista de vida —ya sea un material recién depositado por el agua o por el viento, o un relieve descubierto por la retirada de un glaciar, o una colada reciente de rocas volcánicas— bajo la acción de la atmósfera y de las precipitaciones comenzarán a producirse modificaciones en el sustrato orientadas a alcanzar un nuevo estado de equilibrio con las fuerzas externas interactuantes. Se desencadena así una serie de cambios físicos y químicos que ya habíamos analizado en el capítulo 9 con el nombre de "meteo-

rización". Como resultado de estos procesos de transformación de los minerales y las rocas se liberan nutrientes en formas solubles y se va creando un sustrato más favorable para la vida. Los niveles de meteorización dependerán tanto de las características mecánicas y de la composición de los materiales originales como de las cantidades de agua que circule y de energía radiante que se reciba. Casi inmediatamente cualquier sustrato nuevo que aparece en la interfase litosfera-atmósfera presenta condiciones adecuadas para algunas formas de vida como bacterias, hongos, algas y pequeños animales. En un cierto momento de la meteorización el *status* nutritivo de las soluciones que circulan, la capacidad de retención de agua, las oscilaciones térmicas, las intensidades luminosas, etc., alcanzarán umbrales que permitirán la instalación y el mantenimiento de organismos más complejos, primero quizás líquenes y musgos, o directamente plantas superiores y una fauna más evolucionada. Veremos más adelante algunas de las características que confieren a ciertas especies su capacidad de colonizar estos hábitats.

Las plantas superiores, al ir creciendo en número y en diversidad, inducen al cabo de cierto número de generaciones importantes cambios en el sustrato que ellas originalmente colonizaron. Con sus aportes de materia orgánica, la penetración creciente de las raíces, la retención de elementos minerales, el mejoramiento de la estructura, etc., van acelerando la formación del suelo, creando simultáneamente en las capas más bajas de la atmósfera en contacto con la vegetación y dentro mismo del suelo, condiciones microclimáticas distintas a las anteriores. En efecto, el desarrollo creciente de la cubierta vegetal filtra la luz que llega a la superficie del suelo, éste se calienta menos de día pero también se enfría menos en la noche, el régimen hídrico se hace menos extremo. Llegará un momento en que el hábitat ha cambiado tanto por la acción de las poblaciones pioneras, que estas especies ya no pueden automantenerse, sino que han creado condiciones ambientales desfavorables para otras especies más exigentes en recursos, menos tolerantes a tensiones ambientales, quizás adaptadas a competir entre sí. Esta dialéctica constituye la esencia de la sucesión autogénica: una etapa sucesional, en este caso la etapa de especies pioneras, crea las condiciones de su propia substitución. El *feedback* que introduce cada etapa sucesional es negativo, tiende a favorecer poblaciones de características más exigentes.

El mismo proceso se repetirá con la nueva cohorte de especies que reemplaza a las pioneras. Irán desarrollando la biomasa, la necromasa y la mineralomasa del sistema, profundizando y enriqueciendo los ho-

rizontes orgánicos, favoreciendo la infiltración y circulación del agua, acelerando los procesos pedogenéticos. Al mismo tiempo se incrementa el efecto tampón de la vegetación entre el clima local y el substrato. Otras especies más exigentes, que demanden más recursos, que sean más competitivas en una comunidad diversificada, irán desplazando paulatinamente a las primeras colonizadoras y en este proceso se va diversificando el ecosistema tanto en especies como en formas de vida vegetales y animales.

Si las condiciones ambientales bajo las que ocurre el proceso sucesional no son demasiado extremas, irán estableciéndose especies leñosas con ciclos de vida más largos. Así los sucesivos ecosistemas van creciendo en altura, en complejidad, en número de nichos disponibles. Se establecen interacciones más sutiles entre animales, plantas y microorganismos. El proceso sucesional continuará, pasando por cierto número de fases o estadios en equilibrio inestable, las cuales al mismo tiempo que modifican el hábitat se someten a tensiones a sí mismas. La complejidad de las fases sucesionales, así como la velocidad de desplazamiento de unas por otras, dependerán cada vez más de las condiciones externas, sobre todo climáticas, mientras que cada vez perderán más importancia las características del substrato original en la determinación de la dirección del cambio sucesional.

Si este proceso relativamente largo no es interrumpido por factores perturbadores externos, la teoría clementsiana postula que los cambios sucesionales conduzcan, tras recorrer una serie de etapas, a una comunidad compleja y estructurada cuyos componentes están en equilibrio estable tanto con las condiciones externas como con las que ellas mismas indujeron en el medio. Esta etapa final de equilibrio permanente marca la culminación del proceso sucesional y por ello se le llama "comunidad clímax". Como son los factores climáticos los que van tomando preponderancia a medida que progresa la sucesión, reduciendo el papel de los factores topográficos, geológicos o edáficos que eran en cambio mucho más importantes en las etapas pioneras, parece lógico postular que cada tipo de clima regional determine una etapa final en equilibrio con el mismo, por lo que a la clímax se la considera como "clímax climática", estableciendo una correspondencia estrecha entre climas zonales y ecosistemas clímax en equilibrio estable.

Si en algún momento del proceso sucesional en un determinado biotopo, algún factor excepcional destruye parte de las poblaciones o altera las condiciones ecológicas que éstas han contribuido a crear, el proceso se revierte bruscamente, se produce una retrogresión hacia etapas más primitivas (fig. 11.6). A partir de éstas recomenzarán pro-

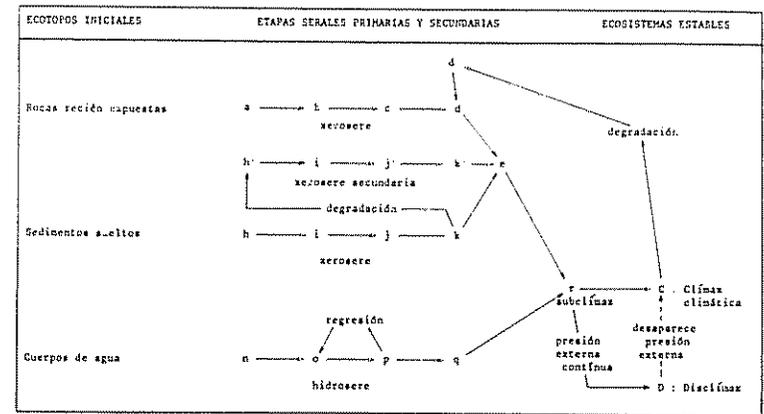


Figura 11.6. Esquematación de la marcha de algunas sucesiones a partir de diferentes ecotopos iniciales hacia la misma clímax climática, según la teoría clementsiana. Se han representado dos xeroceres primarias y una hidrosere. Las letras minúsculas indican ecosistemas serales y las mayúsculas ecosistemas estables. Obsérvese cómo las sucesiones convergen en las etapas serales más próximas a la clímax. En el caso que el proceso sucesional primario resulte alterado, puede retrocederse hacia etapas anteriores (p → o), originarse una nueva etapa seral secundaria (C → d'), o desarrollarse una sucesión secundaria más larga (k → h' → e). Una presión externa permanente conduce hacia una disclímax (D) que sólo podría evolucionar hacia la correspondiente comunidad clímax en el caso de que esta presión desapareciera.

cesos sucesionales, pero ahora de sucesión secundaria, pues la evolución no se produce desde una superficie desprovista de vegetación y de su influencia, sino tomando como punto de partida una etapa más o menos avanzada, donde generalmente ya existe un suelo evolucionado y algunas poblaciones de plantas, animales y microorganismos. Únicamente si el factor perturbador ha destruido totalmente los componentes bióticos y abióticos del ecosistema, se volverá a producir una sucesión primaria. En cambio, si la modificación sólo ha sido parcial, una deforestación o una quema por ejemplo, la sucesión es secundaria, sus etapas iniciales van a diferir de la sucesión original, aunque tarde o temprano, de acuerdo al punto de partida y a las condiciones generales del ambiente, ésta tomará de nuevo el camino de la sucesión primaria y llegará eventualmente a la misma clímax.

En ciertas circunstancias, fuerzas externas pueden favorecer y acelerar el proceso sucesional. Así, por ejemplo, la deposición lenta de sedimentos en una laguna puede ir modificando el sustrato y las condiciones de inundación y profundidad del agua, en el mismo sentido que actúa la vegetación durante la sucesión autogénica. De esta forma las dos influencias confluyen y se refuerzan: la dinámica propia de la sucesión y los cambios espontáneos del ambiente, acelerando las etapas del proceso. Tenemos entonces una "sucesión primaria alogénica", impulsada activamente por un fenómeno externo —en este caso la deposición de sedimentos en el fondo de la laguna— que crea condiciones más favorables para especies menos hidrófilas y acelera el reemplazo sucesional.

Clements denominó "etapas serales" a los ecosistemas que se reemplazan durante las sucesiones. Conducen a una etapa "subclímax" que precede inmediatamente a la fase final de equilibrio permanente o clímax. También utilizó el concepto de "disclímax" para cualquier etapa seral estabilizada por la acción humana, es decir, que se encuentra en equilibrio con condiciones antropogénicas que impiden que continúe la sucesión normal (fig. 11.6). Así en una zona donde un cierto tipo de ecosistema forestal fuese la etapa clímax, podría mantenerse indefinidamente una etapa seral herbácea si, por ejemplo, quemadas repetidas impidieran el desarrollo de especies leñosas. El equilibrio perdura mientras se mantenga activo el factor de perturbación que detiene la sucesión.

Según las condiciones del sustrato original se distinguen dos tipos de sucesiones: "hidroseres" y "xeroseres; las primeras parten de un hábitat saturado de agua: una laguna, brazo de río, albufera, etc; las segundas de hábitats muy secos: una colada de lava, roca recién expuesta, un campo de médanos. En ambos casos la sucesión se orienta hacia condiciones intermedias o méxicas, llegando en teoría a la misma clímax en cada región climática.

Como ejemplo de sucesión analizaremos los cambios que se producen en las zonas bajas y anegables de los llanos del Orinoco en Venezuela y Colombia según nuestras observaciones personales (fig. 11.7). Sobre aluviones finos e impermeables se forman cuerpos de agua permanentes. Estas lagunas son rápidamente colonizadas por plantas y animales inferiores, flotantes o de fondo, y más tarde son cubiertas por un manto de plantas superiores flotantes, como especies de *Eichhornia*, *Pistia*, *Azolla*, etc. La acumulación de residuos orgánicos en el fondo, junto con el aporte de nuevos sedimentos por desborde de caños y ríos o por escorrentía superficial, va relleno paulatinamente



Figura 11.7. Algunos ecosistemas hidrófilos en las zonas bajas e inundables del Estado de Apure, en los llanos de Venezuela. Cada ecosistema puede ser considerado como una etapa seral de diferentes hidroseres.

la laguna, hasta que en determinado momento aparecen hábitats donde las aguas poco profundas permiten que se establezcan especies que radican en el fondo y crecen en parte sumergidas y en parte emergentes. Así es frecuente observar cinturones de plantas hidrófilas arraigadas en el fondo, como especies de *Thalia*, *Ludwigia*, *Eleocharis*, etc., luego otro cinturón de especies flotantes y en el centro el espejo de agua libre. La fauna también va cambiando: aparecen caimanes (*Caiman sclerops*), tortugas (*Podocnemis* spp.) y gran variedad de aves acuáticas

(patos, garzones, garzas, etc.). Es decir, en la misma laguna una transección desde el borde hacia el centro atraviesa tres etapas serales sucesivas. El proceso sucesional se acelera al disminuir la profundidad del cuerpo de agua, la mayor producción vegetal aérea y subterránea así como la disminución en las corrientes de agua provocada por la vegetación arraigada en el fondo, favorece la sedimentación y el relleno. El estero se va transformando de permanente en estacional, es decir, una parte cada vez más importante del mismo se seca al fin de la estación de lluvias. En estos hábitats alternantes las plantas hidrófilas estrictas no encuentran condiciones adecuadas y son desplazadas por especies palustres adaptadas tanto a periodos de saturación de agua como a otros más secos. Se hacen dominantes otras especies de ciperáceas: *Scleria*, *Cyperus*, y gramíneas como *Hymenachne*, *Leersia*, etc. Aparece una fauna distinta, con poblaciones de mamíferos como el chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*). El proceso de relleno continúa cada vez más rápido, pues la propia vegetación lo favorece. Van desapareciendo las hidrófitas incluso del centro de la antigua laguna. Al cabo de un tiempo (del orden de cientos de años, según sean las condiciones externas) pueden establecerse especies de árboles o de palmas, o bien mantenerse el sitio como una comunidad exclusivamente herbácea y subarborescente. Eventualmente, si el clima es muy estacional, con una larga estación seca, la sucesión conducirá a una sabana, mientras que si el clima tiene sólo un corto período seco, se establecerá una selva tropical estacional o semidecídua.

Es interesante tener muy claro que nadie ha documentado la serie de cambios sucesionales que acabamos de enumerar. El tiempo implicado es demasiado largo para que pudieran haberse realizado observaciones sistemáticas de las diferentes fases y de sus desplazamientos. Simplemente lo que se ha observado es que coexisten diferentes comunidades bióticas y distintos hábitats, hecho que ha sido interpretado de acuerdo a la teoría de la sucesión como etapas serales que conducen a una cierta clímax. La teoría nos facilita así la interpretación de los hechos observados.

Otra situación más fácilmente documentable se presenta con las sucesiones secundarias de origen antrópico. Así por ejemplo las vertientes húmedas de los Andes de Mérida, entre los 2000 y los 3000 m de altitud, estaban cubiertas hasta hace pocos años por ecosistemas de selva nublada o selva montana (Sarmiento y colab., 1972). Éstas son selvas que alcanzan más de 30 m de altura, con numerosas especies de árboles, una rica flora epifítica y una fauna diversificada, incluyendo buen número de aves, anfibios, reptiles y mamíferos. La figura 11.8

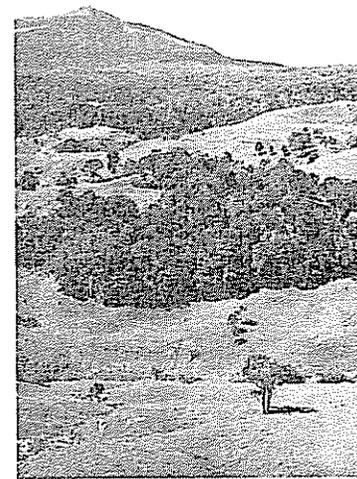
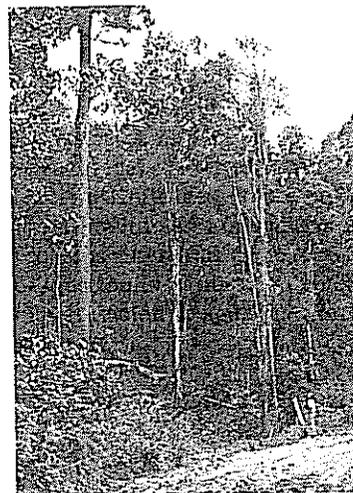


Figura 11.8. Diferentes ecosistemas que integran sucesiones secundarias en el piso vegetal de la selva nublada en los faldeos húmedos de los Andes de Venezuela, entre 2000 y 3000 m de altitud. Se puede apreciar la selva nublada no intervenida (A), que representaría la formación clímax original, así como varias etapas de degradación y de reemplazo, como los pastizales que aparecen en la foto C.

muestra el aspecto de una parcela de selva no alterada. Cuando este ecosistema es alterado por una explotación forestal selectiva que sólo extrae ejemplares adultos de algunas especies arbóreas, la selva se reconstruye. Los claros son rápidamente colonizados por especies pioneras, sobre todo helechos y bambúes (*Chusquea*), que serán luego desplazadas por especies de árboles heliófilos que germinan bajo altas intensidades luminosas y crecen muy rápidamente en altura (*Cecropia*, *Alchornea*, *Brunellia*, etc.). Los antiguos claros creados por la explotación forestal se van transformando en algunos años en una selva secundaria de pocas especies heliófilas. Pero al desarrollarse nuevamente el dosel forestal, estos árboles pioneros crean condiciones desfavorables para su propio mantenimiento, ya que bajo su sombra no crecerán sus plántulas, sino las de especies tolerantes a la sombra que las irán desplazando, reconstituyendo un ecosistema similar al original.

En cambio, la deforestación total de la selva montana en una gran extensión conduce al establecimiento de una comunidad herbácea baja, rica en especies de gramíneas y latifoliadas, que bajo condiciones de pastoreo de vacunos se mantiene como una disclímax (fig. 11.8). En todos estos casos, las relaciones entre las comunidades observadas y la teoría sucesional es más clara y directa que en la sucesión primaria anteriormente analizada, ya que los fenómenos, aunque más complejos de lo que los hemos resumido aquí, son más rápidos y las relaciones causales más evidentes.

3. Críticas y superación de la teoría sucesional clásica

Muchas de las transformaciones que se observan en los ecosistemas en todas las zonas climáticas del planeta se ajustan a los postulados de la teoría sucesional que acabamos de exponer. Sin embargo la realidad, como siempre, parece ser más compleja y multifacética de lo que aparenta la teoría. Veremos ahora algunos hechos que la contradicen y que han conducido a elaborar interpretaciones más flexibles de los cambios sucesionales.

Los ecosistemas se automodifican simultáneamente en sus características bióticas, en las condiciones ecológicas del suelo y en los microclimas que ellos mismos contribuyen a crear. En todo momento existen condiciones que llevan a un equilibrio entre las fuerzas interactivas y los resultados ecológicos a nivel biótico y abiótico. Señalar, como lo hace la teoría clementsiana, que una parte de las fuerzas externas es la más importante o la más decisiva sobre la totalidad del sistema y de

sus estados de equilibrio, puede resultar bastante arbitrario. En particular, es discutible el papel preponderante asignado al conjunto de factores del medio reunidos bajo el nombre de "clima regional"

Es posible que la hipótesis de que en cada región climática las etapas serales conducen la sucesión hacia una clímax climática única tenga una cierta utilidad teórica, pero únicamente como tendencia más o menos virtual sin correlación directa con los hechos que realmente se están produciendo en la naturaleza. Puede ser conveniente para el desarrollo conceptual de la ciencia construir un esquema teórico general que contemple la evolución conjunta de la totalidad del paisaje natural: relieve, suelo, biota como orientada hacia un estado estable. De modo que en última instancia, dado un tiempo suficientemente largo y la necesaria energía externa para originar los cambios, todas las sucesiones, independientemente de cuáles hayan sido sus etapas iniciales, convergerán hacia una misma etapa final de equilibrio con el conjunto de las fuerzas interactivas. La geodinámica externa, la pedogénesis, la sucesión, tienden todas hacia ese hipotético estadio final de equilibrio permanente o de senilidad irreversible. Desde el punto de vista termodinámico esta hipótesis parece ajustarse a lo que ocurre espontáneamente con todos los fenómenos naturales.

Sin embargo, este modelo de sucesión conjunta de los ecosistemas hacia una clímax climática única, el llamado "modelo monoclimático", queda en un nivel puramente hipotético, pues varios de sus presupuestos nunca se producen en condiciones naturales. En primer lugar el tiempo necesario para alcanzar el equilibrio, implícito en la idea de una clímax única, puede resultar tan prolongado como para quitarle todo valor predictivo práctico a la teoría. Por otra parte no parece acertado postular que mientras todos los procesos naturales varían con el tiempo, el clima permanece invariable durante períodos de tiempo de orden geológico. Las evidencias parecen mostrar cada vez con mayor precisión (véase el apartado 11.6) que en cualquier región del planeta el clima ha sufrido variaciones periódicas o aperiódicas de distinta magnitud e importancia. Por estos motivos la teoría sucesional monoclimática ha perdido gran parte de su atractivo. Una sucesión no puede alcanzar su clímax climática cuando el clima mismo está cambiando simultáneamente con el proceso sucesional. En cualquier región suficientemente variada habrá ecosistemas que presenten una estabilidad relativa, cuyos cambios tendenciales, si realmente existen, sean sumamente lentos. La realidad puede describirse e interpretarse mejor entonces en términos de una "teoría sucesional policlimática" que sostenga que existen etapas estables ligadas ya sea a condiciones topográ-

ficas, o hidrológicas, geológicas, edáficas, etc. Cada una de ellas es un ecosistema tan “estable” como la clímax climática de la teoría clementsiana (Dansereau, 1957; Knapp, 1974).

Otro tipo de objeciones a la teoría sucesional clásica se centra en el concepto mismo de “comunidad biótica”. Los análisis cuantitativos detallados de vegetación y de fauna a lo largo de gradientes continuos de variación ambiental (Whittaker, 1967, 1975) han permitido elaborar modelos que describen las variaciones poblacionales como esencialmente continuas e independientes unas de otras. Tomando como ejemplo de gradiente ambiental el conjunto de cambios correlacionados con la altitud en faldeos montañosos, los resultados de Whittaker muestran cómo cada población presenta una cierta distribución siguiendo este gradiente y cómo los óptimos de las diversas poblaciones no coinciden entre sí (fig. 11.9). Si cada población muestra entonces una respuesta única y específica a las condiciones del medio, no puede

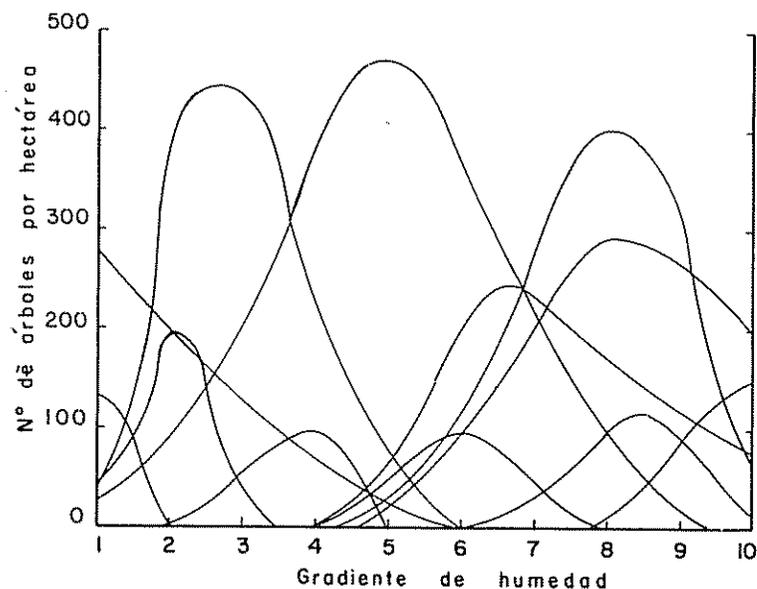


Figura 11.9. Distribución de diferentes especies de árboles en un gradiente de humedad que abarca desde quebradas húmedas (1) hasta faldeos secos de exposición noroeste (10), en las montañas de Santa Catalina, Arizona, EE.UU. Cada curva representa la densidad de una especie. Según Whittaker, 1975.

describirse ni la vegetación ni la fauna en términos de “comunidades”, pues éstas son conjuntos de especies con respuestas similares e implican por lo tanto una concordancia de comportamiento ecológico que no se detecta en este tipo de análisis. Analizaremos nuevamente esta posición conceptual en el próximo capítulo al referirnos a la controversia entre teorías comunitarias e individualistas.

Si cada una de las especies responde a los factores del medio con una respuesta distribucional única, también será específico su patrón de comportamiento frente a los cambios temporales ya sean autogenerados o alógenos. Cada población seguirá una dinámica: si no pueden delimitarse comunidades, con menor razón podrán caracterizarse etapas serales. Las variaciones temporales deberán describirse también como oscilaciones poblacionales donde ciertas especies presentan características más o menos pioneras mientras que otras aparecerán o tomarán preminencia en las fases más o menos climáticas del cambio vegetacional. Whittaker considera entonces la biota de una determinada región como formando un “patrón climático” donde las poblaciones se interdigitan según patrones de variación espaciotemporales que tenderán a alcanzar estados de equilibrio dinámico relativo que pueden denominarse climáticos.

11.4. CAMBIOS CÍCLICOS. ECOSISTEMAS Y PAISAJES COMO ESTADOS DE EQUILIBRIO DINÁMICO

Watt (1947) describió por primera vez un tipo muy particular de cambio sucesional que ocurre en algunos suelos pobres de Gran Bretaña. En este caso el suelo desnudo es colonizado por unas pocas especies arbustivas bajas; debajo de los arbustos aparece posteriormente una cubierta de líquenes que va eliminado a los arbustos y finalmente mueren ellos también quedando nuevamente el suelo desnudo. Es decir, se ha producido en lugar de una serie de cambios tendenciales orientados a un ecosistema en equilibrio más estable con el medio, un proceso cíclico donde tras recorrerse varias etapas, todas inestables, se retrocede a la etapa inicial. Ciclos similares fueron descritos posteriormente en otros ambientes, uno de los más notables en la región subártica (Dansereau, 1955). En estas altas latitudes el suelo, a partir de una cierta profundidad, permanece helado todo el año, delimitando así la profundidad de substrato aprovechable por los organismos vivos. Cuando el terreno está totalmente desprovisto de vegetación recibe mayor insolación, de modo que el horizonte permanentemente

helado es relativamente profundo. Al ser colonizado el sitio e ir progresando la sucesión, la cubierta vegetal va aumentando en altura y en cobertura constituyendo paulatinamente una capa aislante que detiene la radiación solar. Por consiguiente el suelo se va enfriando. Cuando se llega a una "vegetación clímax" de bosque de coníferas, el efecto aislante se acentúa, el suelo se congela hasta la misma superficie provocando la muerte de los árboles, que son entonces reemplazados por una comunidad pionera de líquenes, musgos y arbustos, muy baja y abierta, que posibilita un nuevo calentamiento y el consiguiente descenso gradual del horizonte permanentemente helado. Puede así recomenzar el ciclo sucesional.

Es evidente que estos cambios cíclicos no regresan exactamente a las mismas condiciones iniciales ya que durante el proceso sucesional las condiciones del sustrato han ido cambiando, enriqueciéndose en materia orgánica y modificándose sus características físicas y químicas. Sería por lo tanto más próximo a la realidad representar estos ciclos sucesivos como una espiral que se va cerrando (fig. 11.10). Cada vuelta del ciclo no regresa a la situación inicial precedente sino a una etapa seral algo más avanzada, y extrapolando podemos suponer que finalmente podrá producirse una alternancia entre las fases más próximas a la "clímax".

Como resultado del estudio prolongado e intensivo del ecosistema de bosque templado en Hubbard Brook, en el NE de Estados Unidos, Borman y Likens (1979) elaboraron un modelo que describe los cambios en los ecosistemas tras de un determinado tipo de disturbio, específicamente la sucesión secundaria después de talar completamente

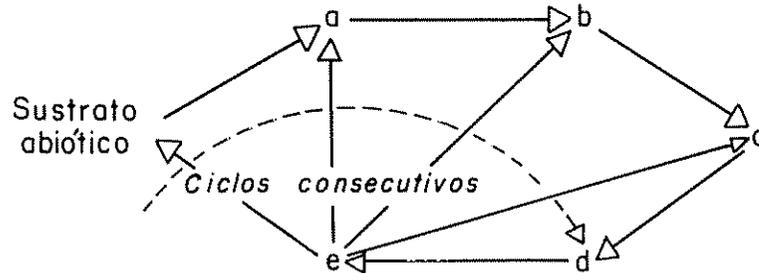


Figura 11.10. Esquematización de una serie de cambios cíclicos que partiendo de un sustrato abiótico llegan a una comunidad e, que regresa luego a la etapa inicial. Cada ciclo sucesivo se va acortando, eliminando las etapas pioneras.

el bosque, pero sin modificar las características físicas del suelo. Tomando como parámetro la materia orgánica total del ecosistema (MOT), el modelo distingue cuatro etapas después de la deforestación completa (fig. 11.11). Una primera fase marcada por el brutal descenso en la MOT es denominada "fase de reorganización" y corresponde a la dominancia de especies herbáceas y arbustivas heliófilas que colonizan el nuevo nicho como pioneras en esta sucesión secundaria. Al cabo de unos 15 años, comienza una "fase de agregación", donde las poblaciones de árboles reinstaladas forman un dosel forestal y comienzan a desarrollarse aceleradamente, aumentando rápidamente la MOT del ecosistema. Este bosque juvenil corresponde a la etapa sucesional de mayor crecimiento y de mayores cambios acumulativos. Culmina en una "fase de transición", cuando los árboles de la primera generación alcanzan su madurez y luego su senectud, comenzando a ser desplazados por otra generación. Este período bastante prolongado está caracterizado por oscilaciones más o menos bruscas hasta alcanzar nuevas condiciones de equilibrio. Comienza así la última etapa denominada "fase de equilibrio dinámico estable", en la cual las características del ecosistema se estabilizan con ligeras oscilaciones alrededor de los valores medios. Borman y Likens opinan que este bosque necesitaría al menos 500 años para alcanzar la cuarta fase.

Aparentemente, el esquema precedente representa un caso típico de sucesión secundaria hacia una clímax estable de acuerdo al modelo

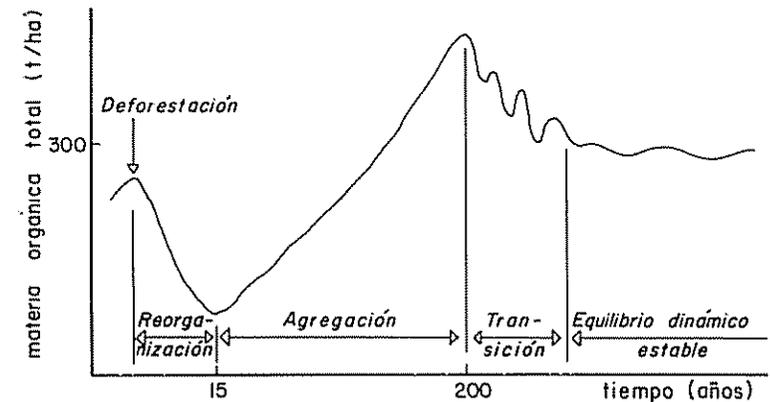


Figura 11.11. Modelo de cambios temporales en el ecosistema de bosque deciduo templado en Hubbard Brook, New Hampshire, EE.UU. Según Borman y Likens, 1979.

clementsiano. Sin embargo, si se analizan los cambios que ocurren en el bosque a una escala más detallada, es decir, si se pasa del nivel de una parcela de algunas hectáreas al de una extensión de pocos cientos de metros cuadrados ocupada en promedio por un solo árbol adulto, se hacen evidentes procesos ocultos a la escala precedente, que modifican substancialmente la interpretación del modelo sucesional. Si la analizamos a la escala del individuo, la fase de equilibrio dinámico estable consiste realmente en un mosaico intrincado de diferentes unidades sucesionales. En efecto, cuando un árbol alcanza su tamaño y edad adultos, van incrementándose las probabilidades de muerte y de caída. Al caer, estos grandes árboles pueden arrastrar a otros vecinos, formando claros en el bosque de diferentes extensiones, desde algunos cientos hasta pocos miles de metros cuadrados. Los claros son inmediatamente colonizados por especies heliófilas pioneras, de modo que al cabo de pocos años árboles pioneros habrán cerrado el claro. Estos pioneros serán eventualmente reemplazados más tarde por las especies que toleran la sombra en sus estadios juveniles. Así en cada claro se produce un proceso de microsucesión. De manera que la comunidad climácica no es más que un mosaico cambiante de pequeñas unidades sucesionales en todas las etapas de desarrollo. Por ello, aun en un bosque maduro se mantendrán indefinidamente especies pioneras junto a las climácicas. Vemos cómo este modelo sucesional comparte elementos del modelo clásico, de las sucesiones cíclicas y del modelo de ecosistema como patrón climácico cambiante. En el capítulo 12 volveremos a ver este ejemplo al analizar otros cambios en los ecosistemas durante los procesos sucesionales.

11.5 ESPECIES COLONIZADORAS Y ECOSISTEMAS PIONEROS

Para finalizar estas consideraciones sobre los cambios sucesionales, examinaremos brevemente algunas características de los ecosistemas pioneros para tratar de profundizar la comprensión de la dinámica de estas primeras etapas tan críticas en toda sucesión. En particular es interesante ver en las especies colonizadoras cuáles han sido las características ecológicas que les permiten instalarse y prosperar rápidamente cuando se producen espacios vacíos de cualquier tipo, ya sea por causas naturales o por la acción del hombre.

Los espacios vacíos, aptos para la instalación y desarrollo de las poblaciones de especies pioneras, generalmente aparecen dentro del paisaje natural en forma aislada, como "islas" relativamente poco exten-

sas dentro del contexto de los ecosistemas más maduros. Su localización, tanto espacial como temporal, tiende a ser aleatoria e impredecible. Además, por los mismos cambios que introduce el proceso sucesional una vez que se inicia, el espacio vacío constituye un nicho esencialmente transitorio.

Las especies colonizadoras de estos hábitats tan especiales tienen que vencer en primer lugar la barrera de la distancia, superando además la impredecibilidad de la localización y la transitoriedad del nicho. Las adaptaciones que se puede esperar hayan resultado favorecidas por selección natural para superar estos obstáculos serían: producir un gran número de semillas por planta y tener propágulos que se puedan diseminar a grandes distancias mediante mecanismos de dispersión poco específicos. Ambos requisitos: número y facilidad de dispersión multidireccional conducen a pensar en especies con propágulos pequeños y livianos que posean estructuras que faciliten el vuelo y la diseminación por el viento. Pero además de cubrir con sus semillas el área más vasta posible para asegurarse su presencia en cualquier sitio donde pueda eventualmente producirse un "vacío", las semillas deberán estar dotadas también de una gran perdurabilidad, es decir, deberán permanecer viables el mayor tiempo posible. Este requisito implica poseer mecanismos de resistencia o de evasión tanto a *stress* físicos como a una prolongada exposición a depredadores. Por otra parte las semillas deberían ser capaces de germinar cuando aparezcan condiciones favorables para el establecimiento de la planta, es decir, tienen que poder captar ciertas señales ambientales que les indiquen la existencia de un nicho vacío. Finalmente, una vez germinadas, las plantas deben poder completar todo su ciclo de vida en la forma más rápida posible, asegurando la producción de nuevos propágulos antes de que el hábitat cambie desfavoreciendo a estas especies pioneras. La selección operará entonces a favor de especies anuales de ciclo corto que cumplen todo los procesos vegetativos y reproductivos en algunos meses.

Las especies con estas características fueron denominadas "especies fugitivas" (Hutchinson, 1965), pues colonizan un cierto hábitat favorable, lo mantienen sólo durante una o pocas generaciones y luego se van. No tienen gran capacidad para competir, pero en cambio son muy versátiles, usan los recursos que no pueden utilizar otras especies y son capaces de tolerar condiciones del ambiente relativamente extremas.

Quizás los ejemplos mejor conocidos de especies con las características que acabamos de señalar son las malezas de cultivos y pastizales, pues son capaces de prosperar en hábitats transitorios, creados por la actividad humana. Así por ejemplo, utilizando los datos de King

(1966), calculamos el peso promedio de las semillas de 24 especies de malezas comunes en las zonas templadas, obteniendo un peso medio de 2 8476 g por mil semillas, es decir, cada unidad pesa como promedio menos de 3 miligramos. Las mismas especies producen entre 3375 y 270 000 semillas por planta. Como vemos, estas malezas cumplen algunos de los requisitos morfológicos mencionados para las pioneras. Por otra parte, los datos existentes sobre semillas en sistemas agrícolas o en pastizales muestran que es sorprendente el número y la diversidad de las semillas de malezas que se encuentran enterradas permanentemente en el suelo. Este banco de semillas se mantiene viable por muchos años y va germinando gradualmente. En el experimento más notable conocido sobre viabilidad de semillas de malezas en el suelo (Darlington y Steinbauer, 1961) se enterraron a unos 50 cm de profundidad semillas de 20 especies en el año 1879. Cuarenta años más tarde, 10 especies aún tenían semillas viables, y 80 años después de ser colocadas en el suelo aún germinaron semillas de 3 especies.

La figura 11.12 esquematiza el comportamiento que acabamos de describir. La aparición de un nicho vacío provoca señales a las que responden las poblaciones de semillas en el suelo desencadenando su germinación. El filtro ambiental es poderoso, sólo podrán sobrepasarlo con éxito las especies versátiles de ciclo rápido que producirán nuevas semillas en poco tiempo. Estas semillas se dispersarán masivamente formando bancos de semillas latentes en el suelo de comunidades más estabilizadas, así como por supuesto del mismo sitio en donde acaban de cumplir su ciclo. Pero en las nuevas condiciones del medio, la señal para la germinación de estas poblaciones no suelen llegar. En cambio,

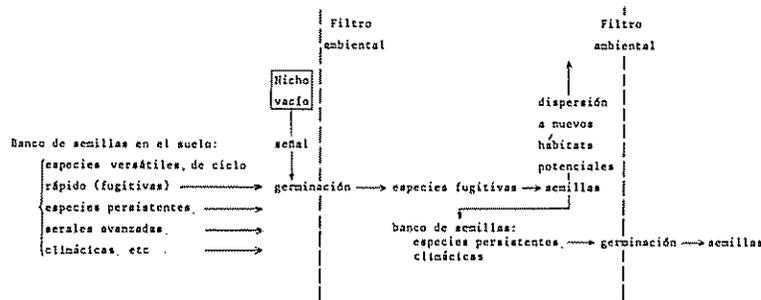


Figura 11.12. Esquematación del comportamiento diferencial de especies fugitivas y persistentes frente a sucesivos filtros ambientales, a partir de la colonización de un nicho vacío.

tarde o temprano vendrán otras semillas que, ahora sí, son capaces de superar el nuevo filtro ambiental. Estas especies persistentes, de ciclo vital más lento, irán desarrollando mayor biomasa y al cabo de periodos más o menos prolongados fructificarán, siguiendo luego el proceso sucesional de acuerdo con las condiciones externas. Cuando alguna circunstancia excepcional, al cabo de un número de años relativamente grande, vuelva a crear un vacío en este sitio, recomenzará el ciclo con las especies fugitivas. Es evidente, por otra parte, que si las alteraciones son frecuentes o casi continuas, como en las tierras de cultivo, el mecanismo antes descrito provocará un aumento sensible en número y diversidad de pioneras malezas.

11.6 CAMBIOS EVOLUTIVOS Y PALEOECOLOGÍA

De las tres escalas temporales diferentes de las que hablamos al referirnos a los cambios en los ecosistemas, consideraremos ahora la más amplia, es decir los cambios que se producen en plazos de orden geológico, desde algunos miles hasta centenares de miles de años. Para vislumbrar los cambios que pueden haberse producido en intervalos tan dilatados es imprescindible recurrir a una metodología adecuada que permita conocer con cierta aproximación, primero la composición del ecosistema en un momento determinado de su historia evolutiva; segundo sus relaciones generales con el hábitat y con el ambiente; tercero los cambios en composición y en estas relaciones a lo largo del tiempo.

La primera herramienta que se utilizó para reconstruir el pasado fue naturalmente la paleontología: las floras y faunas fósiles, cuando han sido bien conservadas en un determinado sitio y pueden ser aceptablemente datadas, dan mucha información de interés evolutivo, paleogeográfico y paleoecológico (véase la lista bibliográfica exhaustiva para las paleofloras de América Latina en Graham, 1973). Los restos de microfósiles, aún fragmentarios y muchas veces de escaso valor diagnóstico desde el punto de vista taxonómico, permiten tener una idea aproximada del tipo de ecosistema del que formaban parte. Sin embargo, el carácter de los descubrimientos paleontológicos hace que sus secuencias sean casi totalmente hipotéticas, pues al no haber ninguna continuidad espaciotemporal entre los distintos yacimientos se obtiene una visión fragmentaria, de puntos aislados en el espacio y en el tiempo, que no permite reconstruir secuencias de cambios sobre una base fáctica suficientemente aceptable.

Una herramienta de una potencialidad paleoecológica incomparablemente mayor es la micropaleontología, y en el caso de ecosistemas terrestres la "palinología estratigráfica", o sea el análisis de las sucesivas floras fósiles de un cierto sitio basado en los restos de polen (Pons, 1958; Faegri e Iversen, 1964). Los yacimientos polínicos tienen un conjunto de características que les confieren un alto valor en la reconstrucción de las sucesivas floras fósiles que los originaron. Mencionaremos algunas de las más importantes:

- En ambientes de deposición adecuados para la preservación del polen, este material tiene una alta probabilidad de conservarse intacto durante periodos geológicos enteros. Tanto la relativa deshidratación de los granos como la dureza e inalterabilidad de su cubierta, hacen que en ambientes reductores se conserve un porcentaje importante del material polínico originalmente depositado.
- Los granos de polen, aunque de pequeño tamaño, tienen un alto valor diagnóstico, pues permiten llegar generalmente hasta el género de la especie a la que pertenecen, o en los casos más desfavorables al menos hasta la familia.
- La cantidad de material conservado en cada depósito permite establecer relaciones cuantitativas entre las especies presentes, es decir no solamente se reconstruye la flora original sino también la vegetación.
- Las columnas estratigráficas son continuas por períodos a veces muy prolongados, del orden de miles hasta millones de años. En circunstancias favorables puede obtenerse una secuencia cronológica continua de las diferentes formaciones vegetales que se sucedieron en el área circundante al yacimiento. Además, pueden tomarse muestras del sedimento a distancias próximas unas de otras, permitiendo así los pequeños cambios vegetacionales en intervalos de tiempo del orden de solo cientos de años.
- La continuidad espacial es mucho mayor y más predecible que en otros tipos de yacimientos fósiles. Un estudio superficial de una región permite predecir con bastante certeza los sitios donde existen buenas probabilidades de encontrar polen fósil.
- Casi toda la flora vascular de la que se originó el polen está representada en cada yacimiento, incluso las esporas de las plantas inferiores pueden conservarse. Aquellas pocas especies que tienen granos de polen de difícil conservación son conocidas, es decir, se sabe qué géneros no pueden aparecer en el registro polínico y cuáles van a estar subrepresentados o sobrerrepresentados.

- Existen patrones de referencia de todas las comunidades vegetales actuales. El análisis de la lluvia de polen de una comunidad permite construir estos patrones que sirven luego para comparar con formaciones vegetales del pasado.
- Existen diversos medios de reconstruir las características del hábitat donde se produjo la deposición del polen, especialmente por medio de técnicas sedimentológicas. Así puede determinarse si se trata de una turbera, pantano, estero, laguna, ambiente litoral, etc.
- Frecuentemente existen posibilidades de datación absoluta en cada perfil polínico, ya que son comunes los horizontes orgánicos o la presencia de madera o carbón, lo que permite utilizar el método del carbono 14 para fijar fechas absolutas y cuantificar de este modo la velocidad de los procesos de cambio en los ecosistemas.

Por todos estos motivos la palinología constituye hoy en día la más valiosa herramienta paleoecológica a nuestra disposición. Cada día se perfeccionan las técnicas de muestreo, se progresa con la identificación del material, se mejora la recuperación y se amplía la gama de ambientes que pueden ser estudiados. Como uno de los más notables ejemplos de reconstrucción paleoecológica, analizaremos algunos de los extraordinarios resultados obtenidos por Van der Hammen y sus discípulos en la interpretación de la historia de la vegetación y del ambiente en el norte de América del Sur durante el Pleistoceno. A partir de comienzos de la década de 1950 Van der Hammen inició sus estudios palinológicos en los Andes de Colombia, continuándolos desde entonces no solamente en las zonas altas de ese país sino también en la costa, en los llanos, así como en el interior y el litoral de Guyana y en la Amazonia (Van der Hammen, 1972, 1974). Desde 1975 Salgado Labouriau comenzó estudios palinológicos en los Andes, en Venezuela y algunas zonas bajas adyacentes (Salgado Labouriau, 1979). En conjunto se tiene actualmente un panorama claro y detallado de los cambios vegetacionales cuaternarios en esta parte del continente. Nosotros, para ilustrar con un ejemplo tanto las posibilidades que brinda la metodología como los cambios producidos en un sitio en los últimos miles de años, presentaremos algunos de los resultados obtenidos por Van der Hammen en las zonas bajas que se extienden desde el flanco oriental de los Andes de Colombia.

La figura 11.13 reproduce un espectro polínico de la laguna de Agua Sucia en los llanos de Colombia (Wijmstra y Van der Hammen, 1966). Actualmente esta zona está cubierta en su mayor parte por sabanas arboladas abiertas entrecortadas por selvas en galería que bor-

dean los ríos y caños. El eje vertical del diagrama representa muestras de polen tomadas a profundidades crecientes en los sedimentos del fondo de la laguna, desde el nivel actual del fondo hasta una profundidad de casi 5 metros. Dos niveles de turba, datadas con carbono 14, dieron edades del orden de 2200 y de 4000 años respectivamente, de modo que el nivel más profundo alcanzado en este estudio corresponderá a un período de alrededor de 5000 a 6000 años atrás. El eje horizontal del diagrama representa las proporciones de polen encontradas en cada nivel sucesivo. El polen ha sido separado en tres categorías:

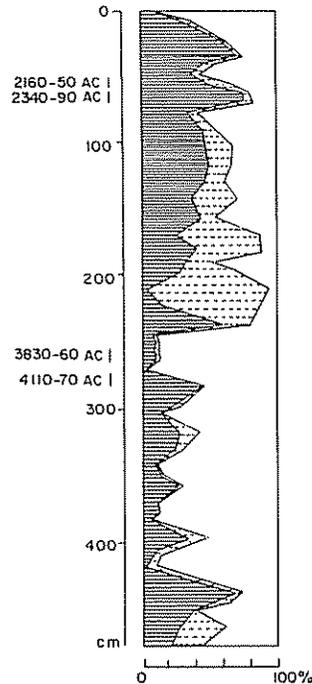


Figura 11.13. Perfil polínico de la Laguna de Agua Sucia en los llanos de Colombia. El eje vertical representa la profundidad del sedimento, así como la edad absoluta de los niveles que pudieron ser datados con el método del C 14. El eje horizontal representa el porcentaje de polen de cada uno de los tres tipos de especies: rayado, especies de selvas; rayado discontinuo, árboles de las sabanas; en blanco, especies herbáceas de las sabanas. Según Wijmstra y Van der Hammen, 1966.

a) gramíneas, ciperáceas y otras hierbas de la sabana; b) *Byrsonima* y *Curatella*, los dos géneros de árboles más frecuentes en la sabana; c) elementos florísticos característicos de la selva. Este agrupamiento permite entonces conocer las relaciones cuantitativas entre los dos ecosistemas: sabana y selva, así como estimar la densidad de árboles presentes en la sabana en cada nivel.

El espectro polínico actual, correspondiente al nivel 0 del diagrama, nos muestra un 90 % de elementos de sabana frente a un 10 % de polen de especies de la selva. Esta proporción corresponde aproximadamente a la representación relativa de los dos ecosistemas en el paisaje actual de la zona que rodea a la laguna. Examinando ahora las proporciones de los distintos elementos a lo largo del eje del tiempo, lo primero que resalta en el diagrama es la oscilación continua de los mismos durante todo este lapso de algunos miles de años. En diferentes momentos las especies selváticas llegaron a representar más del 60 % del polen, mientras que en otros períodos se redujeron hasta niveles comparables al actual, es decir 10 % del total. Quiere decir que evidentemente la selva llegó a ocupar la mayor parte de la zona próxima a la laguna. También ha oscilado fuertemente la proporción relativa de polen de árboles y de hierbas de la sabana; en ciertos períodos los árboles fueron mucho más importantes que ahora, llegando a representar el 80 % del total de polen de un cierto nivel, mientras que en otros períodos los árboles de la sabana no aparecen en el registro polínico, sugiriéndonos la existencia de sabanas exclusivamente herbáceas.

La primera conclusión que podemos extraer del análisis de este palinograma es que la extensión de los dos principales ecosistemas presentes actualmente en la zona ha variado continuamente durante los últimos 6000 años. Aunque durante este lapso de finales del Holoceno, ambos ecosistemas han estado continuamente presentes en esta zona, sus proporciones relativas han oscilado entre límites muy amplios. Una segunda conclusión es que también las características de la sabana variaron continuamente, pasando por todas las gradaciones, desde una sabana herbácea sin árboles hasta un bosque claro donde los árboles sabaneros tenían más importancia que el estrato herbáceo.

Una tercera observación se refiere a la velocidad de los cambios demostrados en el diagrama. En el intervalo entre los dos niveles datados, es decir, en un período del orden de los 1800 años, selvas y sabanas, árboles y hierbas, han avanzado y retrocedido varias veces. Aún la selva, con el largo período que conlleva la reproducción de los árboles, ha pasado por cambios areales continuos. El proceso puede describirse no como el desplazamiento periódico de un ecosistema por otro, sino

como el cambio permanente en las fronteras entre ambos. Podemos visualizar el paisaje vegetal representado en el palinograma como un desplazamiento constante y continuo, donde los ecosistemas se expanden y se contraen, de modo que cada sitio puede ser ocupado alternativamente por uno u otro ecosistema, como si el área de cada uno estuviera sometida a una pulsación constante. En la región amazónica, estas fluctuaciones climáticas y vegetacionales se reflejaron incluso en los patrones arqueológicos, etnográficos y lingüísticos de las primitivas poblaciones indígenas (Meggers, 1975).

Los grandes cambios vegetacionales aparecen nítidamente en el diagrama polínico de la laguna de Agua Sucia. Lo que falta ahora es interpretar la naturaleza de los cambios. Éstos podrían ser producidos al menos por tres factores diferentes: oscilaciones climáticas, procesos morfopedológicos y sucesiones. Parece difícil pensar en una sucesión en sentido clásico, ya sea desde la sabana hacia la selva o en una retrogresión en sentido clásico, ya sea desde la sabana hacia la selva o en una retrogresión hacia la primera, ya que los cambios no muestran ninguna tendencia continuada y definida hacia uno u otro ecosistema. Por otra parte está ampliamente documentado que durante todo el Holoceno ha habido pequeñas oscilaciones climáticas, tanto térmicas como en las precipitaciones. En todo el norte de Sudamérica los trabajos de Van der Hammen sugieren la ocurrencia tanto de períodos más fríos como más cálidos, o de precipitación anual más baja y más concentrada en pocos meses. Obviamente los períodos más secos conducirán a un retroceso de las selvas, más exigentes en cuanto a humedad que las sabanas. Sin embargo no toda la dinámica vegetacional puede ser interpretada en términos de oscilaciones climáticas. Ni el clima ha cambiado tanto ni tan rápidamente, ni la respuesta de la vegetación es tan instantánea frente a este tipo de oscilaciones ambientales. Más bien hay que pensar que en esta llanura aluvial la geomorfogénesis es muy activa. El desplazamiento de los cauces, los procesos de relleno y de incisión de los sedimentos, ocurren continuamente. El nivel freático puede descender o subir, al mismo tiempo que se modifican las condiciones de drenaje. La vegetación debe ajustarse muy rápidamente a estos cambios del hábitat, más irregulares y frecuentes que los del clima regional.

En síntesis, los continuos cambios de vegetación demostrados por el registro polínico en esta zona de los llanos de Colombia parecen estar relacionados con cambios ambientales: climáticos, geomorfológicos y edáficos, que conducen a una alternativa entre dos ecosistemas: sabana y selva, así como a cambios en la fisonomía de la sabana desde

pastizal hasta bosque claro. Estos cambios podrían interpretarse como sucesiones alogénicas que, impulsadas por variaciones externas, conducen a desplazamientos más o menos rápidos tanto hacia uno como hacia el otro ecosistema, según sea el carácter ecológico de los cambios externos.

El diagrama polínico de los últimos 5000 ó 6000 años de la laguna de Agua Sucia nos indica claramente la naturaleza de los cambios ocurridos en la proporción relativa de los ecosistemas durante este período que, desde un punto de vista geológico y evolutivo, puede ser considerado como relativamente corto. Los resultados obtenidos en los últimos 20 años por Van der Hammen y por otros investigadores nos permiten generalizar estas conclusiones a todo el norte de Sudamérica y extenderlas a los últimos 2 ó 3 millones de años de la biogeografía de este continente. *Lo único constante en los resultados de este conjunto de análisis palinológicos es la evidencia irrefutable de cambios continuos.* La misma conclusión es válida para todas las zonas suficientemente estudiadas desde el punto de vista palinológico en el resto del planeta, como lo atestiguan los resultados de Livingstone (1975) en Africa (véase también el libro de Flenley (1979) para un análisis de la información palinológica en todo el trópico).

Finalmente, si el periodo representado en el registro polínico se extiende aún más alcanzando por ejemplo hasta el Terciario, se evidencia otra dimensión de cambios: la evolución de las especies. En este caso los ecosistemas no se modifican solamente por el desplazamiento de unas poblaciones por otras sino también por la lenta transformación de una especie en otra. El orden de magnitud de los cambios evolutivos en plantas superiores coincide entonces con la escala de los cambios paleoecológicos cuando se pasa a unidades de tiempo del orden de millones de años.

11.7 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Borman, F.H. y Likens, G.E., *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, Nueva York, Heidelberg, Berlín, 1979.

- Este libro, complementario del de Likens y colab. (1977) comentado en la bibliografía del capítulo 9, presenta de manera magistral los resultados del estudio del ecosistema de bosque deciduo en Hubbard Brook en lo referente a la dinámica del sistema y su recuperación tras una profunda alteración. Una obra que marcará un hito en el desarrollo de la ecología de ecosistemas.
2. Flenley, J., *The Equatorial Rain Forest: a geological history*. Butterworths, Londres, Boston, 1979.
Un hermoso libro que a través de un meticuloso análisis de la información bibliográfica nos presenta un panorama coherente de la evolución de la vegetación tropical en América, África y Asia durante el período Cuaternario.
 3. Graham, A. (Ed.), *Vegetation and Vegetation History of Northern Latin America*. Elsevier, Amsterdam, Londres, Nueva York, 1973.
Contiene varios capítulos sobre la vegetación de México, Centroamérica y las Antillas y su historia paleogeográfica. El último capítulo brinda una amplísima recopilación de la bibliografía sobre historia de la vegetación de América Latina.
 4. Horn, H.S., The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:25-37 (1974).
Consideración crítica de las ideas modernas sobre sucesiones secundarias, estrategias de las especies y las variaciones en productividad, diversidad y estabilidad durante los cambios sucesionales.
 5. Knapp, R. (Ed.), *Vegetation Dynamics. Handbook of Vegetation Science*, 8.W. Junk, La Haya, 1974.
Una puesta al día por destacados ecólogos europeos y americanos, de las ideas contradictorias sobre teorías sucesionales y comunidades clímax.
 6. Weaver, J.E. y Clements, F.E., *Plant Ecology*. McGraw-Hill, Nueva York, Londres, 1979. Traducción castellana de la segunda edición inglesa: *Ecología Vegetal*, Acme Agency, Buenos Aires, 1950.
Este gran libro clásico aún puede leerse con provecho después de 50 años de su primera edición. La exposición detallada de la teoría sucesional constituye la médula de la obra.

Otras referencias citadas en el texto

1. Clements, F.E., *Plant succession. Carnegie Inst. Wash. Pub.*, 242, 1916.

2. Dansereau, P., *Biogeography of the land and the inland waters*. G.H. Kimble y D. Good (Ed.), *Geography of the Northlands*. John Wiley, Nueva York, 1955.
3. Dansereau, P., *Biogeography, An Ecological Perspective*. Ronald Press, Nueva York, 1957.
4. Darlington, H.T. y Steinbauer, G.P., The eighty-year period for Dr. Beal's seed viability experiment. *Am. J. Bot.*, 48: 321-25 (1961).
5. Faegri, K. y Iversen, J., *Textbook of Pollen Analysis* 2ª ed. Blackwell, Oxford, 1964.
6. Hutchinson, G.E., *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale University Press, New Haven, 1965. Traducción castellana: *El Teatro Ecológico y el Drama Evolutivo*. Blume, Barcelona, 1979.
7. King, L.J., *Weeds of the World. Biology and Control*. Leonard Hill, Londres, 1966.
8. Labouriau, L.G., de Oliveira, J.G. y Salgado-Labouriau, M.L., Transpiração de *Schizolobium parahyba* (Vell.) Toledo I., Comportamento na estação chuvosa, nas condições de Caeté, Minas Gerais, Brasil. *An. Acad. Brasil. Cienc.*, 33:237-258 (1961).
9. Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., Eaton, J.S. y Johnson, N.M., *Biogeochemistry of a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, Nueva York, Heidelberg, Berlín, 1977.
10. Livingstone, D.A., Late Quaternary climatic change in Africa. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 249-280 (1975).
11. Medina, E., Silva, J. y Castellano, E., Variaciones estacionales del crecimiento y la respiración foliar de algunas plantas leñosas de las sabanas de *Trachypogon*. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 115-16: 67-82 (1969).
12. Meggers, B.J., Application of the biological model of diversification to cultural distributions in tropical lowland South America. *Biotropica*, 7: 141-161 (1975).
13. Monasterio, M. y Sarmiento, G., Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, 3: 325-356 (1976).
14. Pons, A., *Le Pollen. Que sais-je? 783*, P.U.F., París, 1958.
15. Salgado-Labouriau, M.L., Cambios climáticos durante el Cuaternario tardío paramero y su correlación con las tierras tropicales calientes. En M.L. Salgado-Labouriau (Ed.), *El Medio Ambiente Páramo*, Centro de Estudios Avanzados, Caracas, 1979.

16. Sarmiento, G., Monasterio, M., Azócar, A., Castellano, E. y Silva, J., *Estudio integral de la Cuenca de los Ríos Chama y Chapazón. Vegetación Natural*. Instituto de Geografía y Conservación de los Recursos Naturales, Universidad de Los Andes, Mérida, 1971.
17. Taylor, F.G., Phenodynamics of production in a mesic deciduous forest. En H. Lieth (Ed.), *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York, 1974.
18. Van der Hammen, T., Historia de la vegetación y el medio ambiente del Norte Suramericano. *I. Congr. Latinoamericano Botánica, México*, 1972.
19. Van der Hammen, T., The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3-26 (1974).
20. Watt, A.S., Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35: 1-22 (1947).
21. Whittaker, R.H., Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 42: 207-264 (1967).
22. Whittaker, R.H., *Communities and Ecosystems*. 2ª ed. Macmillan, Nueva York, 1975.
23. Wijnstra, T.A. y Van der Hammen, T., Palynological data on the history of tropical savannas in northern South America. *Leidse Geologische Mededelingen*, 38: 71-90 (1966).

12

Algunas propiedades de los ecosistemas como sistemas integrados

12.1 ATRIBUTOS DE LOS ECOSISTEMAS

Tras haber dedicado el capítulo precedente al análisis de los diversos procesos de cambio que sufren los ecosistemas en diferentes intervalos de tiempo, analizaremos en este capítulo el significado y la importancia de algunos atributos o propiedades que derivan de su condición de sistemas organizados e integrados. Estas propiedades carecen por lo tanto de sentido a niveles inferiores de organización, pues sólo emergen al nivel del ecosistema reflejando características de su composición, estructura y dinámica propia. Algunos de estos atributos, como la diversidad o la homogeneidad por ejemplo, aunque pueden ser definidos de diversas maneras, no ofrecen sin embargo grandes complicaciones ni para determinarlos ni para interpretarlos en términos ecológicos. Otros conceptos en cambio, como los de continuidad, estabilidad, elasticidad o madurez, resultan menos sencillos de aprehender, tienen varias acepciones posibles y generalmente son más difíciles de interpretar en cuanto a su sentido ecológico, y también de relacionar con las demás variables del sistema.

Resulta asimismo sumamente ilustrativo considerar la manera en que varían estos atributos en función de la posición relativa del ecosistema en los gradientes sucesionales, analizando cómo ciertas características de conjunto se hacen más o menos relevantes a medida que la posición se aleja de las etapas pioneras y los sistemas convergen hacia fases menos transitorias, es decir en estado de equilibrio más estable frente a las condiciones externas.

Comenzaremos entonces definiendo y analizando las propiedades de comprensión y determinación más directa, para proseguir con atributos algo más sutiles y complejos, cerrando el capítulo con un análisis de las tendencias de variación en las propiedades de los sistemas durante los procesos sucesionales.

12.2 DIVERSIDAD

La diversidad de un ecosistema es una propiedad que indica o mide de alguna manera el número de componentes —individuos, especies, formas de vida— que lo integran. Una primera forma útil de conceptualizar esta variable es a través de la “diversidad específica” definida como el número total de especies diferentes que conviven en un ecosistema. Aun con una definición tan simple resulta problemático y desmesurado determinar la diversidad específica de la mayor parte de los ecosistemas naturales salvo los más simples. Por norma general, en los ecosistemas terrestres, excepto en estudios particulares sobre la ecología del suelo o los procesos de descomposición, se excluyen los microorganismos, refiriéndose únicamente a la diversidad florística o faunística. Incluso en este sentido más restringido, la labor de establecer la composición completa es demasiado larga y llena de dificultades para un ecólogo que no puede estar familiarizado con tantos grupos diferentes de organismos, por lo que el concepto se restringe aún más para incluir solamente algunos grupos taxonómicos: plantas superiores, vertebrados, insectos, o aun táxones mucho más restringidos dentro de cada uno de estos conjuntos.

Un segundo parámetro que hay que fijar es la superficie que debe ser muestreada para establecer el número total de especies presentes, ya que la medida de la diversidad sólo tiene sentido cuando es referida a una cierta área o muestra. Este hecho introduce complicaciones metodológicas y conceptuales adicionales. En la mayor parte de los ecosistemas de tierra firme la relación entre el número de especies presentes y la superficie muestreada sigue un patrón característico (fig. 12.1). Si partimos de parcelas pequeñas en relación con el tamaño de los individuos, el número de especies aumentará rápidamente al aumentar el área muestreada para luego acercarse asintóticamente a un cierto valor al hacerse muy grande el tamaño de la muestra. De aquí surgió el concepto de “área mínima” como la menor superficie del ecosistema que debe ser muestreada si quiere obtenerse una representación adecuada del número total de especies que lo componen. Debi-

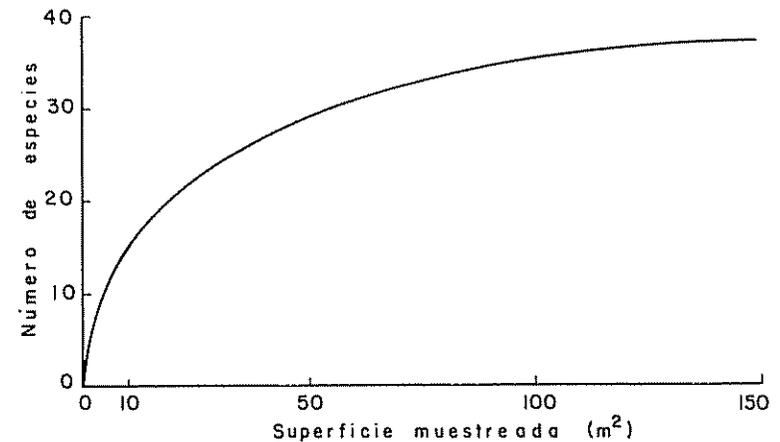


Figura 12.1. Una curva característica de la relación entre número de especies de plantas superiores presentes y superficie muestreada, en una sabana estacional de los llanos de Venezuela. En este caso el área mínima sería de aproximadamente 100 m². Datos del autor.

do a esta variación en la diversidad específica, mejor que referirse a una cifra determinada es trabajar en base al “espectro de diversidad” del ecosistema (Margalef, 1974), es decir, determinar este atributo en función del área de la muestra.

La diversidad específica varía mucho comparando diferentes ecosistemas (tabla 12.1). Las selvas tropicales de baja altitud pasan por ser los ecosistemas más diversificados en especies. Así, por ejemplo, su riqueza florística, considerando exclusivamente los árboles, puede alcanzar las 500 especies por hectárea, e incluso sobrepasar las 1000 spp/ha si se tienen en cuenta todas las plantas superiores. En cambio, los ecosistemas de ambientes extremos, como los desiertos tanto cálidos como fríos, o las formaciones típicas de suelos salinos o anegados, presentan una relativa pobreza en su composición. En general la tendencia es hacia el aumento de la riqueza florística y faunística con el incremento de la precipitación anual, de las temperaturas medias y de la humedad atmosférica.

Una segunda forma de considerar la diversidad de un ecosistema es teniendo en cuenta, además del número de especies, el número de individuos presentes de cada una de las especies. Este concepto de

Tabla 12.1. Rangos de variación en la diversidad específica para algunos ecosistemas tropicales y extratropicales, considerando diferentes grupos de plantas y animales. Obsérvese la tendencia hacia la disminución de la diversidad al aumentar el *stress* ambiental hídrico (sabana-semidesierto) o térmico (páramo-tundra). Datos de plantas tomados de diversas fuentes, datos de animales de Wilson (1974).

ECOSISTEMAS	Plantas vasculares spp/ha	Gramíneas spp/ha	Árboles spp/ha	Mamíferos spp/5 10 ⁴ km ²	Quirópteros spp/5 10 ⁴ km ²
TROPICALES:					
Selva tropical	300 - 1000	2 - 5	200 - 800	100 - 160	50 - 70
Sabana tropical	50 - 150	20 - 40	0 - 30	-	-
Selva nublada	50 - 150	2 - 5	20 - 80	100 - 150	50 - 70
Páramo	20 - 50	5 - 10	1 - 5	-	-
EXTRATROPICALES:					
Bosque deciduo	10 - 50	0 - 3	1 - 10	55 - 70	10 - 15
Bosque de coníferas	5 - 20	0 - 3	1 - 5	40 - 50	5
Tundra	5 - 30	2 - 5	0	15 - 40	0
Semidesierto cálido	10 - 50	2 - 5	0 - 10	50 - 80	15 - 20

“equitabilidad” mide en cierta forma la probabilidad de que individuos escogidos al azar pertenezcan a la misma especie. Un índice utilizado en la literatura ecológica para cuantificar la equitabilidad es el de Simpson, que indica la probabilidad de que los individuos escogidos al azar de una muestra pertenezcan a la misma especie:

$$S = 1 - \sum_{i=1}^z \frac{N_i^2}{N}$$

siendo N_i el número de individuos de la especie i dentro de una muestra de N individuos. Otro índice ampliamente utilizado es el de Shannon-Weaver, derivado de la teoría de la información, que cuantifica la incertidumbre en predecir la especie de individuos tomados al azar en un ecosistema:

$$H = - \sum_{i=1}^z p_i \cdot \log_2 p_i$$

siendo p_i la proporción de individuos de la especie i en la muestra.

En los ecosistemas continentales la equitabilidad aumenta desde las zonas polares hasta el ecuador a medida que las condiciones externas se acercan a las óptimas para mayor número de especies.

Inversamente relacionado con la equitabilidad está el concepto de “dominancia”, como indicación de la abundancia numérica de un número reducido de especies. En la mayor parte de los ecosistemas naturales sólo unas pocas especies, a menudo una sola, sobrepasan largamente en densidad (número de individuos por unidad de superficie) a otras especies pertenecientes a los mismos grupos taxonómicos o a la misma forma de vida. Así, por ejemplo, en un bosque una única especie de árbol puede representar el 80 % de los árboles presentes, en tanto que muchas otras especies sólo están representadas en conjunto por el 20 % restante de los individuos. Del mismo modo en un determinado ecosistema pueden ser dominantes dentro de cada forma de vida una o pocas especies de epifitas, de enredaderas, de aves insectívoras o de lombrices de tierra en el suelo.

La dominancia puede considerarse como expresión de la competencia interespecífica sobre todo si nos referimos a especies próximas entre sí en morfología y funcionamiento y, por ende, que tienden a utilizar recursos similares. Se conoce sin embargo muy poco de los mecanismos ecológicos y biológicos que son responsables o que posibilitan la preponderancia de ciertas especies en detrimento de todas las restantes, o que establecen condiciones de equilibrio o de codominancia entre varias de ellas en determinados ecosistemas. Un amplio campo dentro de la ecología evolutiva se ocupa de esta problemática de la “participación del nicho” entre poblaciones concurrentes.

Otra forma de analizar la diversidad de un ecosistema es en términos de riqueza en expresiones estructurales o morfofuncionales de su flora y de su fauna, es decir, en última instancia tratar de conocer cuántas estrategias evolutivas conviven en el mismo. Hilando fino puede llegarse a la conclusión de que cada una de las especies en realidad constituye una estrategia diferente, volviendo así al terreno de la diversidad específica. El llamado “principio de exclusión competitiva” de Gause (1934) sostiene que dos especies similares se excluyen entre sí, lo que equivale a decir que dos especies que coexisten, por fuerza deben tener necesidades diferentes, es decir ocupar diferentes nichos ecológicos.

Sin necesidad de entrar extensamente en una discusión sobre definición y naturaleza de las formas de vida o de las estrategias morfofuncionales que integran la estrategia global de cada especie, es obvio que existen grupos de especies frecuentemente sin relación filogenética estrecha entre sí pero con similitudes evidentes en su morfología externa o en la forma de cumplir ciertos procesos metabólicos claves. Así desde sus inicios la geografía botánica reconoció con Humboldt

la existencia de formas como las epífitas, árboles, arbustos, hierbas perennes y hierbas anuales, palmas, o por otra parte especies siempreverdes, deciduas, subáfilas, áfilas, suculentas, etc. Estos grupos representan sin duda grandes opciones o "síndromes de adaptación" a condiciones ambientales. Lo mismo puede decirse de elementos faunísticos como vertebrados arborícolas o corredores, granívoros, folívoros o insectívoros, etc.

La diversidad morfofuncional de los distintos ecosistemas no está aún bien establecida, aunque aparentemente no son los ambientes menos problemáticos los que han promovido una mayor diversidad de este tipo sino, por el contrario, ha ocurrido una mayor diversificación morfoestructural y funcional en ecosistemas sujetos a diversas tensiones ambientales, como los semidesiertos, tundras, páramos, praderas, estepas y bosques secos. En éstos aparecen estrategias evolutivas divergentes, pero todas ellas encaminadas, por diversas vías, a solucionar problemas básicos de supervivencia frente a medios relativamente hostiles o difíciles.

¿De qué factores depende la diversidad de un ecosistema, ya sea que la expresemos en términos de riqueza o de equitabilidad? En primer lugar tenemos que considerar sin duda una dimensión de tipo histórico. Debe transcurrir un cierto tiempo para que las poblaciones de plantas y animales que pueden teóricamente ocupar nichos vacíos en un ecosistema lleguen efectivamente al mismo. Este tiempo será más o menos largo en función de las barreras geográficas o ecológicas que deban atravesar, es decir del grado de aislamiento relativo del ecosistema con respecto a otros similares o a fuentes de especies potencialmente viables. Así, por ejemplo, las islas oceánicas, muy alejadas de las costas continentales, serán pobladas lentamente, al igual que los ambientes continentales muy aislados que configuran verdaderas "islas ecológicas", como las altas montañas en medio de zonas planas. La teoría del poblamiento y de los equilibrios poblacionales en estos ambientes-isla ha sido brillantemente desarrollada por MacArthur y Wilson (1967) en un trabajo que, aunque se aplicaba a modelos demasiado simples de la realidad, tuvo gran transcendencia en el desarrollo de la teoría ecológica.

En segundo término existe una dimensión ecológica que influye sobre la diversidad. ¿Cuántos nichos diferentes existen en un ecosistema?, o sea ¿cuál es la suma de recursos disponibles a ser repartidos entre diferentes poblaciones? En este sentido la diversidad mide la dimensión total del ecosistema en un espacio multidimensional donde cada recurso es un eje (Hutchinson, 1959). Evidentemente cuanto más

dilatado y equilibrado sea este "espacio-recursos" más variada será la dimensión "variabilidad biológica".

Un tercer factor operativo sobre la diversidad es la homogeneidad espaciotemporal del ecosistema, o la constancia de recursos en las cuatro dimensiones, las tres del espacio más la temporal. El número total de especies que pueden coexistir en un ecosistema aumenta sustancialmente si el hábitat global ocupado por una comunidad biótica no es homogéneo sino que forma un mosaico de microhábitats, bien en sentido horizontal o bien en un eje vertical; o si se presentan fluctuaciones de cualquier naturaleza que conducen a la aparición periódica de nuevos recursos. Por supuesto los microhábitats deben estar funcionalmente ligados entre sí como para constituir un único sistema ecológico, de lo contrario deberían realmente ser considerados como dos o más ecosistemas más o menos interdigitados entre sí.

Una cuarta dimensión a tener en cuenta es la regularidad o predecibilidad de las variaciones ambientales. Cuanto más regular o predecible sea un ambiente, habrá mejores probabilidades de supervivencia para mayor número de especies. Los ambientes sujetos a cambios drásticos poco predecibles sólo permiten la supervivencia de pocas especies particularmente adaptadas, como hemos visto ya al hablar de las pioneras y colonizadoras. Finalmente, es posible que también tenga cierta influencia sobre la diversidad, el número y la intensidad de las interacciones entre distintas especies: depredación, simbiosis, alelopatías, etc. Aunque posiblemente la influencia se exprese más en términos de equitabilidad que de aumento o disminución de la riqueza específica del sistema. Analizaremos más adelante el difícil problema de la relación entre diversidad y otros parámetros del ecosistema como la estabilidad o la madurez.

12.3 HOMOGENEIDAD Y CONTINUIDAD EN LOS ECOSISTEMAS

Éstos han sido dos de los conceptos más controvertidos de la ecología durante muchos años. Ambos están tan vinculados entre sí que la definición de uno de ellos determina el criterio que se tenga sobre el otro. ¿Cuánto un ecosistema puede considerarse homogéneo? Ya que estamos tratando con un conjunto variado de poblaciones de distintas especies y dado que cada población está formada por individuos más o menos discretos que influyen y son influidos por su hábitat, la noción de "homogeneidad espacial" depende completamente de la es-

cala o dimensión espacial del análisis del ecosistema. Debemos sobrepasar ampliamente la dimensión de los individuos, ya sea como volumen o como superficie de terreno que ocupan, de modo que podamos abarcar un conjunto suficientemente numeroso y variado de ellos, para situarnos así al nivel de la comunidad biótica y de su ambiente. En este sentido volvemos al problema ya mencionado en la sección precedente del "área mínima" de un ecosistema.

La homogeneidad será entonces el reflejo de variables poblacionales intrínsecas de cada población o dependientes de sus interrelaciones con las demás. Constituye por lo tanto un parámetro estadístico, determinable sólo en base a un muestreo satisfactorio, y con fluctuaciones tanto regulares como aleatorias. Podemos considerar entonces que un ecosistema es espacialmente homogéneo cuando determinados parámetros no varían significativamente de una zona a otra. Con esta definición puede fácilmente ponerse a prueba y cuantificar la homogeneidad. Escogiendo cualquier parámetro comunitario, como por ejemplo la densidad o la frecuencia de cada población, podemos, mediante un muestreo adecuado, comparar sus valores en diferentes zonas del ecosistema, o estratos del muestreo, determinando la probabilidad de que cada submuestra pertenezca o no a la misma población estadística. Por supuesto esta homogeneidad dependerá del tamaño físico de las unidades o de las muestras tomadas, por lo que también en este caso, como en el de la diversidad, es conveniente analizar un "espectro de homogeneidad" en función del área de las parcelas. Este tipo de estudio, conocido como "análisis de puestas" (Greig-Smith, 1964; Kershaw, 1973) puede indicarnos asimismo cuáles podrán ser los factores externos relacionados con cada oscilación del espectro de homogeneidad.

También podría considerarse la homogeneidad de un ecosistema desde su ángulo funcional, determinando si hay variaciones espaciales importantes en parámetros como la biomasa, producción primaria, balance hídrico o flujo de elementos. Es posible que aún con cierta heterogeneidad en la composición que puede ser evidenciada mediante un análisis de pautas, la mayor parte de los ecosistemas exhiban sin embargo una relativa homogeneidad funcional mientras se mantenga también cierto grado de constancia estructural. En todo caso esta homogeneidad a nivel de metabolismo del sistema es mucho más complicada de determinar que la simple homogeneidad espacial en composición y en representación relativa de las diferentes poblaciones, pero su importancia práctica al indicarnos la invariancia de procesos críticos como la

producción o el ciclado de elementos hace que se justifique ampliamente este tema de investigación.

Si un ecosistema es heterogéneo con respecto a alguno de sus parámetros en una cierta escala espacial, evidenciando así la existencia de al menos dos subsistemas diferentes con respecto a la variable analizada, puede suceder que ambos subsistemas formen unidades espaciales discretas, reconocibles y separables sobre el terreno, de modo que el ecosistema en su conjunto no sería sino un mosaico diferenciable pero inseparable de estas dos unidades diferentes e interconectadas. Por el contrario, podría suceder que hubiera dos subsistemas claramente diferenciables entre sí, pero también numerosas situaciones intermedias donde las características de uno u otro se confunden. Esta gradación en los cambios puede a su vez mostrar límites geográficos netos o difusos. En el primer caso analizado de heterogeneidad existe tanto una discontinuidad ecológica como geográfica, en el segundo caso estamos frente a una continuidad ecológica, un gradiente de variación, con o sin continuidad espacial (fig. 12.2).

El problema de la continuidad o de la discontinuidad entre varian-

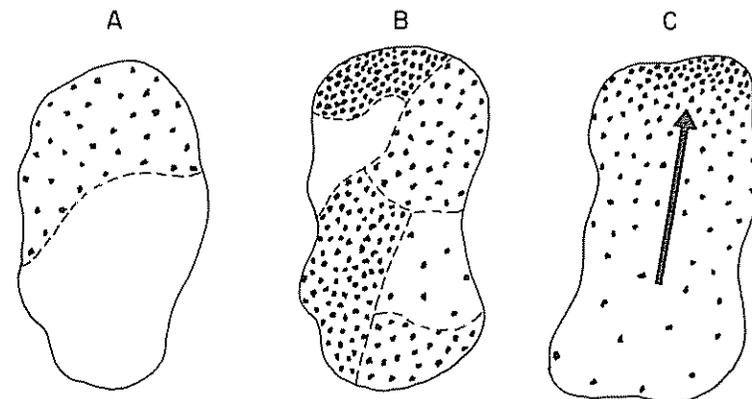


Figura 12.2. Tres casos de heterogeneidad en ecosistemas. A. La presencia de una especie diferencia netamente dos subsistemas. B. Las variaciones en la densidad de una especie son espacialmente delimitables, obteniéndose así unidades concretas. Es decir, existe una discontinuidad geográfica pero una continuidad ecológica en el conjunto de las subunidades, dada por el gradiente de densidad. C. La densidad aumenta gradualmente siguiendo el gradiente indicado por la flecha. Existe entonces tanto continuidad ecológica como geográfica.

tes dentro de un único ecosistema o entre diversos ecosistemas más o menos similares entre sí se complica bastante al pasar del análisis unidimensional, basado en un solo atributo o una sola población, al análisis multidimensional, que tiene en cuenta la variabilidad espacial o temporal de un conjunto más o menos amplio de propiedades cuantificables. Así, por ejemplo, la población de una especie puede estar distribuida en forma heterogénea en un cierto espacio a una determinada escala de análisis, con áreas donde está presente y otras zonas donde falta totalmente, dando así origen a un patrón netamente discontinuo, al menos a la escala considerada. Pero también puede ser que la población varíe gradualmente su densidad desde un máximo en algunas zonas hasta un mínimo en otras, ofreciendo así un ejemplo de "continuidad", todo dentro del marco unidimensional de una sola población dentro del conjunto del ecosistema. Es fácil darse cuenta de que cuanto más atributos del ecosistema utilizemos y cuanto más finamente cuantifiquemos sus variaciones espacio-temporales, obtendremos un cuadro global cada vez más continuo en el que cada atributo irá variando siguiendo gradientes no sólo continuos sino además no superponibles con los gradientes de variación de los demás atributos muestrados. Esto ya lo vimos en el capítulo 11 (fig. 11.9) al hablar de continuidad en los cambios temporales de los ecosistemas.

Si cada población tiene una respuesta individual única y diferente de las demás frente al conjunto de fuerzas externas que la modelan, una comunidad biótica no es más que un conjunto de poblaciones que coexisten en cierta área, cuya distribución es producto de una red intrincada y compleja de interacciones interpoblacionales y con el medio, pero sin ninguna realidad espacial concreta. Cada zona, cada muestra, es diferente a las demás, es única, representa un punto singular dentro de un hiperespacio de n dimensiones, donde n es el número total de atributos o de especies que se toman en cuenta para el análisis.

Si el ecosistema no tiene expresión espacial como un conjunto homogéneo de poblaciones con ciertos atributos de conjunto, sino que es en realidad un campo de interacciones variables, lo importante no será entonces considerar un fragmento arbitrario del continuo espacio-temporal, sino visualizar el conjunto, sus líneas de fuerza, sus gradientes. El problema no es poner límites entre unidades concretas y discretas, sino establecer patrones de variabilidad. Éste es el principio subyacente en las metodologías de "ordenamiento" de comunidades y de ecosistemas, en contraposición con los procedimientos de "clasificación", basados en la discontinuidad entre clases y en la jerarquización de sus diferencias (Whittaker, 1973).

Frente a esta disyuntiva clasificación-ordenamiento, unidades discretas-variaciones continuas, es importante no perder de vista qué es lo real, qué aparece como artefacto metodológico y qué es abstracción conceptual. El concepto de ecosistema está dirigido a resaltar las relaciones estructurales y funcionales entre poblaciones muy diversas destacando los procesos que las unen. Todo ecosistema es esencialmente cambiante, en el tiempo y en el espacio, pero hay invariantes que, para un tiempo dado, no se modifican de un punto a otro, o sus modificaciones son poco significativas comparadas con la información que puede aportar su misma constancia. En estos casos conviene más resaltar la homogeneidad que la variabilidad. Sin embargo, si es nuestro propósito analizar la estructura fina del ecosistema, profundizar la comprensión de su dinámica, será justamente la variabilidad la que nos brindará la información más relevante. Operativamente podemos escoger entre metodologías que penetren de lleno en el microcosmos de la variabilidad (ordenamiento) u otras que la oscurezcan para destacar constancias y similitudes (clasificación). Todo dependerá de cuál sea nuestro objetivo concreto en la investigación de un problema ecológico. La realidad presenta infinitas variaciones, su conceptualización destaca uno u otro aspecto parcial de la misma, los métodos de estudio se adecúan a los fines perseguidos y se apoyan en uno u otro modelo conceptual del mundo real.

12.4 ESTABILIDAD Y ELASTICIDAD

El concepto de estabilidad, así como sus relaciones con otras características del ecosistema, ha sido cuestión muy debatida en el desarrollo reciente de la teoría ecológica, tanto por su importancia teórica como por sus obvias implicaciones en la práctica de la gestión y la utilización de los ecosistemas.

En primer lugar debemos referirnos a la "estabilidad" bajo condiciones naturales, o al menos normales para un ecosistema, lo que nos lleva nuevamente a las teorías sucesionales que ya hemos visto en el capítulo anterior, con etapas serales intrínsecamente inestables y etapas climácicas inherentemente estables o al menos tan estables como el medio que las rodea y las condiciona.

Un segundo aspecto diferente es la estabilidad que puede evidenciar un sistema cuando es sometido a situaciones excepcionales, sean éstas naturales o de origen antrópico. Este tipo de estabilidad ha dado origen al concepto de "elasticidad" (*resilience*) como capacidad de volver

al mismo estado inicial de equilibrio después de una alteración (Holling, 1973). Representa en cierto modo la inercia del ecosistema como resistencia a un cambio permanente, pero el concepto puede ampliarse hasta abarcar la capacidad para absorber y aun para utilizar los cambios externos para reforzar la estabilidad. Es decir, ciertos ecosistemas parecen capaces no solamente de absorber impactos ambientales o humanos de cierta magnitud, sino de utilizarlos como mecanismos de persistencia. Un caso típico de esta forma de asimilar un impacto sería el de muchos ecosistemas herbáceos: praderas y otros tipos de pastizal, capaces de tolerar y de aprovechar cierta intensidad de pastoreo.

Podemos representar gráficamente (fig. 12.3) el comportamiento de un sistema frente a una perturbación externa como una espiral que nos muestra los estados sucesivos del sistema a lo largo del tiempo. Si ésta converge hacia el punto inicial de estabilidad estamos frente a un ecosistema elástico; por el contrario, si diverge cada vez más hacia otras condiciones finales, carece totalmente de elasticidad. Es quizás más adecuado cuantificar esta variable definiendo para cada sistema un "área de estabilidad" o amplitud (Oriens, 1975), dentro de la cual

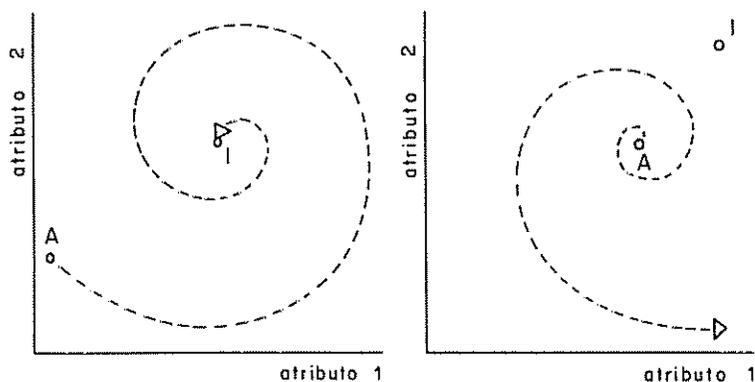


Figura 12.3. Representación de la estabilidad de un ecosistema frente a una perturbación. En el diagrama de la izquierda el sistema aparece como elástico, pues al ser llevado desde el estado inicial (I) a un estado alterado (A), se desarrollan una serie de cambios que tienden a hacerlo regresar a la posición inicial de equilibrio. En el diagrama de la derecha, en cambio, el ecosistema no muestra elasticidad pues a partir del estado alterado A tiende a alejarse cada vez más del estado inicial de equilibrio I .

converge hacia las condiciones iniciales después de una alteración, mientras que si el impacto exterior lo lleva por fuera de la misma, el sistema no regresa a su punto original (fig. 12.4). Las situaciones reales pueden ser por supuesto bastante más complejas, con más de una zona de estabilidad. Por otra parte la definición de la misma está obviamente ligada al tipo de alteración ya que un ecosistema puede ser capaz de absorber grandes impactos de cierto tipo (las sabanas el fuego periódico, por ejemplo) mientras que son sumamente sensibles a otras perturbaciones (el fuego destruye un bosque). Por otra parte, para que el concepto de elasticidad tenga cierto valor práctico debe referirse a un cierto rango temporal, es decir, indicarnos no sólo la dirección sino también la velocidad de los cambios.

¿Qué características estructurales o funcionales hacen que un ecosistema sea más o menos estable frente a una determinada perturbación? Uno de los postulados más tenaces de la teoría ecológica fue la supuesta dependencia de la estabilidad con respecto a la complejidad del sistema. Cuanto más estructurado fuese un ecosistema, cuanto más diversificado, cuanto mayor el número de interconexiones de todo tipo que ligasen sus componentes, mayor debía ser su capacidad de auto-perpetuarse y de mantenerse en equilibrio estable. La lógica de es-

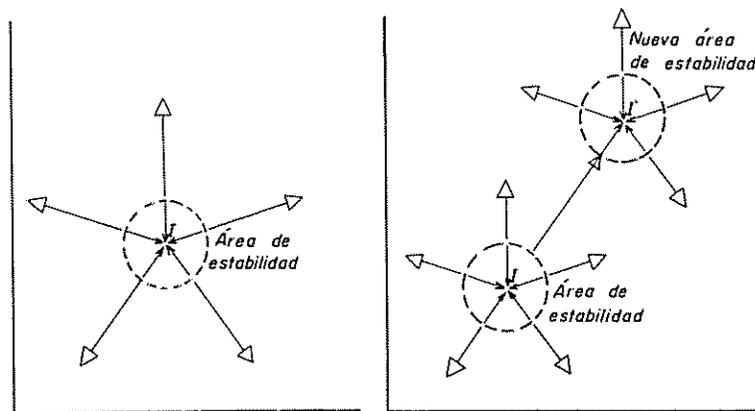


Figura 12.4. Dos condiciones de estabilidad de un ecosistema. A la izquierda el ecosistema permanece estable mientras la perturbación no lo saque de su área de estabilidad alrededor del punto de equilibrio I . En el diagrama de la derecha el ecosistema tiene su zona de estabilidad alrededor de I , pero si es llevado hasta el punto I' encuentra una nueva posición de equilibrio con su correspondiente área de estabilidad.

te postulado reside en suponer con buenas razones que cuanto más compleja y elaborada fuese la red de interacciones internas, más resistente sería o más fácilmente se reconstituiría al producirse alguna disrupción en sus eslabones. Eliminar por ejemplo una especie en este sistema complejo debería conducir a su inmediato reemplazo funcional por otra especie, o al menos a que su ausencia no significase una modificación substancial del equilibrio. Sin embargo, en base al breve análisis conceptual precedente, podemos colegir que esta generalización que une complejidad con estabilidad peca de una simplificación excesiva, llevando a algunos autores a un punto de vista diametralmente opuesto (May, 1975).

La estabilidad dependerá en buena medida del tipo de perturbación y de su intensidad y recurrencia. Un ecosistema de muy alta diversidad y equitabilidad seguramente será capaz de absorber fácilmente la pérdida de alguna de sus especies, pero puede no ser capaz de resistir por ejemplo un mínimo cambio en la composición de la atmósfera o en el *status* nutritivo del suelo. Quizás una de las pocas generalizaciones válidas en este tema sea el que los ecosistemas tendrán mejores posibilidades de sobreponerse a alteraciones a las que estén habituados, es decir, que pueden haber ocurrido con cierta frecuencia durante su larga historia evolutiva; o al menos si estas alteraciones resultan nuevas e inesperadas, que produzcan efectos similares a los de otros agentes naturales normales en el ecosistema. Puede predecirse por ejemplo que un bosque deciduo tiene mucha mayor probabilidad de resistir o tolerar la acción de un agente defoliante, ya sea una plaga o un compuesto químico, que un bosque siempreverde, ya que para el primero la pérdida total del follaje es un fenómeno normal que ocurre cada año como respuesta adaptativa a procesos naturales (sequía o frío), mientras que el bosque siempreverde renueva sus hojas continuamente y no podrá soportar indemne una pérdida abrupta y prolongada de todo su aparato asimilatorio.

12.5 LA VARIACIÓN EN LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS ECOSISTEMAS DURANTE LOS PROCESOS SUCESIONALES

Analizar el sentido de los cambios que se producen durante los procesos sucesionales en los atributos y las funciones que caracterizan a los ecosistemas tiene el doble propósito de conseguir evaluar más adecuadamente el *status* sucesional de un cierto sistema midiendo alguno de sus atributos, y recíprocamente de comprender mejor el significado

ecológico de estas variables al ponerlas dentro del marco de referencia de un gradiente sucesional. Los conocimientos actuales no permiten cuantificar estas relaciones, ni tampoco explicitarlas detalladamente a lo largo de las distintas etapas serales. No obstante, aún una consideración a un nivel enteramente cualitativo, que indique de manera cruda la relación entre características de etapas pioneras y de etapas maduras, nos será útil como marco de referencia y como cuadro de síntesis de una buena parte de la actual teoría ecológica de los ecosistemas.

Seguiremos en gran parte las ideas de Odum (1969, 1971) y de Margalef (1974), resumidas en la tabla 12.2. Tanto la biomasa vegetal

Tabla 12.2. Tendencias en características de ecosistemas según su posición en los extremos de gradientes sucesionales. Adaptado de Odum (1969) y Margalef (1974).

ATRIBUTOS	ETAPAS PIONERAS	ETAPAS MADURAS
Materia orgánica total, biomasa		Aumenta
Nutrientes inorgánicos	Extrabióticos	Intrabióticos
	Reducción del tiempo de permanencia fuera de los organismos:	
Diversidad, equitabilidad	Baja	Alta
Diversidad de nichos	Baja	Alta
Tolerancia, amplitud ecológica	Amplia	Estrecha
Tamaño individual	Reducido	Grande
Ciclo de vida	Cortos, simples	Largos, complejos
Acumulación de biomasa	Alta	Baja
Producción neta	Variable	Alta
BNA/BA	Baja	Alta
P_n/B	Disminución, se retarda la renovación de la biomasa	
P_b/P_n	Aumenta	
Acumulación de partes menos activas	Aumenta	
Cadenas tróficas	Simple	Redes complejas
Ciclos minerales	Abiertos	Cerrados
Papel de descomponedores en reciclado	Poco importante	Importante
Procesos de simbiosis	No desarrollados	Múltiples
Conservación de nutrientes	Pobres	Buena
Elasticidad	?	?
Estabilidad poblacional	Baja	Alta

y animal como la materia orgánica del ecosistema, incluyendo necromasa y materia orgánica edáfica, se incrementan durante el proceso sucesional. Sin embargo ya hemos visto (fig. 11.11) que el máximo de MOT no corresponde necesariamente a la etapa de equilibrio dinámico estable. La diversidad específica y la equitabilidad se incrementan con la madurez, lo mismo que la diversidad de nichos, de formas biológicas, de sustancias químicas, etc. En cambio, la tolerancia de las especies a las condiciones ambientales, o su amplitud ecológica, disminuye ya que las especies pioneras tienen, como ya analizáramos en el capítulo 11, un espectro de tolerancia más amplio que las especies de ecosistemas maduros. Los ciclos de vida se van haciendo más largos y complejos al mismo tiempo que aumenta el tamaño de los individuos.

En cuanto a los procesos productivos, es interesante señalar cómo durante la sucesión va aumentando la relación de la biomasa no asimiladora a la biomasa asimiladora, acumulándose así órganos y estructuras menos activos, como la madera por ejemplo. Al mismo tiempo, el incremento de la biomasa sin un aumento paralelo en la productividad neta conduce a una menor relación P_n/B , es decir a una mayor vida media de la biomasa y un retardo en las tasas de renovación de la misma. Del mismo modo, el incremento de estructuras "parasitarias" conduce al aumento de la relación producción bruta sobre producción neta, invirtiéndose más energía en la respiración y menos en el incremento de la biomasa. Este incremento disminuye hasta alcanzar un valor nulo en un ecosistema totalmente estable.

En lo que respecta a los ciclos de los nutrientes y los procesos de conservación de los mismos (Gorham y colab. 1979), resulta bien evidente la tendencia en la sucesión a un incremento en el ahorro de nutrientes, a través tanto de su concentración en los organismos como cerrando los ciclos (reciclados internos), aumentando la importancia de la descomposición y la velocidad del reciclado. También influye en la economía de elementos minerales la mayor diversidad de los procesos simbióticos (fijación simbiótica de nitrógeno, micorrizas, etc.).

Según hemos visto anteriormente, quedaría como punto aún no del todo claro la relación entre estabilidad y madurez, pudiendo mantener solamente como conclusión de valor general el incremento de la estabilidad poblacional en las etapas más avanzadas de las sucesiones.

En síntesis podría decirse que el proceso de madurez implica un aumento en la biomasa que puede mantener el sistema en base a un flujo fijo de energía externa; o lo que es lo mismo, a la disminución de la energía necesaria para mantener la unidad de biomasa. El proceso sucesional implica entonces un incremento en la eficiencia energética y

una disminución en la entropía del sistema. En esto se asemeja a muchos otros procesos biológicos de maduración o de desarrollo.

12.6 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Kershaw, K.A., *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. 2ª ed. Edward Arnold, Londres, 1973.
Un texto muy conciso de ecología de plantas con énfasis en los cambios vegetacionales y en los problemas teóricos y prácticos del muestreo, la homogeneidad, la continuidad, el análisis de patrones espaciales y las metodologías de clasificación y de ordenamiento.
2. Mac Arthur, R.H., *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, Nueva York, Evanston, San Francisco, Londres, 1977.
Este apretado texto de Mac Arthur expone sus ideas sobre biogeografía insular y patrones de diversidad específica, que tanta influencia han tenido en la teoría ecológica en las dos últimas décadas. Además posee un capítulo rico en ejemplos sobre comparación entre ecosistemas y comunidades de latitudes templadas y tropicales.
3. Margalef, R., *Ecología*. Omega, Barcelona, 1974.
El monumental tratado de Margalef, al que ya hemos hecho referencia en varias oportunidades, también desarrolla extensamente el tema de la diversidad y otras propiedades de los ecosistemas.
4. Van Dobben, W.H. y Lowe-McConnell, R.H., *Unifyin Concepts in Ecology*. W. Junk, La Haya, 1975. Traducción castellana, *Conceptos unificadores en ecología*, Blume, Barcelona, 1980.
Contiene los trabajos y las discusiones de las sesiones plenarias del Primer Congreso Internacional de Ecología (La Haya, 1974), que tuvo precisamente el título de este libro como divisa central. La mitad del libro está dedicado a una apasionante presentación y discusión de los problemas de la diversidad, estabilidad y madurez en ecosistemas naturales e influenciados por el hombre, así como de las conclusiones prácticas que podían derivarse para la gestión más eficiente de los mismos.

Otras referencias citadas en el texto

1. Gause, G.F., *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, 1934.
2. Gorham, E., Vitousek, P.M. y Reiners, W.A., The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 53-84 (1979).
3. Greig-Smith, P., *Quantitative Plant Ecology*. 2ª ed. Butterworths, Londres, 1974.
4. Holling, C.S., Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4:1-23 (1973).
5. Hutchinson, G.E., Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals. *Amer. Naturalist*, 93:145-159 (1959).
6. Mac Arthur, R.H. y Wilson, E.O., *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1967.
7. May, R.M., 1975. Estabilidad en los ecosistemas: algunos comentarios. En W.H. van Dobben y R.H. Lowe-McConnell (Eds.), *Conceptos unificadores en ecología*, Blume, Barcelona, 1980.
8. Odum, E.P. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270 (1969).
9. Odum, E.P., *Fundamentals of Ecology*. W.B. Saunders, Philadelphia, 1971. Traducción castellana: *Ecología*. Interamericana, México, 1972.
10. Orians, G.H., Diversidad, estabilidad y madurez en los ecosistemas naturales. En W.T. van Dobben y R.H. Lowe-McConnell (Eds.), *Conceptos unificadores en ecología*, Blume, Barcelona, 1980.
11. Wilson, J.W., Analytical zoogeography of north american mammals. *Evolution*, 28:124-140 (1974).
12. Whittaker, R.H. (Ed.), Ordination and Classification of Communities. *Handbook of Vegetation Science*, 5:1-737. W. Junk, La Haya, 1973.

13

El hombre en la ecosfera

13.1 LA ECOSFERA

Durante el desarrollo de los 12 capítulos precedentes hemos tomado al ecosistema como unidad central de nuestro análisis. Hemos visto cómo esta unidad ecológica es la expresión de un conjunto de procesos de intercambio con el medio y de interconexión entre sus diferentes componentes o subsistemas. Como resultado de estos procesos dinámicos el conjunto manifiesta una coherencia estructural, funcional y genética, adquiriendo de este modo propiedades emergentes inexistentes o carentes de sentido en los niveles inferiores de integración natural. Estos atributos exclusivos y característicos de los ecosistemas pueden perdurar o cambiar con el transcurso del tiempo de maneras a menudo predecibles.

Sin duda alguna los ecosistemas han sido la forma más fecunda de conceptualización que ha seguido la ciencia ecológica para aprehender la diversidad de procesos naturales que ligan fenómenos de naturaleza biológica con manifestaciones ambientales de índole esencialmente fisicoquímica. Hoy podemos darnos cuenta de que el haber escogido al ecosistema como punto central de mira significó un desarrollo rápido y substancial de nuestra comprensión de la naturaleza. Pero este avance se complementa y se completa aún más cuando colocamos a los ecosistemas dentro de un sistema natural global y comprensivo que abarca toda la interfase externa de nuestro planeta. Resulta difícil sobreestimar la trascendencia que el énfasis en el concepto de "ecosfera" ha significado para toda la investigación ecológica. Hacer resaltar el mismo tiempo la unicidad y la "unicidad" de nuestro medio natural,

colocarlo en el centro de las inquietudes de una ciencia pujante como la ecología, considerarlo simultáneamente un objeto de preocupación y de estudio, ha implicado *ipso facto* darnos cuenta de nuestra ignorancia y de nuestra responsabilidad.

Ecosfera tiene un sentido y un énfasis más amplio que el concepto de "biosfera" que lo precedió. La biosfera evoca fundamentalmente al componente biótico de los ecosistemas, sin duda su nervio y su motor. Pero preferimos no obstante utilizar el concepto de ecosfera para no subestimar la acción y la importancia de los agentes físicos que a través de las envolturas fluidas del planeta: hidrosfera y atmósfera, cobijan, modelan, modifican y condicionan la existencia de la vida y de la biosfera.

Pero la ecosfera no es solamente el conjunto de los ecosistemas del planeta. Si así fuera, el concepto quedaría empobrecido en su profundidad y fertilidad. La ecosfera es un nivel de integración superior, donde emergen procesos propios que sólo pueden ser captados, analizados, modelados y comprendidos a este nivel. Aunque todavía nos encontremos ante los primeros balbuceos de una "ciencia de la ecosfera", ya el haberla inventado introdujo una novedad superlativa en el mundo de las ciencias naturales y humanas.

La ecosfera considerada a la escala del planeta no representa, por el momento, más que una película superficial, sumamente delgada, más o menos continua y muy heterogénea, que recubre todo el globo terráqueo. Sobre los continentes su espesor es del orden de pocos metros, en áreas marinas incluye la totalidad de los océanos, desde la fina capa superior eufótica y productiva hasta las profundidades marinas disfóticas pobladas únicamente por organismos heterótrofos (fig. 13.1). En este caso la película biótica es algo más espesa, unos pocos kilómetros, pero también mucho más diluida que en las zonas continentales.

Los fenómenos más profundos que influyen o participan en la dinámica de la ecosfera se originan inmediatamente por debajo de la corteza terrestre, en las zonas superiores del manto, a algunas decenas de kilómetros bajo la superficie. Allí se preparan los fenómenos de vulcanismo, ascensos del magma, fuentes hidrotermales, además de tener su piso las placas que con su continuo movimiento conforman el cambiante rompecabezas de las configuraciones de continentes y océanos. El límite superior de la ecosfera también es difuso, existe por un lado una parabiosfera constituida por formas orgánicas sumamente resistentes que se mantienen mucho tiempo suspendidas en el aire: esporas, polen, bacterias, etc. Por otra parte, ya hemos visto en el capítulo 2

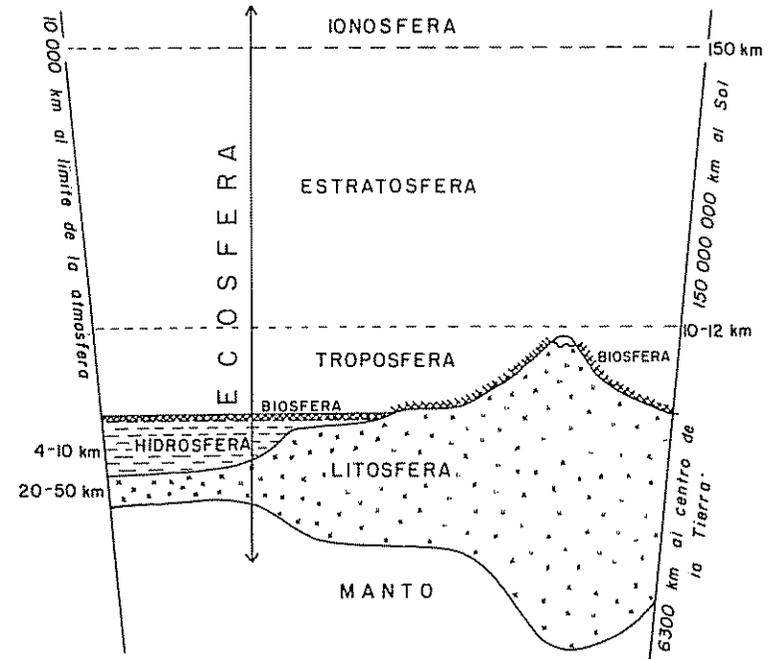


Figura 13.1. Esquemización de una sección vertical de la ecosfera, mostrando su límite inferior en el manto y el superior en la ionosfera. Nótese la delgada película que constituye la biosfera en la interfase entre atmósfera, hidrosfera y litosfera.

cómo ciertos fenómenos de especial relevancia ecológica ocurren en los niveles de la ozonósfera y la ionosfera. Es decir, podemos considerar que los 150 km inferiores de la atmósfera son escenario de procesos que influyen sobre, y constituyen parte de, la ecosfera.

En definitiva entonces, el núcleo substancial de la ecosfera está formado por una delgada película epicontinental donde se concentran los organismos vivos, se desarrolla la inmensa mayoría de la biomasa y tienen lugar los más importantes intercambios de energía y de materiales. Luego la ecosfera se diluye en las envolturas fluidas de la hidrosfera y la atmósfera y se prolonga hacia capas algo más profundas de la litosfera.

Este sistema global puede ser considerado como relativamente cerrado desde el punto de vista del aporte externo de materiales, limitada apenas a la caída de meteoritos y polvo cósmico, cuantitativamente insignificante. En cambio es completamente abierto desde el punto de vista energético, siendo activado en primer lugar por la irradiación solar, con aportes muchísimo menos significativos de la radiación cósmica y la energía geotérmica. Del mismo modo hay que tener en cuenta como agentes ecológicos a las fuerzas gravitatorias, en particular del Sol y de la Luna, con sus consecuencias sobre la dinámica de la atmósfera y de los océanos, e indirectamente sobre la ritmicidad de todos los procesos biológicos y ecológicos.

Quizás los ejemplos más evidentes del funcionamiento de la ecosfera como un verdadero sistema ecológico integrado los tengamos en los ciclos de los elementos esenciales para la vida. Ya sea en el caso que estudiáramos en el capítulo 8 del ciclo del nitrógeno, como en el del fósforo, calcio, potasio o cualquier otro de los macronutrientes o de los oligoelementos, todos estos ciclos implican múltiples procesos de transferencia hacia los ecosistemas, vía la atmósfera o la litosfera, y desde ellos a través de los vectores agua o aire, nuevamente hacia los océanos, la atmósfera o las rocas de la corteza. Ya sabemos que estos ciclos globales son sumamente complejos, que los ecosistemas constituyen las válvulas reguladoras de los flujos y que en general los tiempos de reciclado son muy largos en términos biológicos. Lo cual no disminuye por supuesto en modo alguno ni su trascendencia ni la necesidad urgente de profundizar su conocimiento aún tan incipiente. Sin embargo, como veremos en seguida, ha sido la acción modificadora del hombre, especialmente durante los últimos siglos, la que ha obligado a fijar la atención sobre la magnitud de las perturbaciones, la fragilidad de muchos procesos naturales y la rapidez de los cambios que pueden ser inducidos.

Recordemos asimismo el caso del balance global del carbono (capítulo 7), con el papel regulador crucial desempeñado por la asimilación fotosintética, así como las enormes consecuencias que un ligero incremento en la concentración de CO_2 en la atmósfera puede traer sobre las condiciones climáticas en todo el planeta. Los ejemplos podrían multiplicarse indefinidamente, mencionando entre otros las interrelaciones entre las superficies cubiertas por selvas y bosques, la deforestación creciente, la cantidad, composición y calidad de las aguas de drenaje y fluviales, las condiciones ecológicas de los grandes estuarios, etc. Todos estos ejemplos nos reafirmarían en la idea básica de que el equilibrio de la ecosfera depende de una red de interrelaciones entre

“todos” sus ecosistemas, que no puede degradarse o debilitarse un eslabón sin que sus consecuencias repercutan no solamente en aquellos ecosistemas directamente vinculados, o adyacentes o próximos a la alteración, sino sobre “toda” la ecosfera. La proximidad geográfica, o el aislamiento o alejamiento relativo de los focos de perturbación, no significa ninguna protección, pues las acciones ecológicas se transmiten a distancia; repetimos, *el sistema ecológico ecosfera es un todo único*. Según esto, una lógica consecuencia de las premisas anteriores podría ser la afirmación de que no es posible para ninguna sociedad o país limitarse a una política ecológica local, sino que ésta se convierte obligatoriamente en una tarea y una responsabilidad de todos, ya que todos estamos juntos sobre este navio espacial que es la Tierra.

13.2 EL HOMBRE

Nuestra especie, que presuntuosamente ha sido bautizada *Homo sapiens*, apareció hace algunos cientos de miles de años, a mediados del período Pleistoceno (véase Scientific American, 1975) es decir a partir del último diezmilésimo de la historia de la Tierra, de los 2 ó 3 últimos diezmilésimos de la historia de la vida. Somos recién llegados y nos encontramos con la magnífica herencia de un gran planeta habitable.

Durante el 99 % de nuestra existencia como especie nuestra actividad biológica y social no se diferenció mucho de la de otras especies del reino animal, a pesar de que el hombre para procurarse alimentos fue utilizando herramientas materiales relativamente sofisticadas como el hacha de piedra, el arpón de hueso, lanzas y flechas de madera y piedra, y a pesar de haber logrado domesticar la maravillosa herramienta del fuego.

Hace algunos miles de años, a mediados del Holoceno u época actual, nuestros antepasados aprendieron a explotar en su provecho unas pocas especies de animales y de plantas, logrando que se multiplicaran bajo su control y con su intervención deliberada, consiguiendo así una fuente de alimentos más abundante y más segura que la caza, la pesca o la recolección (Gordon Childe, 1936). Esta “revolución agrícola” parece haber desencadenado en poco tiempo una serie impresionante de transformaciones en la vida de nuestra especie que llevaron, entre otras cosas, a la construcción de ciudades, la invención de la escritura y la división de las sociedades en clases muy asimétricas en sus derechos y deberes y, frecuentemente, frontalmente antagónicas (Gordon Childe, 1936).

No intentaremos resumir la historia más reciente de la humanidad, ni deplorar sus miserias y celebrar sus éxitos. Lo único que queremos hacer notar es que la especie a la que pertenecemos colonizó la mayor parte de los continentes, alcanzando a principios de la Edad Moderna, hace unos 5 siglos, una población total del orden de 400 ó 500 millones de personas (Ehrlich y colab., 1977). Desde entonces diferentes circunstancias favorecieron un incremento poblacional cada vez más acelerado hasta alcanzar la cifra actual que supera los 4000 millones de personas (fig. 13.2). Es decir, se tardó medio millón de años en llegar a una población de 400 millones de personas, en tanto que en sólo medio millar de años más se decuplicó esta cifra.

Este incremento poblacional estuvo acompañado por un tremendo desarrollo en la capacidad de transformar y utilizar diversas fuentes de energía, que en las sociedades modernas se empleó para producir y transportar un número creciente y diversificado de productos: vestidos, alimentos, objetos útiles y suntuarios, etc. Tanto el aumento en

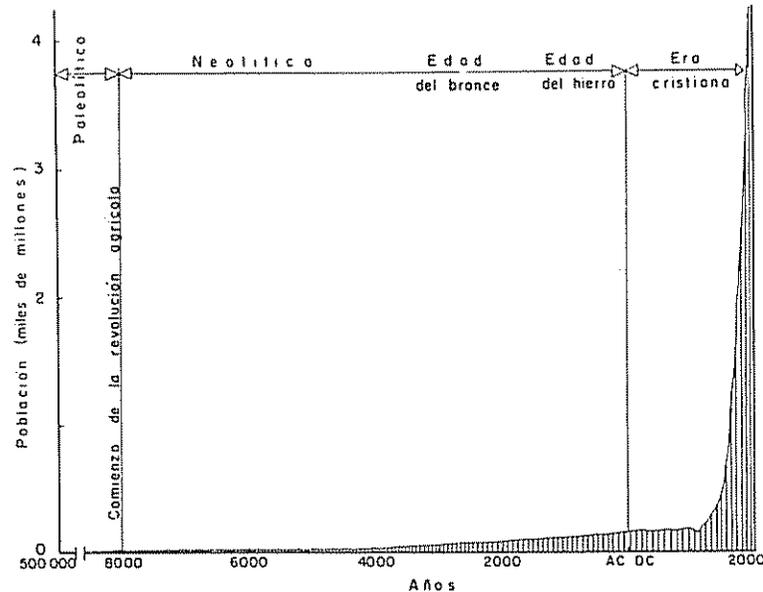


Figura 13.2. Incremento en la posición humana durante los últimos 500 000 años. Obsérvese la discontinuidad en la escala temporal así como el abrupto cambio de la pendiente que se produce a comienzos de la Edad Moderna. Tomado de Ehrlich y colab., 1977.

el número de habitantes del planeta, como el acelerado desarrollo tecnológico, fenómenos explosivos ambos, que sucedieron a la "revolución industrial" en occidente en los siglos XVIII y XIX, han conducido a aumentar el impacto humano sobre el medio físico y biótico, imponiendo transformaciones tan drásticas y extensas en los ecosistemas que ya han comenzado a reflejarse al nivel de la ecosfera.

Actualmente, los puntos más significativos a considerar para nuestro análisis sobre el papel del hombre en la ecosfera, son los siguientes:

- La población humana tiene necesidades biológicas mínimas que satisfacer. Debido al crecimiento demográfico vertiginoso, estas necesidades corresponden a enormes cantidades de alimentos y de materiales orgánicos y minerales necesarios para producir vestidos, viviendas, muebles, herramientas y toda la variedad de objetos necesarios para asegurar la subsistencia y la producción.
- Una parte numéricamente reducida de la humanidad, utiliza además una apreciable cantidad de bienes y servicios que están bastante por encima o más allá de las necesidades estrictamente biológicas. Por un lado están los bienes relacionados con el desarrollo cultural, físico y mental; por otra parte, la más substancial, los bienes utilizados para mejorar la vida material, fabricando una parafernalia de objetos que crean un cierto nivel de bienestar o de calidad de la vida. Por último, pero de ningún modo despreciable como inversión y como esfuerzo, está la fabricación de objetos dedicados a la destrucción y el aniquilamiento de otros estados y poblaciones supuestamente enemigos, con el juego continuado y macabro de la guerra.
- La satisfacción de las necesidades biológicas mínimas, el mantenimiento de la estructura productiva, el desarrollo de la vida social, hacen necesario utilizar cantidades crecientes de energía, obtenidas hasta ahora fundamentalmente de la energía química acumulada por los seres vivos (producción primaria, combustibles fósiles).

Trataremos de analizar ahora cómo ha respondido la sociedad a esta trilogía de incrementos población-bienes-energía, y cómo su respuesta está influyendo en el funcionamiento y el equilibrio global de la ecosfera.

13.3 LA COLISIÓN

La necesidad de explotar nuevas tierras agrícolas para proveer de alimentos, fibras y otros productos a una población creciente, fue con-

duciendo a una deforestación masiva, que ya a partir de mediados de la Edad Media extendió las fronteras agrícolas en las áreas más pobladas de Europa occidental (Duby, 1973). Los dos ecosistemas naturales que ocupaban primitivamente la mayor parte de las llanuras y mesetas: el bosque deciduo templado de hayas y robles en la zona atlántica, el bosque siempreverde de encinas en la región mediterránea, fueron retrocediendo hacia las áreas de relieve más escarpado o más difíciles de cultivar, al mismo tiempo que se extendían los cereales, prados, viñedos, huertos, etc. El fenómeno adquirió características tan desmesuradas que en antiguos países de bosques como Inglaterra o España faltaba la madera necesaria para la construcción o la fabricación de barcos. Con algunos siglos de retraso, el mismo proceso de expansión agrícola y retroceso forestal ocurrió en Europa oriental, el Extremo Oriente y las zonas templadas de América del Norte. En los países semiáridos del norte de África y del Oriente Medio, la desaparición casi completa de los macizos forestales fue anterior y más drástica, tanto por ser menos extensos sus bosques como por encontrarse en un equilibrio más delicado frente a climas adversos.

Actualmente las tierras cultivadas, en su mayor parte ganadas a los bosques, o menos frecuentemente a praderas y estepas, alcanzan los 1400 millones de ha, es decir casi el 10 % del total de las superficies continentales libres de hielo, con un promedio de 0.35 ha cultivadas por cada habitante del planeta (Ehrlich y colab., 1977). Por supuesto el impacto humano es aún más extensivo si consideramos las tierras de pastoreo y los bosques transformados en formaciones leñosas bajas y degradadas por la explotación abusiva.

Se calcula que el total de tierras potencialmente cultivables es del orden de los 3200 millones de ha, la mayor parte de estas tierras cultivables aún no cultivadas se encuentran en África y América del Sur (Ehrlich y colab., 1977). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que prácticamente todas las mejores tierras ya están siendo explotadas y que las que quedan son efectivamente tierras marginales cuya explotación sólo es posible con inversiones grandes en infraestructura y energía. Es decir, resulta aventurado suponer que si las tierras actualmente bajo explotación agrícola o pecuaria alimentan (mal) a la humanidad, el total de tierras potencialmente explotables permitirán mantener a algo más del doble de la población actual. Esto no es por supuesto imposible, pero sólo a costa de grandes inversiones que completarán el círculo vicioso de la destrucción y la contaminación.

Ya hemos analizado en el capítulo 5 algunos ejemplos de productividad comparada de agroecosistemas y ecosistemas naturales en zonas

tropicales y templadas. Las tierras dedicadas a cultivos anuales, como los cereales y las fibras, tienen generalmente una productividad bastante inferior a la de los ecosistemas naturales. Además el reemplazo de un ecosistema diversificado por un agroecosistema implica un empobrecimiento biológico extraordinario, y a menudo la pérdida irreparable de especies y de hábitats. Los estudios de Borman y Likens (1979), a los que hemos hecho referencia tantas veces, señalan de manera irrefutable las consecuencias que la deforestación puede tener sobre todos los ciclos biogeoquímicos acelerando la exportación de nutrientes. Por otra parte, para mantener una alta productividad agrícola en tierras sometidas reiteradamente a cultivo a través de decenios o de siglos, es necesario emplear cada vez cantidades mayores de fertilizantes, plaguicidas, energía, maquinarias, etc. En las áreas de agricultura más intensiva y productiva, la modificación de los ecosistemas originales es casi total, alcanzando a la vegetación, la fauna, la microflora, el suelo y el agua.

La reducción de las áreas forestales ha sido mucho mayor que el aumento de las tierras de cultivo y de pastoreo. Las estadísticas recientes (Persson, 1974) indican la existencia de 40 millones de km² de bosques y selvas, pero solamente la mitad de esta extensión corresponde a formaciones boscosas continuas y relativamente poco alteradas, la otra mitad son bosques abiertos o formaciones arbustivas o arbóreas bajas, muy degradadas en su estructura y composición, con escaso o nulo valor forestal. Una buena parte de los bosques tanto templados como tropicales ha sido explotada y aún sigue siéndolo con un criterio minero, como si fuesen recursos no renovables: se extrae todo lo que pueda tener valor económico sin importar en absoluto qué sucederá después. El destino de las selvas tropicales es especialmente dudoso si continúa la tendencia actual, siendo inevitable en este caso su desaparición casi completa aún antes de haber sido estudiada. La figura 13.3 muestra un ejemplo dramático en la cuenca del lago de Maracaibo en Venezuela, donde una selva tropical prácticamente intacta y desconocida, que cubría miles de km² se redujo a bosquesillos insignificantes a los pocos años de abrirse una carretera que la bordea.

Un impacto aún más brutal sobre los ecosistemas naturales es el que producen las formas más intensivas de ocupación humana: la urbanización y la industrialización. El crecimiento vertiginoso y desmesurado de las ciudades en todo el mundo, la formación de gigantescas megalópolis, la extensión de las vías de comunicación terrestres, aéreas y marítimas, la expansión de las actividades fabriles e industriales, ha significado cubrir con cemento miles de km² de tierras agrícolas o de

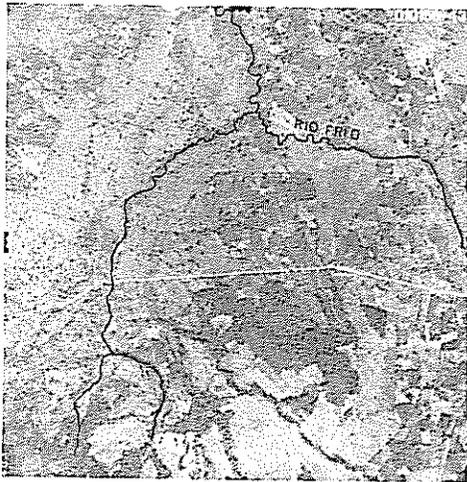
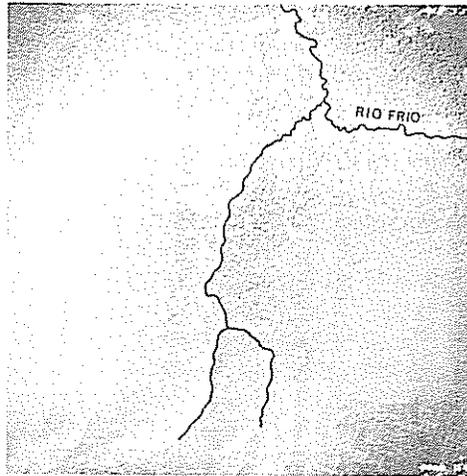


Figura 13.3. Dos fotografías aéreas de la misma zona, en el sur de la cuenca del lago de Maracaibo, Estado Zulia, Venezuela, tomadas con 12 años de intervalo. A. En 1952 casi la totalidad de esta región estaba cubierta por selva tropical. B. En 1964, 10 años después de la construcción de la carretera panamericana que atraviesa esta zona, la selva tropical ya ocupaba menos del 10 % de la superficie total.

paisajes naturales, haciendo desaparecer todo sistema natural en vastas áreas y reduciendo incluso peligrosamente las tierras cultivadas. Además de las consecuencias sociales, psicológicas y estéticas, la industrialización, sobre todo la gran industria, necesita cantidades crecientes de agua, que comienza por ende a ser un recurso escaso, compitiendo por su uso industrias, ciudades y cultivos. Asimismo las fábricas producen no sólo productos supuestamente útiles y necesarios, sino que derraman cantidades crecientes de desechos que contaminan las aguas y la atmósfera además de quitar al paisaje todo valor estético. No es necesario pintar con detalle este panorama desalentador, basta recorrer las áreas industriales de cualquier país para darse cuenta de la magnitud del impacto. Pero no debe creerse que se trata de efectos desastrosos pero puntuales, que lejos de las fábricas seguiremos teniendo la naturaleza tan colorida y viviente como siempre. El estudio de la composición química de las precipitaciones en áreas alejadas cientos de kilómetros de las aglomeraciones urbanoindustriales señala sin equívocos que serios efectos contaminantes ya se sienten a grandes distancias, en medio de un paisaje natural (Borman y Likens, 1979).

Algunos recursos ya han comenzado a ser críticos, poniendo serias dudas sobre la posibilidad de persistencia de este tipo de civilización industrial. No solamente el agua es disputada por usos concurrentes y excluyentes, sino que la energía se encarece y muchas materias primas comienzan a escasear. Asimismo se hace cada vez más difícil poder usufructuar de ciertos patrimonios comunes o ciertos bienes cuyo disfrute parecía estar más allá de cualquier duda: aire puro, naturaleza, silencio, privacidad, bosques, playas, ríos, etc.

13.4 FUTURO ¿HACIA UNA CONVIVENCIA ARMONIOSA?

Todos estos aspectos negativos que acabamos de señalar, producto aparentemente de la organización socioeconómica y del crecimiento poblacional, ¿son remediables? ¿Estamos dirigiéndonos inexorablemente hacia la ecocatástrofe que pronostican algunos futurólogos quizás demasiado melodramáticos y que pondría en peligro mortal a nuestra civilización y a nuestra especie, o bien ya se ha diagnosticado el mal y la sociedad está desencadenando los mecanismos homeostáticos autocorrectivos que permitirán enderezar el rumbo, subsanar los daños ya hechos y revertir rápidamente las tendencias perjudiciales y destructivas? Habría que considerar el análisis al menos a dos niveles distintos: uno, el de las tendencias actuales, evidenciables por estadís-

ticas confiables; el otro, más crítico, el de los objetivos a alcanzar y de las medidas o remedios a poner en práctica en cada situación y frente a cada problema. Estos últimos sobrepasan los modestos objetivos de nuestro libro y sólo brevemente podemos incurrir en esta temática.

Los primeros toques de atención hechos con bases ecológicas señalando los peligros del crecimiento económico y poblacional tienen ya 25 ó 30 años (Tamames, 1977). Si examinamos algunos parámetros que nos indiquen objetivamente si ha habido alguna reversión de tendencia durante este período, ya sea fruto de la angustia de unos pocos o de procesos espontáneos de autorregulación social, nos daremos cuenta de que la situación global no parece haber mejorado en forma significativa. Considerando en primer lugar el incremento poblacional, éste se ha mantenido alto en buena parte del mundo. En los países desarrollados las tasas de incremento han bajado por cierto, y en algunos pocos casos se ha llegado al punto de crecimiento nulo, como en Alemania Federal. También en China, el más poblado de los países del mundo subdesarrollado, las tasas parecen haber disminuido. Pero en la mayor parte de los países subdesarrollados, donde se concentra al menos la mitad de la población mundial, no se ha producido ninguna desaceleración notable. Las previsiones poblacionales, tomando diferentes alternativas probables, para los próximos siglos, se representan en la figura 13.4. Parece bastante seguro que la población mundial se duplique en el próximo medio siglo.

Las tendencias hacia la expansión de las tierras cultivadas y la deforestación creciente se han mantenido. El futuro de la mayor área forestal del mundo: la cuenca amazónica, aparece por lo menos incierto. Cientos de miles de especies vegetales y animales están amenazadas de extinción por desaparición de sus hábitats. Una medida de la expansión industrial, agrícola y urbana la tenemos en los aumentos sostenidos en el consumo de energía, tanto en cifras absolutas como *per capita*, a pesar del incremento de 4 ó 5 veces en el precio de la misma (fig. 13.5).

Sobre el posible significado de estas realidades en el equilibrio global de la ecosfera y sobre el futuro de nuestras sociedades, las opiniones varían ampliamente (véase Tamames, 1977), pues debemos reconocer que entramos en terrenos no tan firmes como los que caracterizan buena parte de las hipótesis y las teorías en sociología y en economía, además de contar solamente con un embrión de conocimiento sobre el funcionamiento del sistema ecológico "ecosfera". Las posiciones más optimistas sostienen que nuestro planeta, a pesar de ser evidentemente finito en sus recursos, puede llegar a alimentar, cobijar y

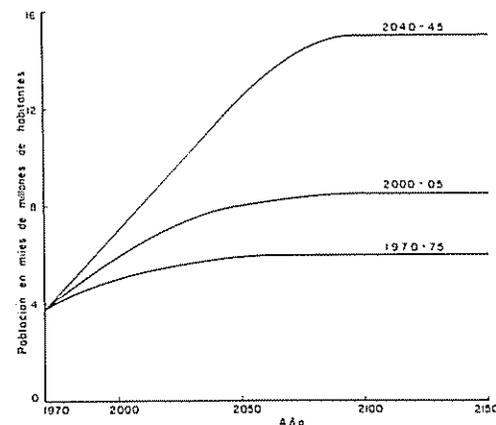


Figura 13.4. Algunas proyecciones del crecimiento en la población humana durante los próximos siglos suponiendo que la tasa neta de reproducción se hiciese igual a uno en los años indicados en cada curva. La tasa neta de reproducción es la relación entre el número de mujeres en dos generaciones sucesivas, y el que esta relación se iguale a uno implica por supuesto estrictas medidas de control de la natalidad. Nótese sin embargo cómo el crecimiento poblacional se mantiene durante bastante tiempo. Según Frejka, 1973.

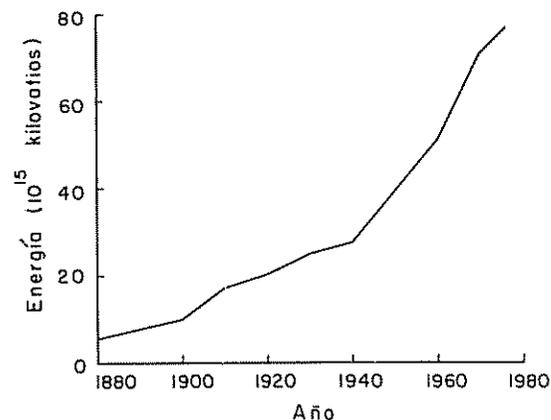


Figura 13.5. Variación en el consumo anual de energía en los Estados Unidos durante el último siglo. Según Ehrlich y colab., 1977.

brindar condiciones aceptables de vida a una población varias veces superior a la actual. Para ello sólo será necesario usar a fondo los recursos disponibles y poner en marcha algunas innovaciones tecnológicas. Bastará con expandir las tierras cultivadas, intensificar la productividad agrícola, mejorar las razas de plantas y animales domésticos, racionalizar la pesca, es decir explotar para nuestro uso más recursos y tecnificar más las actividades primarias. Se puede avanzar sobre los desiertos, las tundras, las selvas, las montañas y los mares. Será posible mejorar la alimentación diversificando la dieta, vegetalizándola si es necesario, cultivando nuevas especies de plantas, hongos, bacterias y algas, esperando que en un futuro cercano un avance científico y técnico nos permita alimentarnos de madera, de petróleo o de cualquier producto vegetal una vez transformado adecuadamente por procesos microbiológicos o industriales.

En el polo opuesto del optimismo de los partidarios del crecimiento continuado, las posiciones más pesimistas se sustentan en la realidad actual: la mitad de la población del mundo está subalimentada y una fracción importante bordea o está sumergida en el hambre crónica. La otra cara de la medalla muestra por supuesto a los países industrializados con un nivel de consumo creciente y con una población a menudo sobrealimentada. Pero las cifras de los organismos internacionales en los últimos 20 años indican que el abismo entre los pocos ricos y los muchos pobres se ensancha inexorablemente.

Entre estas posiciones incompatibles, el autor quisiera tomar partido, para lo cual es necesario simplificar un tanto la discusión, plantear esta problemática acuciante y compleja del futuro próximo de nuestra especie y de la ecosfera reduciéndola a unas pocas premisas y a sus conclusiones, que, si bien no reflejarán las mil sutilezas y dilemas, nos darán algunos elementos para valorar las alternativas posibles.

1. La situación actual es intolerable para un alto porcentaje de la población mundial que no puede satisfacer ni siquiera las más perentorias necesidades biológicas. Una minoría, por el contrario, no sólo no debe inquietarse por las necesidades mínimas sino que ha alcanzado niveles de consumo sin precedentes en la historia.
2. La mayoría subalimentada y reducida a niveles de vida vegetativa, sin acceso a la salud, a la cultura ni a ninguna manifestación del espíritu, se concentra en los países llamados subdesarrollados o del Tercer Mundo, mientras que las minorías privilegiadas forman la mayoría de la población en los países desarrollados. Aunque en uno y otro caso hay excepciones, con capas reducidas privilegia-

das en el primer caso y estratos miserables en el segundo.

3. Las tendencias en los últimos 20 años permiten suponer que este desequilibrio no tiende a desaparecer "espontáneamente", sino que más bien las distancias de todo orden entre el mundo desarrollado y el subdesarrollado tienden a incrementarse.
4. El alto nivel de vida material en las sociedades desarrolladas se ha alcanzado y se mantiene infligiendo presiones crecientes sobre el ambiente y los ecosistemas naturales, resultado tanto de la urbanización y la industrialización como de la tecnificación agropecuaria. Estas presiones se expresan en creciente contaminación, deshumanización de la vida social, desnaturalización del paisaje, agotamiento de ciertos recursos, empobrecimiento de la calidad de la vida a pesar del aumento en el consumo de algunos bienes materiales.
5. El incremento poblacional en el mundo subdesarrollado parece conducir a un aumento de la miseria e impone nuevas presiones negativas sobre los ecosistemas, expresadas en más deforestación, roturación y cultivo de tierras marginales, exterminio de la fauna, desarrollo de cinturones suburbanos de miseria, etc.
6. En teoría, al menos, nuestro planeta podría alimentar y ofrecer aceptables condiciones materiales de vida no solamente a toda su población actual sino quizás a una población varias veces superior. Es decir, ni la miseria material y moral actual, ni las previsiones malthusianas son justificables en principio, si se toman como base los recursos y tecnologías ya conocidas.
7. Lo que debiera considerarse es si alcanzar estos niveles poblacionales no va a implicar presiones ambientales intolerables, produciendo consecuencias negativas en el equilibrio de la ecosfera, y por otra parte si la satisfacción, posible en principio, de las necesidades materiales puede acompañarse de una elevación de la calidad de la vida expresable en el acceso a las manifestaciones más elevadas de la cultura por un lado y por el otro en el usufructo del ambiente natural como requisito de una comunicación con la naturaleza que parece ser inherente a una vida espiritual plena.
8. Parecería una posición prudente sostener que, dado que el incremento poblacional no representa ningún logro *per se*, ni para la especie, ni para la cultura, ni para la sociedad, y dado que existen innegables peligros de hambre por un lado, de empobrecimiento cultural y espiritual, y de destrucción irreversible de recursos, por el otro, el autocontrol de la natalidad se impone como salida a

- corto plazo, alentando tasas de incremento muy próximas al crecimiento cero.
9. Es evidente que controlar la natalidad no solucionará los problemas actuales, aunque posiblemente contribuya a que no empeoren. Esta medida, de aplicación posible y de efectos deseables y evidenciables a medio plazo (medio siglo a un siglo) debe necesariamente ir acompañada de otras que tiendan a hacer desaparecer las trágicas condiciones imperantes en el mundo subdesarrollado y los peligros latentes en el mundo desarrollado.
 10. Las sociedades desarrolladas, aunque han logrado asegurar a la mayoría condiciones materiales adecuadas y han permitido un extraordinario desarrollo tecnológico y en menor medida cultural, no representan ni siquiera el óptimo posible o deseable en las condiciones actuales. La sociedad del despilfarro y del consumo como meta y como angustia, debería transformarse de acuerdo a premisas más humanas y más generosas con el resto de la humanidad. Esta transformación no es únicamente una expresión de buenos deseos de algunos utopistas, sino que la crisis global en que se han sumergido las sociedades avanzadas en las dos últimas décadas parece indicar el agotamiento del modelo de sociedad y de crecimiento que han seguido hasta ahora, y por ende la necesidad perentoria de un completo cambio de rumbo y de un replanteamiento de las metas a alcanzar.
 11. Las sociedades subdesarrolladas no pueden aparentemente ser transformadas en sociedades desarrolladas, por un sinnúmero de motivos de índole económica, política, social, cultural y ecológica. La meta de estas sociedades no puede ser la del mundo desarrollado actual sino otra que conduzca a eliminar las miserias materiales y espirituales sin repetir errores en los que han caído las otras sociedades. En América Latina se han emprendido los primeros análisis profundos de los que surgen propuestas concretas de cómo encontrar el camino de eliminar las injusticias sociales sin destruir el medio ni limitar la capacidad creativa de los hombres (Herrera, 1977).
 12. El subdesarrollo no se supera mediante políticas de ayuda desde el exterior sino a través de una gran movilización de todas las fuerzas sociales en sus propias sociedades. Éste es un problema esencialmente político, de crear la estrategia y la táctica del desarrollo social en cada caso o circunstancia concretos, pero lo que no es un problema político es el de trazar metas compatibles con el futuro de la especie, con el equilibrio de la ecosfera y con una

vida digna y agradable para todos los individuos.

13. Hay poderosas fuerzas que se oponen a los cambios sociales en todas las sociedades. La inercia parece ser una de las propiedades más universales tanto en los sistemas físicos como biológicos y sociales. Sin embargo es tarea urgente hacer profundas transformaciones que conduzcan en poco tiempo, el menor tiempo posible, a toda la humanidad hacia metas acordes con esta "ética ecológico-humanística", eliminando cuanto antes los peligros graves que acechan si todo sigue como hasta ahora.
14. Como ecólogos no estamos especialmente capacitados para inventar procedimientos que superen la crisis, pero sí es nuestra obligación ineludible no solamente alertar sobre los peligros graves a la vista si persiste la situación actual, sino también señalar, clarificar y difundir los objetivos estratégicos de largo alcance que configuran la meta a la que queremos llegar, la meta de la convivencia armoniosa de todos los hombres en la ecosfera.

13.5 BIBLIOGRAFÍA

Obras de consulta y referencia

1. Duvigneaud, P., *La Synthèse Ecologique*. Doin, París, 1974. Traducción castellana: *La Síntesis Ecológica*, Alhambra, Madrid, 1978.
Entre los textos introductorios de ecología, el de Duvigneaud es uno de los que más importancia concede a la acción del hombre sobre el ambiente y al porvenir de la especie humana.
2. Ehrlich, P.R., Ehrlich, A.H. y Holdren, J.P., *Ecoscience: Population, Resources, Environment*. W.H. Freeman, San Francisco, 1977.
Los autores analizan de manera lúcida y profunda los grandes problemas ecológicos del planeta derivados de las presiones sociales crecientes sobre el ambiente y los recursos naturales. Aunque no se compartan totalmente sus puntos de vista, la riqueza de la información, la claridad de la presentación y la rigurosidad del tratamiento hacen de éste un libro de lectura obligada para los interesados en profundizar esta temática.

3. Herrera, A., *Un Monde pour Tous. Le Modèle Mondial Latino-American*. P.U.F., París, 1977.
Presentación de las conclusiones de un trabajo en equipo emprendido por la Fundación Bariloche. Una contribución latinoamericana al planteamiento global de la problemática del desarrollo. Imprescindible conocerlo.
4. Freeman, W.H., *The Biosphere, Scientific American*, 1970. Traducción castellana: *La Biosfera*. Alianza Editorial, Madrid, 1972.
5. Freeman, W.H., *Chemistry in the Environment, Scientific American*, 1973. Traducción castellana: *Química y Ecosfera*. Herman Blume, Madrid, 1976.
Estos dos libros recogen artículos aparecidos originalmente en la revista *Scientific American* sobre el funcionamiento de la biosfera, el impacto humano, contaminaciones, usos de la energía. Lectura recomendable por su presentación y contenido.
6. Tamames, R., *Ecología y Desarrollo. La polémica sobre los límites al crecimiento*. Alianza Editorial, Madrid, 1977.
Una exposición clara y comprometida sobre los límites ecológicos al crecimiento económico y social, con una revisión histórica de las diferentes posiciones y alternativas.

Otras referencias citadas en el texto:

1. Borman, F.H. y Likens, G.E., *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, Nueva York, Heidelberg, Berlin, 1979.
2. Duby, G., *Guerriers et Paysans*. Gallimard, París, 1973. Traducción castellana: *Guerreros y Campesinos. Desarrollo inicial de la economía europea 500-1200*. Siglo XXI, México, España, Argentina, 1976.
3. Freeman, W.H., *Biology and Culture in the Modern Perspective*, *Scientific American*, San Francisco, 1972. Traducción castellana: *Biología y Cultura. Introducción a la Antropología Biológica y Social*. Herman Blume, Madrid, 1975.
4. Frejka, T., The prospects for a stationary world population. *Scientific American*, 228:15-23 (1973).
5. Gordon Childe, V., *Man Makes Himself*. Pitman, Londres, 1936. Traducción castellana: *Los Orígenes de la Civilización*. Fondo de Cultura Económica, México, 1954.
6. Persson, R., *World Forest Resources*. Royal College of Forestry, Estocolmo, 1974.

Índice general

- Acción humana, en el ciclo del nitrógeno, 153
- Acumulación de energía, 11
- Adaptación, síndromes de, 238
- Adaptaciones al oligotrofismo, 190
- Agrosistemas, 92
- Agua:
- aprovechable, 113
 - ciclo biogeoquímico, 99
 - ciclo geológico, 104, 106
 - como agente fundamental, 119
 - de absorción, 104
 - de constitución, 104
 - en la corteza terrestre, 99
 - en la naturaleza, ciclos, 104
 - infiltración en el suelo, 111
 - intersticial, 104
 - libre, 104
 - primaria, 104
 - procesos de transferencia en la ecosfera, 107
 - propiedades de interés ecológico, 100
- Aguas blancas, 169
- negras, 169
- Albedo, 44
- Alterita, 165
- Amonificación, 142
- Análisis de puestas, 240
- Área de estabilidad, 244
- mínima, 234
 - mínima de un ecosistema, 240
- Asimilación fotosintética, 59
- BA (Biomasa asimiladora), 25, 66
- Balace de radiación, 40
- hídrico del ecosistema, 114
 - térmico, 40, 44, 120
 - térmico de una superficie, 50
- Biogeocenosis, 13
- Biogeoquímica del ecosistema, 97
- Biomasa, 70
- asimiladora (BA), 25
 - no asimiladora (BNA), 25
- Biosfera, 252
- BNA (Biomasa no asimiladora), 25, 67
- Bosque deciduo templado, 59
- CAM (Metabolismo ácido crasuláceo), 123
- Cambios evolutivos, 223
- cíclicos, 217
- Capacidad de campo (cc), 112
- Carbono, ciclo del, 126
- flujo del, 134
- cc (capacidad de campo), 112
- Ciclado de nutrientes, 180
- Ciclo del agua,
- del carbono, 116
 - del carbono, impacto humano, 132
 - del nitrógeno, 138
 - del nitrógeno, alteraciones en él, 153
- Ciclos anuales, 199
- biogeoquímicos, 120
 - diarios, 199
 - térmicos anuales, 53
- Ciencia de la ecosfera, 252
- Climas térmicos, 53

- Climax climática, 208
 - climática única, 215
- Comunidad biótica, 216
 - climax, 208
- Contenido energético total (ET), 19
- Continuidad, en los ecosistemas, 239
- Corrientes fluviales, 113

- Deforestación, 258
- Descomposición, 142
- Desnitrificación, 143
- Dinámica de los ecosistemas, 197
- Disclimax, 210
- Diversidad de ecosistemas, 234
 - específica, 236
- Dominancia, 237

- Ecocatástrofe, 261
- Ecosfera, 195, 262
 - ciencia de la, 252
 - el hombre en la, 251
- Ecosistema, 11, 13, 14
 - balance hídrico, 114
 - biogeoquímica del, 97
 - como caja negra, 17, 18, 22
 - contenido energético total, 19
 - flujos de energía, 22
 - metabolismo del, 197
 - reciclado de nutrientes, 185
 - reciclado interno, 187
 - transferencia de energía, 75
- Ecosistemas:
 - acuáticos, 120
 - algunas propiedades, 233
 - área mínima, 240
 - atributos, 233
 - cambios a lo largo del tiempo, 197
 - como sistemas integrados, 233
 - continentales, flujo del carbono, 134
 - continuidad, 239
 - dinámica de, 197
 - disturbados, 92
 - diversidad de, 234
 - economía de los nutrientes, 178
 - entradas y salidas de nutrientes, 168
 - elasticidad, 243
 - estabilidad, 243, 245
 - estudio, 16
 - heterogeneidad, 241
 - homogeneidad, 239
 - interrelaciones, 195
 - marinos, flujo del carbono, 134
 - naturales, 92
 - naturales, productividad comparada, 89
 - nutrientes en, 157
 - pioneros, 220
 - procesos nutricionales, 246
 - productividad comparada, 85
 - terrestres, flujos de nitrógeno, 145
- Efecto invernadero, 44
- Elasticidad, en ecosistemas, 243
- Energía, acumulación de, 11
 - flujos de, 22, 27
 - total (ET), 18
- Equitabilidad, 236
- Erosión, 119
- Escleromorfismo oligotrófico, 191
- Escorrentía superficial, 113
- Especies colonizadoras, 220
 - freatófitas, 122
 - fugitivas, 221
 - supervivencia, 121
- Espectro de diversidad, 235
 - de homogeneidad, 240
- Estabilidad, en ecosistemas, 243, 245
- ET (energía total), 18
- Etapas serales, 210
- Ética ecológico-humanística, 267
- EIP (Evapotranspiración potencial), 114, 115, 117, 119
- ETR (Evapotranspiración real), 115, 119
- Evaporación, 109
- Evapotranspiración potencial (EIP), 114, 115, 117, 119
- real (ETR), 115, 117, 119
- Exclusión competitiva, principio de, 237

- Fase de equilibrio dinámico estable, 219
 - de transición, en los árboles, 219
- Fertilidad, 120
- Fitoplancton, 89
- Flujos energéticos, 13, 24, 27
- Formación del suelo, 165
- Fotoperíodo, 48
- Fotosíntesis, 59, 120

- Geomorfogénesis, 119

- Heterogeneidad, en ecosistemas, 241
- Hojarasca, 25
- Hombre, 255
 - en la ecosfera, 251
- Homogeneidad, en los ecosistemas, 239
 - espacial, 239
 - espectro de, 240
- Horizontes edáficos, 166
- Humus, 26, 33, 82
- Humificación, 142

- Índice de superficie foliar (ISF), 25, 63

- Industrialización, 259
- Insolación, 40
 - en función de la latitud, 46
- Ionosfera, 42
- ISF (Índice de superficie foliar), 25, 63, 64
- Islas ecológicas, 238

- Madera, como reserva energética, 33
- Mantillo, 25, 91
- Materia orgánica, 75
 - orgánica total (MOT), 18
 - orgánica, transformación en el suelo, 82
 - vegetal muerta, 25
- Metabolismo ácido crasuláceo (CAM), 123
 - del ecosistema, 197
- Meteorización, 159, 160, 164, 207
- Modelado de la superficie, 119
- Modelo monoclimático, 215
- Mortalidad y necromasa, 76
- MOT (Materia orgánica total), 18

- Necromasa, 25, 33, 91
 - acumulación de, 76
 - proceso de descomposición, 78
- Nitrificación, 143
- Nitrógeno, ciclo del, 138
 - fijación biológica, 140
 - flujo global, 149
 - flujos de, en ecosistemas terrestres, 145
 - pérdida de, 144
 - reservas, 138
 - transferencias, 138
- Nutrientes, reciclado de, 180
 - como limitantes ecológicos, 178
 - en los ecosistemas, 178

- entradas y salidas en los ecosistemas, 168
- inorgánicos, 157
- Ocupación humana, 259
- Oligotrofismo, adaptaciones al, 190
- Organismos autótrofos, 23
- heterótrofos, 23
- Ozonosfera, 42
- Paleoecología, 199, 223
- Palinología estratigráfica, 224
- Participación del nicho, 237
- Patrón climático, 217
- Pedogénesis, 120, 159, 160, 165
- Percolación, 113
- Perfil del suelo, 166
- PMP (Punto de marchitez permanente), 112, 113, 117
- Principio de exclusión competitiva, 237
- Procesos sucesionales, en ecosistemas, 246
- Producción primaria, 59, 120
 - primaria, influencia de la gestión, 92
 - primaria, influencia de los factores ambientales, 85
 - primaria, limitantes ecológicos, 69
 - primaria, procedimientos de medida, 70
- Propiedades de los ecosistemas, 233
- Punto de marchitez permanente (PMP), 112, 113, 117
- Radiación, de onda corta, 41
 - de onda larga, 41, 45
 - difusa, 44
 - directa, 43
 - solar, disipación, 40
 - terrestre, 44, 45
- Reciclado de nutrientes en el ecosistema, 185
 - interno en el ecosistema, 187
- Recurso detritos, 80
- Reflexión global, 44
- Revolución agrícola, 255
 - industrial, 257
- Ritmos endógenos, 199
 - exógenos, 199
- Sedimentación, 119
- Selva tropical, 59
- Síndrome de adaptación, 238
 - xerofíticos, 123
- Sistema ecológico, 14
- Stress hídrico, 121, 123
- Sucesión
 - alogénica, 205
 - antogénica, 205
 - primaria alogénica, 210
 - teoría de la, 206
 - teoría clementsiana de la, 206
- Sucesiones hidroséreas, 210
 - primarias, 206
 - secundarias, 206
 - xeroséreas, 210
- Suelo, formación del, 165
 - perfil del, 166
- Superficies asimilatorias, 70
 - balance térmico de, 50
- Teoría clementsiana, 206
 - policlimática, 215
 - sucesional clásica, 214
- Transferencia de energía en el ecosistema, 75
- Transpiración, 109, 120
- Urbanización, 259
- Variabilidad biológica, 239
- Vegetación clímax, 218