

El flujo de energía en los ecosistemas

José M. Paruelo y William Batista

Introducción

El flujo de energía es uno de los modelos conceptuales que mejor organizan el conocimiento disponible acerca del funcionamiento de los ecosistemas. En tal sentido constituye un valioso auxiliar didáctico en la ecología. El diagrama de flujo de energía establece un puente entre disciplinas al relacionar conceptos físicos tales como las leyes de la termodinámica, con procesos bioquímicos, como la fotosíntesis y la respiración, o biológicos, como las interacciones entre especies. Da a su vez un marco conceptual común para comprender los procesos que ocurren en sistemas naturales y en sistemas manejados o modificados por el hombre tales como los ecosistemas urbanos y los agroecosistemas.

Uno de los aspectos claves en la discusión del flujo de energía es identificar el nivel de organización a la cual tienen lugar: el ecosistema. El ecosistema abarca a la comunidad biótica y a su ambiente físico. Este cambio en el nivel de organización tiene consecuencias muy importantes en nuestra percepción del objeto de estudio. Para el análisis de la transferencia de energía en el ecosistema dejamos de considerar a las poblaciones individuales y en cambio agrupamos los organismos de acuerdo a sus similitudes en cuanto a la fuente de energía que utilizan: productores, consumidores primarios o secundarios, descomponedores. Muchos procesos clave a nivel de individuo (acumulación de biomasa) o de población (tasas de crecimiento) se integran en nuevos procesos (la productividad o el consumo) a este nivel de organización.

Un recurso particularmente útil en la discusión del flujo de energía en el ecosistema es la comparación entre sistemas naturales y sistemas manejados por el hombre. Los cambios en las magnitudes de los flujos, los mecanismos de modificación de esos flujos y los recursos para lograrlos permiten mejorar nuestra percepción de los límites impuestos por la naturaleza a los agroecosistemas. En este capítulo discutiremos los aspectos claves del flujo de energía en los ecosistemas. Este capítulo se organiza en torno de los aspectos que consideramos más importantes para la comprensión de los procesos de transferencia de energía en el ecosistema. Estos incluyen la definición de sistema y modelo, la conexión entre las leyes de

la termodinámica y el funcionamiento de los ecosistemas, la idea de eficiencia trófica y tiempo de residencia, la identificación de los controles ambientales de los distintos flujos parciales y las consecuencias de las acciones de manejo sobre el funcionamiento de los ecosistemas. Finalmente presentamos una serie de ejercicios o actividades que ejercitan el uso de los conceptos relacionados al flujo de energía.

Sistemas y modelos

En nuestra vida cotidiana estamos acostumbrados a tratar con **sistemas**. El aula, la escuela o la ciudad son sistemas cuya estructura nos resulta familiar y de los cuales formamos parte. Si bien cada uno de nosotros es un individuo con características únicas, para describir la **estructura de un sistema** agrupamos individuos de acuerdo a una serie de características comunes. Así, en el sistema "escuela" podemos reconocer el conjunto de los alumnos, docentes, no-docentes, padres y autoridades. Este agrupamiento de individuos no es el único posible. Podríamos dividir el componente "alumnos" en "alumnos de 1er año" y en "alumnos de años superiores". Análogamente el componente "docentes" podría ser dividido en "docentes de ciencias exactas y naturales", "docentes de materias humanísticas" y "docentes de materias artísticas". Al hacer este nuevo agrupamiento estaremos definiendo una nueva estructura para nuestra representación del sistema "escuela", para nuestro **modelo** de "escuela". Un modelo más detallado del sistema no necesariamente será mejor. Su bondad estará asociada a la capacidad de describir los aspectos del **funcionamiento** que nos resulten importantes. ¿A qué hacemos referencia cuando hablamos de funcionamiento? El funcionamiento hace referencia a las interacciones, a los flujos, que tienen lugar entre los componentes del modelo de nuestro sistema. En el sistema "escuela," el flujo más importante será el de conocimiento. El funcionamiento quedará definido por la magnitud y características de este flujo.

Los componentes de los ecosistemas pueden, de manera análoga a nuestro ejemplo con el sistema escuela, ser definidos con distintos criterios o grado de agregación según el aspecto del funcionamiento a analizar. ¿Qué entendemos específicamente por **funcionamiento del ecosistema**? En este caso nos referiremos a la manera según la cual los componentes del ecosistema intercambian materia y energía. En este capítulo nos referiremos específicamente a los intercambios de energía. Podemos definir energía como la

capacidad de realizar trabajo. El trabajo se realiza cuando una fuerza mueve un cuerpo una dada distancia. La energía en general se mide en kilocalorías (kcal). Una kcal es la cantidad de energía necesaria para aumentar en un grado centígrado la temperatura de un kg de agua. En este capítulo expresaremos la energía en Mega Joules (MJ)(1kcal = 4816 J = 0.04816 MJ). La energía puede tomar diversas formas: mecánica (potencial o cinética), eléctrica, gravitacional, electromagnética, química. El calor es la energía cinética asociada al movimiento aleatorio de moléculas y átomos.

El flujo de energía está íntimamente relacionado con la circulación de materiales en el ecosistema. Ambos aspectos del funcionamiento son interdependientes. Como decíamos, el flujo de energía está vinculado a la circulación de materiales. En particular las ganancias de carbono y el flujo de energía pueden, en buena medida, considerarse como aspectos de un mismo proceso. La energía que se almacena en los organismos vivos permite hacer frente a los costos energéticos de absorber y reciclar nutrientes en el ecosistema. Sin estas transformaciones que ocurren a lo largo del flujo de energía no serían posibles los sistemas ecológicos ni la vida. De la capacidad del hombre para manejar el flujo de energía depende la provisión de alimentos para la humanidad y la sustentabilidad de los sistemas de producción.

La leyes de la termodinámica

Para entender cómo la energía fluye por el ecosistema es importante tener en cuenta las dos leyes de la termodinámica. Una formulación de la primera ley indica que la energía no se pierde ni se gana sino que se transforma. Otra formulación señala que en un sistema cerrado la energía es constante. Como los ecosistemas son sistemas abiertos, vale decir con entradas y salidas, la energía y los materiales cruzan sus límites. De la primera ley sigue que toda la energía que entra en un ecosistema se acumula o sale de él. El primer principio nos indica a su vez que la forma en que la energía entra al ecosistema no es la misma que la forma en que se almacena o sale. El flujo total de entrada, expresado por ejemplo en $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ deberá igualar a la suma de las salidas y la acumulación. Sin embargo, el tipo de energía que entra, sale o se almacena será distinto. La principal fuente de energía es el sol. La energía que provee esa fuente es radiación electromagnética de longitud de onda corta (menor a 3000 nm). La principal pérdida de energía es en la forma de calor. La forma más

común de acumulación de energía en el ecosistema es en enlaces carbono-carbono en tejidos vivos, biomasa muerta o fósil. Esta es una forma de energía que se libera como calor al transformarse la sustancia, por ejemplo en la respiración o en la combustión.

Una expresión sencilla de la segunda ley de la termodinámica indica que ningún proceso que implique una transformación energética puede ocurrir espontáneamente sin que parte de la energía se degrade, o sea pase de una forma con mayor capacidad de realizar trabajo (radiación de onda corta por ejemplo) a una con menor capacidad (por ejemplo calor). La segunda ley define diferencias en la calidad de la energía que restringen las conversiones entre una y otra forma. Por ejemplo, la energía química puede transformarse en calor pero el calor no puede transformarse en energía química a menos que se agregue más energía. Esta ley establece restricciones a las transformaciones de energía: 1. Ninguna transformación de energía es 100% eficiente ya que parte se perderá como calor y 2. El calor fluye espontáneamente de un cuerpo más caliente a uno más frío.

La idea de entropía se vincula estrechamente con el segundo principio. La entropía es una medida del desorden de un sistema. Los sistemas tienden espontáneamente a aumentar su entropía, su desorden (pensemos por un momento en nuestra oficina o en el cuarto de un adolescente). El aumento de la entropía reduce la capacidad de realizar trabajo. Para reducir la entropía hay que aportar trabajo (pensemos nuevamente en la oficina o el cuarto). Los sistemas biológicos dependen de una entrada continua de energía que balancee la tendencia natural al desorden y permita reducir su entropía y aumentar su capacidad de realizar trabajo (mantener estructura, crecer, reproducirse). La vida sólo es posible en un sistema abierto al cual ingresa de manera continua energía de alta calidad.

El diagrama de flujo de energía

Los organismos que integran un ecosistema captan y transforman la energía incidente. Estos organismos están organizados en niveles tróficos, vale decir en un conjunto de poblaciones que captan y transforman la energía de manera similar. Dentro de cada nivel trófico y entre niveles, las distintas poblaciones específicas interactúan entre sí según lo discutido en el capítulo XX. Típicamente identificamos los siguientes niveles tróficos (componentes) en un ecosistema: productores, consumidores primarios (herbívoros),

consumidores de orden superior (secundarios o terciarios) y descomponedores. Cada uno de esos niveles puede ser representado por un recipiente de tamaño variable en un diagrama (Figura 1). Todos los niveles tróficos en su conjunto constituyen la biomasa y contribuyen a un recipiente adicional en donde se acumulan los desechos y partes muertas de los organismos, la necromasa. Los recipientes representan las variables de estado de nuestro modelo del flujo de energía en el ecosistema. Estas variables permitirán tener una descripción del estado del sistema en cada momento. Sin embargo, el sistema es dinámico y el contenido de estos recipientes cambia de manera continua. El volumen contenido en cada recipiente representa la cantidad de energía acumulada en la biomasa del nivel trófico correspondiente o en la necromasa y puede ser expresada en unidades de energía o masa por unidad de superficie (Mj.m^{-2} o g. m^{-2}). Las [unidades de masa y energía](#) son convertibles. Los cambios en la cantidad de energía acumulada dependen de las entradas y salidas. Las entradas y las salidas se miden en unidades de flujo que incorporan la dimensión tiempo, por ejemplo $\text{MJ.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$ o $\text{g. m}^{-2}.\text{año}^{-1}$. El diagrama de la figura 1 permite establecer una clara analogía entre el flujo de energía en el ecosistema y el flujo de agua a través de un sistema de tanques abiertos con distintas entradas y salidas.

En los ecosistemas terrestres, la principal entrada de energía es la radiación solar. La cantidad de radiación incidente varía a lo largo del año y con la latitud (Figura 2). En Tierra del Fuego en invierno será sólo de $1.5 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$ mientras que en Misiones en un día de verano despejado puede alcanzar los $22 \text{ MJ m}^{-2}.\text{día}^{-1}$. La cantidad total de radiación recibida por año en distintos puntos del país no sólo depende de la latitud sino también de la nubosidad. En la figura 3 se observa que áreas ubicadas a igual latitud pueden presentar importantes diferencias en radiación incidente (Figura 3).

Como decíamos antes, la energía aportada por el sol corresponde a radiación electromagnética de onda corta. Los productores primarios interceptan parte de esa energía, una parte es reflejada, otra es transmitida y la restante es absorbida. La cantidad total de radiación interceptada depende fundamentalmente de la superficie de tejidos verdes y de su disposición en el espacio. El Índice de Área Foliar ($\text{IAF} = \text{m}^2 \text{ de tejidos verdes} \cdot \text{m}^{-2} \text{ de suelo}$) y el ángulo de inserción de las hojas son dos buenos indicadores de cuánta radiación puede interceptar la vegetación. Un cultivo de maíz saludable en la región pampeana puede interceptar una proporción superior al 90% de la energía incidente. La cantidad de radiación

incidente e interceptada puede medirse utilizando [radiómetros](#). De la energía interceptada nos interesa particularmente la proporción que es absorbida por los vegetales.

Los productores primarios o autótrofos transforman la energía electromagnética absorbida en energía potencial acumulada en los enlaces de los productos orgánicos sintetizados a través de la fotosíntesis. Sin embargo no toda la energía absorbida está disponible para el proceso de fotosíntesis. Sólo el 50% de la energía aportada por el sol, aquella correspondiente a la porción visible del espectro, puede ser potencialmente utilizada por la fotosíntesis. Esa porción, cuya longitud de onda corresponde a la franja comprendida entre los 400 y los 700 nanómetros, es la denominada Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA). De la energía efectivamente absorbida por tejidos verdes una fracción pequeña termina siendo incorporada a estructuras orgánicas. Este porcentaje rara vez es mayor al 2% de la energía incidente. La energía no utilizada en el proceso de fotosíntesis se pierde como calor. Buena parte de esa energía es usada para la evaporación de agua en las hojas de las plantas en el proceso de transpiración.

La fotosíntesis consiste básicamente en la reducción del dióxido de carbono (CO_2). Este proceso incluye varias etapas: la difusión del CO_2 desde la atmósfera a los cloroplastos de las células de la hoja, la generación del poder reductor a partir de la energía electromagnética captada por los pigmentos (fundamentalmente la clorofila) y la reducción bioquímica del CO_2 . Todos estos procesos tienen lugar en los tejidos verdes de las plantas. El producto final de la fotosíntesis es una molécula de glucosa, un azúcar conformado por una cadena de 6 átomos de carbono. Esos productos finales de la fotosíntesis constituyen la **Productividad Primaria Bruta (PPB)**. Estos azúcares podrán ser respirados o utilizados para la síntesis de estructuras o sustancias de reservas de las plantas. Aquella porción de la productividad primaria bruta que no es respirada y, por lo tanto, se acumula como biomasa constituye la **Productividad Primaria Neta (PPN)** (Figura 1). La PPN puede expresarse como:

$$\text{PPN} = \text{PPB} - R_a$$

donde R_a corresponde a la respiración de los autótrofos.

La **Productividad Primaria Neta**, la suma de la biomasa aérea y subterránea que se acumula en un intervalo de tiempo dado puede repartirse de distintas formas entre los individuos que conforman una dada comunidad vegetal. Las relaciones de competencia

determinan en buena medida esa partición de la biomasa. La PPN es la base de la trama trófica y su estimación tiene una gran relevancia. Una variedad de métodos se han propuesto para su estimación. Las ventajas relativas de uno u otro dependerán en buena medida del ecosistema a estudiar. Pueden identificarse básicamente tres grupos de [métodos](#) basados en: estimaciones periódicas de la biomasa, determinación de flujos de CO₂ en el canopeo y sensores remotos (satélites o radiómetros a campo).

La biomasa acumulada en los vegetales queda estar disponible para los niveles tróficos superiores. Parte de la productividad será consumida por los herbívoros (**CH**) (Figura 1). Aquí nos interesa sólo cuánto de la energía acumulada por los autótrofos pasa a los consumidores primarios. La presencia de defensas químicas y físicas, la capacidad de las poblaciones de herbívoros de ajustarse a los cambios estacionales e interanuales de la productividad primaria y el acceso a los tejidos vegetales determinarán la magnitud de la energía contenida en tejidos vegetales que **no es utilizada por los herbívoros (NUH)**; a esta fracción se la ha denominado **Productividad Neta de la Comunidad** (Figura 1). La presencia de espinas o de compuestos químicos aromáticos restringirán el consumo de los herbívoros aumentando el **NUH**. Además, la energía **NUH** es mayor cuando los herbívoros no pueden aumentar su consumo con una tasa equivalente al aumento de la **PPN**. Por ejemplo una población de ciervos o vacas no puede aumentar su consumo diario o su número de manera de consumir todo el forraje que se produce en primavera. Parte de la biomasa vegetal producida senescerá y caerá al suelo. Este desajuste es probable que no ocurra en un sistema acuático en donde el zooplancton puede crecer a tasas mucho mayores que la de los grandes herbívoros o de aquellos organismos con ciclos reproductivos complejos. En general los sistemas acuáticos alcanzan niveles de productividad primaria neta similares a los de los sistemas terrestres con sólo un décimo de la biomasa de estos últimos. Los costos energéticos de mantenimiento de los tejidos de sostén son responsables de la menor relación PPN/biomasa de los sistemas terrestres. No todos los tejidos vegetales estarán igualmente disponibles para los herbívoros dominantes. Así en un sistema dominado por grandes herbívoros las partes basales de la plantas o las hojas de las copas de los árboles no pueden ser consumidas tan fácilmente.

El material **NUH** puede tener dos destinos fundamentales. Puede por un lado ser exportado del sistema. En condiciones naturales, los procesos erosivos pueden determinar la

pérdida de una parte de producido. En agroecosistemas estas exportaciones son muy importantes. De hecho la cosecha de cualquier cultivo consiste en canalizar lo no consumido por los herbívoros (NUH) hacia afuera de los límites del sistema. Por otro lado el **NUH** puede caer al suelo, formar parte de un reservorio de biomasa muerta (**necromasa**) y quedar disponible para un grupo heterogéneo de organismos, los **descomponedores** (Figura 1). Este grupo de organismos incluye numerosos taxa, desde insectos y crustáceos a hongos y bacterias, que utilizan esa necromasa como fuente de energía.

Del total de energía consumida por los herbívoros, una parte no es asimilada (**NAH**), es decir no es incorporada a la biomasa animal. Esta energía no asimilada es eliminada como excrementos y pasa al compartimiento de necromasa donde queda disponible para los **descomponedores**. La proporción de la energía consumida no asimilada depende de la fisiología del animal pero también de la calidad del material consumido. La proporción de lo ingerido que es asimilada por un herbívoro varía entre un 40 y 50%. Tomando el caso de rumiantes (ciervos, vacas y ovejas), la cantidad de proteína y fibra de lo consumido determinará la proporción que no será asimilada. La modificación de la calidad de lo consumido, en este caso el contenido de proteínas, aumentará o disminuirá la energía **NAH**. Los herbívoros modifican la calidad de lo consumido seleccionando aquellos tejidos de mayor calidad. A través de prácticas de manejo tales como la suplementación con nitrógeno o proteínas, el hombre modifica la calidad de lo consumido por los herbívoros domésticos y disminuye lo **NAH**. De la energía efectivamente asimilada una parte será usada para producir trabajo, será el combustible del proceso de respiración de los heterótrofos (**RH**). El resto se acumulará en ese nivel trófico constituyendo la **Productividad Secundaria Neta (PSN)** (Figura 1). La proporción de lo ingerido que se transforma en PSN puede diferir de manera muy marcada entre taxa: entre un 2% para un mamífero a un 40% para un insecto.

Al nivel trófico consumidores primarios le sigue uno de consumidores secundarios o carnívoros. Su estructura y la manera según la cual se particiona la energía serán similares al nivel trófico anterior (Figura 1). En general los niveles tróficos superiores tienen una eficiencia de asimilación (asimilado / ingerido) mayor. Esta puede alcanzar el 80% en insectos. Si bien en muchos sistemas es posible identificar un nivel trófico adicional (carnívoros que se alimentan de carnívoros) esta no es la situación más frecuente. ¿Qué determina el número de niveles tróficos de un ecosistema? El diagrama de la figura 1 pone de manifiesto la

naturaleza abierta del flujo de energía. Esto significa que en cada transformación habrá una salida de energía del sistema en forma de calor que dejará de estar disponible para el siguiente nivel trófico. La consecuencia de estas pérdidas es que la energía total disponible disminuirá en cada paso de nivel trófico. La magnitud de esa reducción es enorme, la productividad de un dado nivel trófico respecto de la productividad del nivel inferior puede variar entre 1 y 25%. A este cociente se le conoce como eficiencia de transferencia trófica y en general los valores promedio rondan el 10%. Un depredador superior dispondrá en consecuencia de una fuente de energía muy dispersa en el espacio, con muy baja densidad. Para cubrir sus requerimientos deberá entonces recorrer grandes distancias o tener un territorio enorme. Los costos de movilizarse puede transformarse en prohibitivos. Moverse para conseguir alimento puede representar un gasto energético mayor a la recompensa. En buena medida la eficiencia de transferencia trófica.

¿Qué ocurre entonces con la energía? Ya dijimos que una parte sustancial se pierde como calor. Buena parte se canaliza a través de la cadena de descomponedores. Este grupo respira a su vez una alta proporción de la energía que ingresa a ese compartimento pero parte no es utilizada o no es asimilada por los descomponedores. Volviendo al compartimento de necromasa y acumulándose en él. Finalmente en cada uno de los niveles tróficos una porción pequeña de la productividad neta se acumula. La suma de todas esas acumulaciones de energía en el ecosistema se denomina **Productividad Neta del Ecosistema (PNE)**. Dado que la mayor parte de la energía termina circulando a través de los descomponedores, la mayor parte de la acumulación final de energía (PNE) estará asociada a este grupo y tomará la forma de materia orgánica en el suelo. La PNE se puede expresar como la diferencia entre la PPN y la suma de las pérdidas por respiración de todos los niveles tróficos. En el largo plazo toda la necromasa puede ser descompuesta. La acumulación deriva de la generación de compuesto cada vez más resistentes a la degradación, tal el caso de las sustancias húmicas. Estas sustancias tienen tiempos de residencia (cantidad en un reservorio / flujo de entrada o salida) muy largos. En contraste otras formas de necromasa (la orina de un herbívoro o un fruto carnoso) tendrán tiempos de residencia cortos en el compartimento necromasa. El concepto de tiempo de residencia (o su inversa la tasa de ciclado) puede aplicarse al carbono o la energía de cualquiera de los compartimentos definidos en el flujo de energía.

Los controles bióticos y abióticos de los distintos flujos de energía

Una vez que se han discutido los distintos componentes y flujos en el ecosistema (Figura 1) podemos abordar una complejidad mayor: la de las variaciones que se producen en el espacio y en el tiempo en los tamaños y en las relaciones de esos componentes. Volviendo por un momento a nuestra analogía con el sistema escuela, podríamos imaginarnos un diagrama como el de la Figura 1 que represente a la escuela, con cajas para describir el número de distintos tipos de personas (alumnos de distintos niveles, docentes, no-docentes, etc.) y flujos de información entre ellos. El paso siguiente de complejidad que estamos proponiendo sería preguntarse ¿cómo serán las figuras correspondientes a distintas escuelas? Por ejemplo, si comparáramos escuelas con distinto presupuesto, veríamos que a medida que éste aumenta se observa una relación menos dispar entre el tamaño de las cajas de alumnos y las de docentes. O si comparáramos una escuela rural con una urbana veríamos distinto grado de subdivisión de docentes entre distintos niveles de alumnos. Con los ecosistemas podemos hacer lo mismo: el aspecto del diagrama de la figura 1 resulta muy distintos si se representa un ecosistema de desierto o uno de bosque, un agroecosistema o una reserva natural. La esencia del diagrama se mantendrá (afortunadamente las leyes de la termodinámica no cambian con los ecosistemas), pero los tamaños de los recipientes y de los tubos, en definitiva, la "silueta" de la figura 1 cambiará notablemente.

Uno de los factores que más modifican esa silueta es el clima, principalmente dos de sus rasgos más notorios, como lo son los promedios de temperatura y precipitación. Por ejemplo, la materia orgánica del suelo tiende a crecer muy marcadamente desde el ecuador hacia los polos, aparentemente porque la duración de la estación de crecimiento y la temperatura tienen una acción muy importante sobre el proceso de descomposición. La PPN aumenta notablemente a lo largo de gradientes de precipitación media anual (figura 4) y el recipiente del compartimento herbívoros aumenta exponencialmente a medida que aumenta la PPN. Es decir, que a medida que nos movemos de ambientes áridos a subhúmedos observamos que una proporción creciente de la PPN se dirige al compartimento de herbívoros y una proporción menor constituye en NUH que va a los descomponedores (Figura 5).

Los distintos biomas, que son reconocidos por caracteres estructurales de la vegetación, como la proporción de árboles, arbustos y hierbas, tienen a su vez siluetas características en

términos de la figura 1. Para valores de PPN equivalentes, un pastizal tropical del Este de África tiene una carga de herbívoros mucho mayor que un bosque. La mayor energía en el flujo NUH del bosque resultará en una respiración de los descomponedores mucho mayor. Esta gran diferencia ha llevado a que frecuentemente se caracterice a los ecosistemas por las características de su flujo de energía y se los divida en aquellos en donde la mayor parte de la energía pasa a través de los herbívoros (cadenas de pastoreo) y aquellos en donde la energía circula a través de los descomponedores (cadenas de "detritos").

Otra fuente de variación de la silueta de la Figura 1 proviene del régimen de disturbios al que están sometidos los ecosistemas. Por ejemplo, un incendio natural, como los que son habituales en los sistemas de pastizal y sabana, puede reducir a la nada en una cuestión de minutos la fracción aérea de la biomasa de los productores primarios. Inicialmente, la energía solar interceptada por la vegetación se reduce a cero, pero se recupera con mayor o menor velocidad gracias a procesos de regeneración y colonización que, según el ecosistema, pueden demorar semanas o años. Para el recipiente de los herbívoros, esto tiene diversas consecuencias. Por un lado, se agota inicialmente la disponibilidad de alimento, pero por otro lado, la vegetación que coloniza o se regenera después del incendio suele tener una mayor calidad forrajera, con lo cual la proporción de energía consumida que es asimilada por los herbívoros aumenta sensiblemente.

Las variaciones climáticas tienen una gran influencia en la magnitud de las ganancias totales de energía de los ecosistemas. Un estudio de 5 años en bosques caducifolios del este de Norte América mostró que la cantidad neta de carbono fijado varió entre 1.4 y 2.8 t ha⁻¹ año⁻¹ (Goulden et al. 1996). Las mediciones fueron hechas usando torres que miden los flujos tridimensionales de C en el canopeo asociados a vórtices ([eddy covariance](#)). Una productividad primaria superior al promedio estuvo asociada a una mayor fijación bruta de carbono en un año y a una menor respiración en otro. Pequeños cambios en el comienzo y fin de la estación de crecimiento determinaron cambios más que proporcionales en la cantidad de carbono fijado por el ecosistema. Así un pequeño adelanto de la brotación en primavera puede determinar un aumento en la cantidad de carbono secuestrado por la vegetación. Esto tiene enorme importancia en el balance de carbono del planeta. Teniendo en cuenta la superficie que cubren estos bosques, las diferencias entre años determinarían diferencias en la fijación de carbono en el hemisferio Norte de 1 Giga tonelada (1Gt = 10⁹ t).

En ecosistemas acuáticos la disponibilidad de nutrientes generalmente limita las ganancias de los productores primarios (fitoplancton). En los ambientes costeros o en lagos el fósforo suele ser el nutriente que con mayor frecuencia limita las ganancias de carbono.

La productividad primaria en distintos ecosistemas

Dado que los factores ambientales que controlan la productividad primaria (disponibilidad de agua, temperatura, duración de la estación de crecimiento, radiación total) varían entre ambientes esta mostrará variaciones espaciales que reflejan la distribución de esos factores. La productividad primaria puede variar entre menos de $50 \text{ g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$ en un desierto a más de $1000 \text{ g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$ en un bosque tropical. La figura 6 muestra la variación en la productividad en los biomas de pastizal y arbustal de la Argentina ocupados en su mayor proporción por vegetación natural. Los valores más bajos, en este caso expresados en ton de materia seca $\cdot \text{ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$, corresponden a las estepas del centro de Patagonia y los más altos a los pastizales mesopotámicos. Los gráficos que acompañan al mapa muestran como esa productividad varía dentro del año.

Impactos antópicos sobre el flujo de energía

Las actividades agrícolas, producción de cultivos y ganadería, modifican drásticamente el flujo de energía en los ecosistemas. Podemos percibir a la producción agropecuaria como una manera de alterar, en provecho del hombre, la magnitud de los flujos de energía en el ecosistema. Por ejemplo en un cultivo de maíz, la aplicación de insecticidas reduce el consumo de herbívoros (figura 1) y aumenta la parte de la productividad neta de la comunidad que será exportada (grano). La modificación de estos flujos se realiza mediante la aplicación de subsidios de energía. Estos subsidios adquieren la forma de labranzas, riego, fertilizantes, variedades genéticamente modificadas, suplementación, tratamientos sanitarios, etc. Todas estas acciones aportan energía al sistema de manera de aumentar algún flujo en particular a expensas de otros. Dependiendo del objetivo de la producción será el tipo de subsidio a aplicar. Por ejemplo en un cultivo para grano los subsidios deben minimizar el consumo de los herbívoros (insectos) mientras que en un sistema ganadero deberán maximizar ese mismo flujo.

Los subsidios energéticos permiten en última instancia disminuir los costos de mantenimiento de uno o más componente del ecosistema o eliminar un componente que compite con aquél que nos interesa en particular. Así al aplicar un tratamiento sanitario, el ganado vacuno invertirá menos energía en el desarrollo de mecanismos de defensa frente a determinadas plagas. Al eliminar parásitos o controlar a los depredadores se elimina el nivel trófico superior y se permite la acumulación de la forma de energía que nos interesa cosechar (grano, carne, lana, leche, madera, etc.)

La aplicación de un subsidio depende en última instancia de la relación de costos entre una unidad de la forma de energía a aplicar (vacunas, gas oil, insecticida, trabajo humano, etc.) y una unidad energía del producto a cosechar (lana, carne, grano, etc.) y del impacto del subsidio sobre el flujo o componente de interes. Sólo aquellos sistemas en los que el producto a obtener sea lo suficientemente valioso y/o el aumento en la cantidad producida sea suficientemente alto se justificará la aplicación de subsidios.

Leyenda de las figuras

Figura 1. Diagrama del flujo de energía en un ecosistema.

Figura 2. Radiación incidente promedio en Misiones y Tierra del Fuego. Los valores están expresados en $\text{MJ.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$, ese valor corresponde al promedio de cada mes

Figura 3. Radiación incidente en un año en el territorio argentino. Los valores están expresados en $\text{MJ. m}^{-2}.\text{año}^{-1}$.

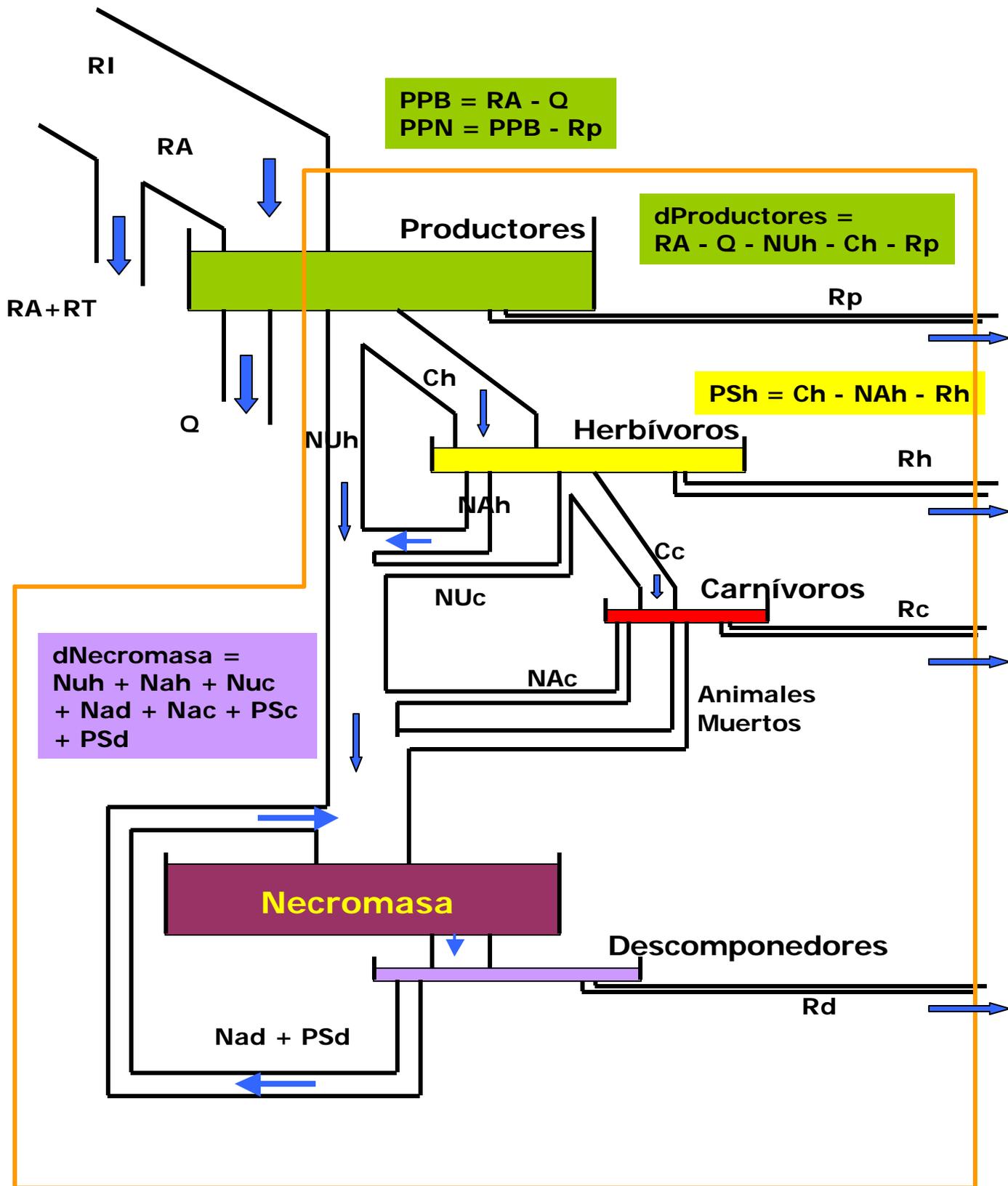
Figura 4. Relación entre la productividad primaria neta aérea y la precipitación para áreas de pastizales (modificado de Paruelo et al. 1999a)

Figura 5. Proporción de la productividad primaria neta aérea consumida por los herbívoros en sistemas manejados por el hombre en función de la productividad primaria del sistema (adaptado de Oosterheld et al. 1992)

Figura 6. Valores de Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) para áreas de pastizal y arbustal de la Argentina. La PPNA fue estimada a partir de datos satelitarios y es un promedio para 10 años (adaptado de Paruelo et al. 1999b).

Lecturas recomendadas

- Begon M., Harper J.L. y Townsend C.R. 1996. *Ecology*. Blackwell Science.
(Provee una buena descripción de las características del flujo de energía y de los controles ambientales de la productividad primaria en ambientes acuáticos y terrestres. Explica e ilustra adecuadamente el cálculo de eficiencias tróficas. Hay una versión del libro en español.)
- Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Burke, I.C. and Sala O.E. 1999. *Grassland Precipitation Use efficiency across a resource gradient*. **Ecosystems** 2:64-69. (Discute los controles ambientales y bióticos de la variación espacial y temporal de la productividad en pastizales del mundo. Se reseña el método de estimación de la PPNA a partir de imágenes satelitarias).
- Oesterheld, M., J. Loreti, M. Semmartin y J. Paruelo. 1999 *Grazing, fire, and climate in grasslands and savannas: regimes and effects on primary productivity*. En LL. Walker (ed.) **'Ecosystems of disturbed grounds'**. Series *Ecosystems of the World*. Vol 16. 287-306. (Describe cómo los disturbios afectan los patrones de productividad primaria)
- Oesterheld, M., O.E. Sala and S.J. McNaughton. 1992. *Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale*. **Nature** 356, 234-236.
- Oesterheld, M. y R.J.C. León. 1987. *El envejecimiento de las pasturas implantadas: su efecto sobre la productividad primaria*. **Turrialba** 37, 29-35.
- Paruelo et al. 1999. **Revista Argentina de Producción Animal**
- Sala O.E., Jackson R.B., Mooney H.A: y Howarth R.W. 2000. *Methods in Ecosystem Science*. Springer Verlag. (Manual de métodos para el cálculo y la estimación de distintos flujos en distintos ecosistemas).



$$PNE = RA - Q - E Ri$$

