

CAPÍTULO 7

ECOSISTEMA: Flujo de Energía

1. Introducción

Los ecosistemas están compuestos por organismos que transforman y transfieren energía y compuestos químicos. La fuente energética inicial para todos los ecosistemas es el sol. Los **productores primarios** son los organismos que constituyen la entrada de energía en los ecosistemas, usando la energía solar para transformar el agua y el CO₂ en hidratos de carbono. Todos los demás organismos de un ecosistema son mantenidos por esta entrada de energía. Existen dos grandes grupos de organismos que dependen de los productores primarios: los **consumidores** son aquellos que obtienen su energía y nutrientes a partir de organismos vivos, mientras que los **descomponedores** son los que satisfacen esas necesidades a partir de organismos muertos.

En clases anteriores hemos discutido conceptos relacionados con individuos, poblaciones y comunidades. Cada una de estas entidades representa distintos niveles de una escala jerárquica. Cada nivel jerárquico posee propiedades únicas que lo caracterizan. Por ejemplo, las tasas de natalidad y mortalidad son atributos demográficos que caracterizan a las poblaciones y carecen de significado cuando se los trata de aplicar a un nivel inferior como el del individuo. En el caso de los ecosistemas surgen dos principales atributos que les son propios y que van a ocupar la mayor parte de nuestra discusión: (1) la captación de la energía radiante y su transferencia entre distintos organismos y (2) la circulación de materiales (nutrientes) a través de distintos grupos de organismos en su interfase con el suelo y la atmósfera.

2. Flujo de Energía

La energía solar incidente es captada parcialmente por las plantas verdes y transferida como forraje a los herbívoros, como presas a los carnívoros, y como materia muerta desde cualquiera de esos componentes a los descomponedores. Este flujo está representado en la Fig. 1. Se puede observar en la figura que el flujo de energía a través de los distintos **niveles tróficos** (plantas, herbívoros, carnívoros y descomponedores) está compuesto a su vez por un

elevado número de flujos parciales que el hombre puede estar interesado en controlar.

La cantidad de luz absorbida (**LA**) está directamente determinada por la cantidad de área foliar presente en un ecosistema. La transformación de esa luz interceptada en productividad primaria bruta (**PPB**) depende de la medida en que la luz absorbida es transformada en fotosintatos. La productividad primaria neta (**PPN**) es uno de los flujos más importantes en todo ecosistema ya que representa la entrada de energía que estará disponible para los otros niveles tróficos. No toda la productividad primaria neta es consumida por los herbívoros (**CH**). Una parte del tejido vegetal muere y es descompuesto sin ser aprovechada por ellos; a este flujo se lo llama "no utilizado" (**NU**) o, más precisamente, productividad neta de la comunidad (**PNC**).

- PAR: Luz fotosintéticamente activa.
- LA: Luz absorbida
- RA: Respiración de autótrofos
- PPN: Productividad primaria neta
- CH: Consumo de herbívoros
- NU: No utilizado
- PNC: Productividad neta de la comunidad
- NA: No asimilado
- RH: Respiración de herbívoros
- PS: Productividad secundaria
- RC: Respiración de carnívoros
- RD: Respiración de descomponedores
- PNE: Productividad neta del ecosistema

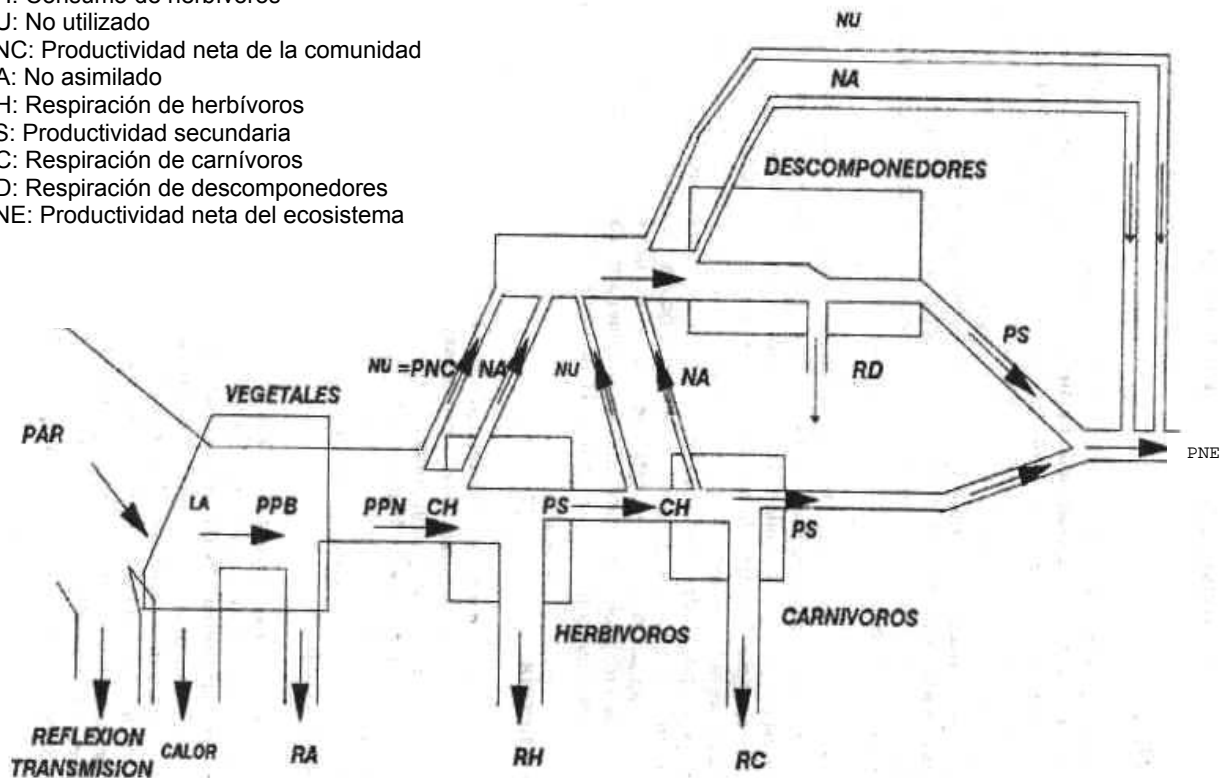


Figura 1: Flujo de energía en el ecosistema.

No todo lo que consumen los herbívoros en un ecosistema pasa a formar parte de sus tejidos, sino que una buena parte no puede ser asimilada y se pierde en forma de heces y orina (**NA**). Además, los herbívoros consumen una parte de la energía asimilada en procesos de mantenimiento y crecimiento. Ese consumo de energía está representado en la figura como pérdidas en respiración de los herbívoros (**RH**). La porción de la energía asimilada que no se pierde por respiración en los herbívoros queda disponible para los carnívoros y se llama productividad secundaria (**PS**). El pasaje de energía desde los herbívoros a los carnívoros es cualitativamente similar al descrito desde las plantas a los herbívoros. Existe una porción no utilizada, otra no asimilada y otra respirada. El resto es la energía fijada en el compartimiento carnívoro y se llama, al igual que en el caso anterior, productividad secundaria (**PS**).

VARIABLES DE FLUJO Y DE ESTADO, FLECHAS Y CAJAS

Cuando se estudia el flujo de energía, el ciclo de nutrientes o cualquier sistema dinámico es importante saber distinguir entre variables de flujo y de estado. Los flujos toman valores que representan velocidades de un determinado proceso, mientras que las variables de estado toman valores que representan el tamaño de los componentes de un sistema en un momento determinado. Los flujos se suelen representar esquemáticamente mediante flechas mientras que las variables de estado se indican mediante cajas. En el diagrama de flujo de la Fig. 1, los procesos indicados mediante flechas son velocidades que se expresan en cantidad de energía por unidad de superficie y de tiempo. La cantidad de energía presente en forma de vegetales, herbívoros, carnívoros y descomponedores, en cambio, está dada por el tamaño de las cajas expresado en cantidad de energía por unidad de superficie.

En un sistema pastoril, el agrónomo tiende a reducir PNC mediante el mantenimiento de cargas relativamente altas, a reducir NA mediante la utilización de forrajes de alta digestibilidad, y a reducir RH proveyendo sombra, abrigo, reduciendo el movimiento de los animales o controlando parásitos y enfermedades. A veces, medidas tendientes a alterar un aspecto del flujo de energía pueden tener efectos no deseados en otros. Por ejemplo, tratar de maximizar un objetivo como el del aumento en PS mediante una drástica reducción de PNC podría reducir peligrosamente el aporte de materia orgánica al suelo y alterar, en el largo plazo, su estructura.

El material tanto animal como vegetal que muere sin haber sido consumido o asimilado por los herbívoros y carnívoros es aprovechado por los descomponedores con un esquema similar a lo anteriormente descrito. Para comprender el flujo representado a la derecha de la figura (PNE, o productividad neta del ecosistema), es necesario pensar en función del tiempo. Si la entrada de energía supera la suma de todas las pérdidas por respiración y habrá un balance positivo en el flujo de energía. El valor de ese balance es la productividad neta del ecosistema. Su consecuencia será un aumento en el tamaño de uno o más de los compartimientos (las "cajas" de la figura). Si las pérdidas superan al ingreso de energía, PNE será igual a cero y el tamaño de una o más de las cajas se reducirá.

3. La Productividad Primaria y los Subsidios de Energía

La elevada productividad de las cosechas se mantiene en parte mediante los grandes suministros de energía que tienen lugar a través del cultivo, la irrigación, la fertilización, selección genética y control de insectos. El combustible utilizado para accionar la maquinaria agrícola constituye un suministro de energía y, como la luz solar, puede medirse en calorías. Toda fuente de energía que reduce el costo de mantenimiento del ecosistema y aumenta la canalización de energía hacia la producción se conoce como **subsidio de energía**.

Las clases diversas de producción, y la importante distinción entre las producciones primarias bruta y neta, así como su relación con el suministro de energía solar se pueden apreciar en el Cuadro I. Obsérvese que sólo aproximadamente la mitad de la energía radiante total es absorbida y que, a lo sumo, 5% (10% de ella) puede convertirse en fotosíntesis bruta bajo las condiciones más favorables. Además, la respiración de las plantas reduce en una proporción considerable (al menos 20%, pero usualmente 50%) la productividad primaria neta, es decir, lo disponible para los heterótrofos.

CUADRO I. Relaciones entre el suministro de energía y la productividad primaria.

a) Porcentaje de las transferencias

Pasos	1 Energía radiante solar total	2 Absorbida por la capa autotrófica	3 Productividad primaria bruta	4 Productividad primaria neta (disponible para los heterótrofos)
Máxima	100.0	50.0	5.0	4.0
Condición favorable media	100.0	50.0	1.0	0.5
Promedio para la biosfera	100.0	50.0	0.2	0.1

b) Porcentaje de las eficiencias

Paso	Máxima	Condición favorable media	Promedio para la biosfera
1-2	50.0	50.0	< 50.0
1-3	5.0	1.0	0.2
2-3	10.0	2.0	0.4
3-4	80.0	50.0	50.0
1-4	4.0	0.5	0.1

c) Sobre la base de Kcal/m²/año (en números redondos)

Energía radiante 1.000.000 Kcal/m ² /año	Productividad primaria bruta	Productividad primaria neta
Máxima	50000	40000
Promedio de regiones fértiles ¹	10000	5000
Mares abiertos y regiones semiáridas ²	1000	500
Mediana para la Biosfera ³	2000	1000

¹ Humedad, elementos nutritivos y temperatura sin fuertes limitantes; suministro complementario de energía. ² Fuertes limitantes de humedad, elementos nutritivos o temperatura. ³ Basada en el cálculo de 10⁸ Kcal de productividad bruta y un área de 5 x 10⁸ km² para la biosfera entera (véase el Cuadro IV).

Los tres cultivos que figuran en el Cuadro II se comparan de modo interesante entre si. El alto suministro solar en el desierto irrigado se tradujo en una productividad primaria bruta mayor, pero no en una productividad neta mayor que la que se obtuvo con menos luz en una región más al norte. En términos generales, las temperaturas elevadas y la escasez de agua determinan que las plantas gasten una mayor proporción de la productividad bruta en respiración. Como consecuencia, hay un mayor costo en el mantenimiento en la estructura de las plantas en climas cálidos. Esta podría ser una de las razones de que los rendimientos de arroz sean menores en las regiones ecuatoriales que en las templadas.

CUADRO II . Relaciones entre la radiación solar y las productividades bruta y neta sobre una base diaria, en productos de cultivo intenso y condiciones favorables de la estación de desarrollo.

	Radiación	P.bruta Kcal/m ² /día	P.neta Kcal/m ² /día	% bruta/solar	% neta/solar	% neta/bruta
Caña de azúcar (Hawaii)	4000	306	190	7.6	4.8	62
Maíz irrigado (Israel)	6000	405	190	6.8	3.2	47
Remolacha (Inglaterra)	2650	202	144	7.7	5.4	72

Como puede verse en el Cuadro III, la productividad primaria bruta de la selva puede igualar e inclusive superar a la de las actividades agrícolas más productivas.

CUADRO III. Productividad y respiración anuales de ecosistemas en desarrollo y estables, en Kcal/m²/año.

	Campo de alfalfa (EEUU)	Plantación joven de pino (Inglaterra)	Bosque de edad media de pino y roble (N.York)	Manantial (Silver Springs, Florida)	Selva (Puerto Rico)	Sonda Costera (L. Island, N.York)
Productividad primaria bruta (PPB)	24400	12200	11500	20800	45000	5700
Respiración autotrófica (RA)	9200	4700	6400	12000	32000	3200
Productividad primaria neta (PPN)	15200	7500	5000	8800	13000	2500
Consumo heterotrófico (CH)	800	4600	3000	6800	13000	2500
Productividad neta de la comunidad (PNC)	14400	2900	2000	2000	Muy pequeña o nula	Muy pequeña o nula
Razón PPN/PPB (porcentaje)	62.3	61.5	43.5	42.5	28.5	43.8
Razón PNC/PPB (porcentaje)	59.0	23.8	17.4	9.6	0	0

Esto es válido como regla general: la productividad bruta de los sistemas agrícolas no supera la que puede encontrarse en la naturaleza en ambientes equivalentes. Por supuesto, el hombre aumenta en algunos casos la productividad primaria bruta proporcionando agua y nutrientes allí donde estos son limitantes. Sin embargo, el hombre aumenta sobre todo las productividades primaria neta y neta de la comunidad, mediante subsidios de energía que reducen las pérdidas dentro del nivel de productores y el consumo heterotrófico. H.T. Odum (E.P. Odum 1972) resume este punto particularmente importante como sigue:

"El éxito del hombre en cuanto a adaptar algunos sistemas naturales a su uso personal ha resultado esencialmente del proceso consistente en aplicar a sistemas animales y vegetales, circuitos auxiliares de trabajo provenientes de fuentes tan ricas en energía como son el combustible fósil y la energía atómica. Actualmente la agricultura, la silvicultura, la

ganadería, el cultivo de algas, etc., implican cuantiosas corrientes de energía auxiliar que realizan una gran parte del trabajo que había que efectuar personalmente en sistemas anteriores.

Por supuesto, cuando proporcionamos el apoyo auxiliar, las especies anteriores ya no están adaptadas, ya que sus programas interiores las obligarían a seguir duplicando la actividad anterior y no habría ahorro alguno. En cambio, las especies que no poseen el mecanismo para el autoservicio llevan ventaja y son seleccionadas ya sea por el hombre o por el proceso natural de supervivencia. La domesticación llevada al extremo produce 'máquinas de materia orgánica', como las gallinas ponedoras de huevos o las vacas productoras de leche, que apenas pueden levantarse. Toda la labor de autoservicio de estos organismos es proporcionada por nuevas vías controladas y dirigidas por el hombre, de subsidios de energía auxiliar. En realidad, la energía para las papas, la carne de res y productos vegetales de cultivo intenso proviene en gran parte de los combustibles fósiles más bien que del sol. Esta lección se ha pasado probablemente por alto en la enseñanza del público en general. Muchas personas creen que el gran progreso en materia de agricultura, por ejemplo, se debe únicamente a la inventiva del individuo de producir nuevas variedades genéticas, siendo así que, en realidad, el empleo de tales variedades se basa en el bombeo enorme de energía de subsidio. Aquellos que tratan de mejorar la agricultura sin proporcionar la labor auxiliar del sistema industrial no comprenden los hechos de la vida. Las recomendaciones a los países subdesarrollados que se basan en la experiencia de los países avanzados no pueden tener éxito si no van acompañadas de un acceso a mayores fuentes de energía auxiliar..."

El párrafo de Odum indica que no se puede aumentar la productividad de los sistemas agrícolas mediante la simple introducción de variedades genéticamente superiores. Ellas requieren la protección de parásitos y herbívoros y la disponibilidad de suelos con altos niveles de fertilidad. Esto se ve con más claridad cuando se analizan los requerimientos de fertilizantes, pesticidas y energía mecánica requeridos por distintos tipos de agricultura. La agricultura en Estados Unidos y Japón, países con una productividad elevada, utilizan entre 1 y 10 HP/ha, mientras que en India y países africanos, cuya productividad es un tercio de la de aquellos dos países, el gasto de energía es de 0.1 HP/ha. Esto significa que duplicar el rendimiento de los cultivos requiere aproximadamente un consumo 10 veces mayor de energía de subsidio.

Un factor o práctica agrícola que en un ambiente determinado actúa como subsidio de energía puede, en otras condiciones, actuar como una pérdida de energía.

Por ejemplo, labrar la tierra constituye un subsidio de energía en la pradera pampeana, pero no en el Chaco húmedo donde la rápida lixiviación de nutrientes y la pérdida de materia orgánica resultante pueden afectar seriamente las cosechas siguientes.

4. El Flujo de Energía en Distintos Ecosistemas

En el Cuadro III figuran datos de productividad y respiración anual de distintos ecosistemas. Los sistemas de desarrollo rápido (esto es, de productividad elevada durante breves períodos), como el campo de alfalfa, suelen tener una productividad primaria neta elevada y, si están protegidos contra los consumidores, una alta productividad neta de la comunidad. En el otro extremo, las comunidades de estado constante, la productividad primaria bruta tiende a disiparse totalmente por acción combinada de las respiraciones autotrófica y heterotrófica, de modo que la productividad primaria neta y neta de la comunidad son relativamente pequeñas. Por otra parte, las comunidades con alta biomasa media, como las selvas, requieren tanta respiración autotrófica para su mantenimiento que la razón PPN/PPB suele ser baja.

Ha habido numerosos intentos de calcular la productividad primaria de la biosfera en su conjunto. En el Cuadro IV pueden verse cálculos conservadores de la productividad primaria de los distintos tipos de ecosistemas principales, cifras aproximadas de las áreas ocupadas por cada tipo, y la productividad primaria bruta total para el conjunto de sistemas marítimos y terrestres.

CUADRO IV. Cálculo aproximado de la productividad primaria bruta (sobre una base anual) de la biosfera y su distribución entre los principales ecosistemas.

	Superficie (10 ⁶ km ²)	Productividad primaria bruta (Kcal/m ² /año)	Productividad primaria bruta total (10 ¹⁶ Kcal/año)
Marinos¹			
Mar abierto	326.0	1000.0	32.6
Zonas costeras	34.0	2000.0	6.8
Zonas de marea	0.4	6000.0	0.2
Estuarios y arrecifes	2.0	20000.0	4.0
Subtotal	362.40	-----	43.6
Terrestres²			
Desiertos y tundras	40.0	200.0	0.8
Praderas y pastizales	42.0	500.0	10.5
Bosques secos	9.4	2500.0	2.4
Bosques coníferos boreales	10.0	3000.0	3.0
Tierras cultivadas, con poco o nulo subsidio de energía	10.0	3000.0	3.0
Bosques húmedos templados	4.9	8000.0	3.9
Agricultura subsidiada con combustible (mecanizada)	4.0	12000.0	4.8
Bosques húmedos tropicales y subtropicales (de hojas anchas siempre verdes)	14.7	20000.0	29.0
Subtotal	135.0	-----	57.4
Total de la biosfera en números redondos (excluidos los casquetes de hielo)	500.0	2000.0	100.0

¹ La productividad marina se ha calculado multiplicando las cifras de la productividad neta del carbono, de Ryther (1969), por 10, para obtener kcal, doblando luego estas cifras, para calcular la productividad bruta, y añadiendo una cantidad calculada para los estuarios (no incluidos en los cálculos anteriores).

² La productividad terrestre, basada en la cifra de la productividad neta de Lieth (1963), doblada para los sistemas de poca biomasa y triplicada para los de mucha biomasa (de respiración elevada), como aproximación de la productividad bruta. La de los bosques tropicales ha sido aumentada, de acuerdo a estudios recientes, y la agricultura industrializada (subsidiada con combustible) de Europa, Norteamérica y Japón, se ha separado de la agricultura de subsistencia, característica de la mayoría de las tierras cultivadas del mundo.

Se puede ver que la productividad primaria bruta varía en aproximadamente dos órdenes de magnitud, de 200 a 20000 Kcal por m² y por año, y que la productividad primaria bruta del mundo es del orden de 10¹⁸ Kcal por año.

Una parte muy grande de la tierra se encuentra en la categoría de baja productividad porque ya sea el agua (en desiertos y praderas) o los nutrientes (en el mar abierto) son fuertemente limitantes. Aunque el área terrestre sólo comprende aproximadamente una cuarta parte de la superficie de la tierra, produce más que los mares porque una parte grande de estos es esencialmente "desierta". Si bien la maricultura (cultivo del mar) es practicable en los estuarios y a lo largo de las costas, el cultivo intenso del mar no es probablemente viable.

Bibliografía

- Odum, E.P. 1972. Ecología. Nueva Editorial Interamericana. Tercera edición pg. 639.

PROBLEMAS

1. a) Esquematice en un diagrama el flujo de energía en un cultivo de maíz en Pergamino. Identifique y describa las variables de estado, los flujos y las variables de control.
- b) Indique en el diagrama los flujos que se modificarían más directamente por la aplicación de subsidios de energía para aumentar la productividad neta de la comunidad, y cuáles podrían ser dichos subsidios.
- c) Calcule la PPN de este ecosistema considerando un rendimiento de grano seco de 60 qq/ha. Asuma un índice de cosecha (peso de grano/ biomasa aérea) de 0.4 y una relación biomasa raíz/ biomasa aérea de 0.1. Cuál sería el mínimo flujo de materia disponible para los descomponedores?.
- d) Calcule la productividad neta del ecosistema suponiendo que para los descomponedores la productividad neta es de $3 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}$, el no utilizado es $0.6 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}$ y el no asimilado es $0.3 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}$. Además se sabe que la productividad neta del último nivel trófico de la cadena es de $1 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}$.
- e) e) Calcule la eficiencia energética de la PNE en relación con la PPN de este ecosistema. Qué efecto tendrían sobre ella los subsidios de energía mencionados en b)?
- f) ¿Qué modificaciones introduciría en el diagrama de flujo de energía si el modelo va a ser utilizado para evaluar el efecto de la aplicación de herbicidas sobre el rendimiento del cultivo?

2. Identifique la única afirmación correcta:

- a) La productividad secundaria es máxima cuando la productividad primaria neta es máxima.
- b) Toda la energía radiante que llega a un ecosistema es acumulada por los vegetales en moléculas orgánicas.
- c) La productividad primaria neta es la fracción de la energía captada en la fotosíntesis que no es liberada por la respiración de las plantas.
- d) La radiación fotosintéticamente activa (PAR) es la única forma de energía que afecta al funcionamiento de los ecosistemas.
- e) La fracción de la energía radiante incidente que no es asimilada por los vegetales pasa a los descomponedores.