

FRANÇOIS RAMADE

DEDALUS - Acervo - FFLCH-GE

Elementos de Ecología aplicada.

615.01  
R165e  
1977



21100008067



# ELEMENTOS DE ECOLOGIA APLICADA

Versión castellana, fotografías fuera de texto y apéndice final sobre  
la conservación de los recursos naturales españoles de:

**J. Esteban HERNANDEZ BERMEJO**

Doctor Ingeniero Agrónomo  
Profesor de la E. T. S. de Ingenieros Agrónomos de Madrid

y

**Helios SAINZ OLLERO**

Ingeniero de Montes  
Profesor de la E. T. S. de Ingenieros Agrónomos de Madrid

TOMBO...: 56879



SBD-FFLCH-USP

**EDICIONES MUNDI-PRENSA**

CASTELLÓ, 37

MADRID-1

1977

## CAPITULO PRIMERO

### CONCEPTO DE BIOSFERA

#### ¿QUE ES LA BIOSFERA?

##### Definición, estructura y evolución

El concepto de biosfera fue esbozado por vez primera por el genial LAMARCK en su geoquímica. Sus concepciones, aunque expresadas de forma arcaica, fueron como tantas otras ideas suyas, demasiado adelantadas para su época. Más tarde, el soviético VERNADSKY, en una publicación fechada en 1926, se adjudicó el mérito de crear este término y sobre todo de sistematizar el concepto confiriéndole sus fundamentos científicos.

La forma más simple de definir la biosfera es la de «región del planeta que comprende el conjunto de todos los seres vivos y en la cual se hace posible su existencia». En efecto, no toda la superficie del globo es igualmente favorable a los organismos: hay territorios como los casquetes polares y las altas montañas, donde ningún vegetal puede desarrollarse y no aparecen más que raras esporas de bacterias y hongos. Algunos vertebrados superiores (aves migratorias por ejemplo) pueden aparecer ocasionalmente por allí en alguna ocasión, pero sin llegar nunca a establecerse de forma permanente. A estas regiones marginales se las denomina *parabiosféricas*.

Como primera aproximación, la biosfera puede subdividirse en tres regiones de naturaleza física diferente:

- la *litosfera*, término aquí entendido en sentido restringido, es decir limitado a las capas más superficiales de la corteza terrestre. Dicho de otra forma, es el medio sólido formado por el conjunto de los continentes emergidos;

- la *hidrosfera* u océano mundial, medio líquido que recubre las siete décimas partes de la superficie planetaria, y
- la *atmósfera*, capa gaseosa homogénea, que constituye la capa más periférica de nuestro planeta y envuelve las dos regiones anteriores.

Entre los múltiples caracteres que provocan la especificidad de la biosfera, destacan primordialmente dos:

- el agua se encuentra en ella permanentemente en estado líquido, y
- la luz solar llega a ella en flujo continuo, como único aporte energético del sistema.

A partir de esta exclusiva fuente de energía exógena, los vegetales e, indirectamente los animales, elaboran todas las sustancias orgánicas precisas para la producción de energía química, mecánica, osmótica, etc., necesarias para su crecimiento, reproducción, funciones de relación, etc.

La biosfera aparece como una pequeña película superficial tomando en consideración el enorme volumen del globo terrestre. Sin embargo, esta capa, cuyo espesor no excede de algunos kilómetros, constituye una entidad extraordinariamente compleja. Su composición actual resulta del efecto continuo de los seres vivos cuyo origen se remonta a más de tres millones de años atrás (1), sobre el medio físico-químico que constituye las capas superficiales de nuestro planeta. Esta influencia de la materia viva sobre los elementos minerales a lo largo de todo ese tiempo es consecuencia de las actuales composiciones de la hidrosfera y atmósfera.

De esta forma, los inmensos depósitos de materia órgano-mineral que encontramos hoy día, o de materiales orgánicos con el *humus* —materiales biógenos en el sentido de VERNADSKY— son también producto de la actividad de los seres vivos. Lo mismo ocurre con numerosas rocas sedimentarias —o materiales biocósmicos según el citado autor— que son resultado, en su mayor parte, de factores geomorfológicos y biológicos. Así, los estratos de calizas compactas o de creta, con espesores que pueden llegar al kilómetro en algunas formaciones, están originados por el depósito en número inconmensurable de exoesqueletos de microorganismos marinos que se acumularon en el fondo de los océanos hace más de setenta millones de años.

La atmósfera actual tiene una composición muy diferente de la atmósfera primitiva terrestre. La concentración de oxígeno era entonces casi nula (el 0,1 por 100 de la actual), mientras que abundaban los gases como el CO<sub>2</sub>, el CH<sub>4</sub>, y diversos compuestos de azufre. Las bacte-

(1) El organismo más antiguo conocido es una bacteria (*Eobacterium*), descubierto en la formación de Figtree en Africa del Sur y cuya edad se estima de tres mil doscientos millones de años.

rias autótrofas, y fundamentalmente los vegetales fotosintéticos fueron fijando el CO<sub>2</sub> en forma de materia orgánica y modificando aquella composición del aire, agua y medio mineral ancestrales hasta conseguir sus características actuales.

El fenómeno aludido comenzó hace unos dos mil millones de años al diferenciarse los primeros organismos fotosintéticos y fijadores del N<sub>2</sub> atmosférico. Resultó acelerado quinientos millones de años más tarde con la aparición de los eucariontes. Como consecuencia se produjo el desprendimiento de una gran cantidad de oxígeno y un acusado empobrecimiento en anhídrido carbónico.

Hasta hace mil millones de años se estima que la atmósfera poseía ya una concentración de O<sub>2</sub> del 1 por 100 sobre la actual. En esta época parece ser que la actividad fotosintética del plancton sufrió un súbito incremento. Este hecho puede relacionarse con la aparición de ozono en cantidad suficiente para absorber la radiación ultravioleta en las capas más superficiales de las aguas, con lo que los organismos presentes pudieron utilizar una mayor intensidad de flujo solar.

Hace unos seiscientos millones de años, en el comienzo de la era Primaria, la biosfera protagonizó otro acontecimiento evolutivo de gran importancia: la colonización de las tierras emergentes por los seres vivos. Primero fueron los vegetales inferiores autótrofos. Después la aparición de plantas vasculares que comenzaron a diferenciarse hace quinientos millones de años (género *Cooksonia* del Silúrico Superior de Inglaterra), ejerció una influencia fundamental sobre la evolución ulterior de la biosfera. Las Gimnospermas hicieron su entrada en el Devónico, hace trescientos cincuenta millones de años y posteriormente aparecieron las plantas con flores —o Angiospermas— hacia finales del Jurásico, hace cien millones de años.

La expansión de los vegetales superiores sobre la superficie de las tierras emergidas fue acompañada de un gran incremento en la concentración del oxígeno atmosférico. Este, pasó, del 3 por 100 de la concentración actual en los comienzos de la era Primaria, al 50 por 100 del actual, al principio del Cretácico (ver cuadro I).

#### ORIGEN DEL FLUJO DE ENERGÍA EN LA BIOSFERA: LA FOTOSÍNTESIS

La biosfera tal y como hoy la conocemos es, por consiguiente, y desde el punto de vista evolutivo, el resultado de una extraordinaria conjunción de circunstancias favorables, de naturaleza cósmica, geoquímica y geofísica. Sin embargo, el elemento esencial que ha jugado un papel determinante en su génesis es de naturaleza biológica: se trata de la aparición de diversos organismos capaces de realizar la fotosíntesis, es decir de utilizar una fuente de energía exógena —contenida en una fracción del flujo solar— para sintetizar a partir de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O (y elementos minerales) todas las sustancias orgánicas indispensables para la vida. Estos organismos (vegetales autótrofos) son capaces de realizar la conversión de la energía luminosa en energía bioquímica.

CUADRO I

Evolución cronológica de la biosfera y de sus principales subdivisiones

Años	Época estratigráfica	Biosfera	Litosfera	Hidrosfera	Atmósfera	
5 × 10 <sup>8</sup>	(AZOICO)		Formación del sistema solar.			
4,5 × 10 <sup>8</sup>			Los más antiguos sedimentos y rocas conocidos.	Condensación de los océanos.		
4 × 10 <sup>8</sup>						Sin oxígeno libre. Atmósfera reductora.
3 × 10 <sup>8</sup>	PRECAMBRIICO (EOZOICO)	Primer procarionte conocido.	Depósitos estratigráficos de hierro.			
2 × 10 <sup>8</sup>		Primeros organismos fotosintéticos.	Glaciaciones.	Comienzo de la formación de O <sub>2</sub> en medios aerobios a partir de óxido ferroso.		Oxígeno atmosférico. ↑ O <sub>2</sub> ↓ CO <sub>2</sub>
		Primeros eucariontes.				
		Intensa actividad fitoplanctónica.	Volcanismo intenso.			
			Glaciaciones antecámbricas.		Se hace posible la vida fotosintética en las capas superficiales de las aguas.	
7 × 10 <sup>8</sup>		Aparición de los metazoarios.			Oxígeno: del 3 al 10 por 100 de la concentración actual.	
5 × 10 <sup>8</sup>	ERA PRIMARIA (PALEOZOICO)					
2,25 × 10 <sup>8</sup>	ERA SECUNDARIA (MESOZOICO)					
7 × 10 <sup>7</sup>	ERA TERCIAARIA (CENOZOICO)					
5 × 10 <sup>7</sup>	ERA TERCIAARIA (CENOZOICO)					
2 × 10 <sup>7</sup>	ERA TERCIAARIA (CENOZOICO)					
10 <sup>7</sup>	ERA TERCIAARIA (CENOZOICO)					
10 <sup>6</sup>	ERA TERCIAARIA (CENOZOICO)					
10 <sup>5</sup>	ERA TERCIAARIA (CENOZOICO)					

Niveles de los mares: 120 metros por debajo de los actuales.

Glaciaciones.

Paleoantropoides.

Cuaternario.

Oxígeno: concentración igual a la actual.

Oxígeno atmosférico en concentraciones próximas a las actuales.

Incremento del O<sub>2</sub> atmosférico en concentraciones fluctuantes.

Los océanos continúan aumentando de volumen.

Glaciación carbonífera. Aparición de carbón.

Glaciación ordosilúrica del Sahara.

Volcanismo intenso.

Formación de los meta-zoarios.

Depósitos de creta y yeso en los sedimentos.

Formación de lignitos.

Volcanismo intenso.

Aparición de los mamíferos.

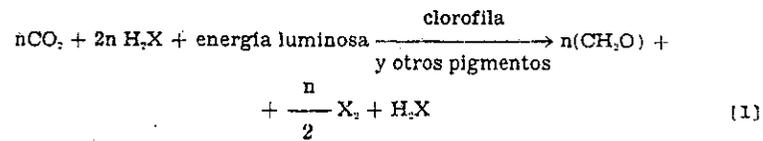
Aparición de las angiospermas.

Deposición de los mamíferos.

Primer *Eopithecus*, primer primate del *phylum* An-tropoide.

*Homo habilis* (primer Hominido conocido).

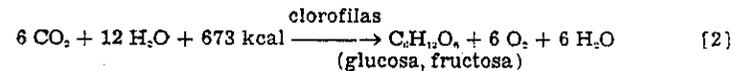
La reacción general de la fotosíntesis puede expresarse de la siguiente forma:



XH<sub>2</sub> es un donante de electrones.  
H: hidrógeno.  
X: oxígeno, azufre o algunos productos orgánicos.

Las sulfobacterias utilizan el SH<sub>2</sub> para realizar esta reacción; en otras bacterias autótrofas, X representa una sustancia orgánica. En el caso más general, el de la fotosíntesis, X es el oxígeno.

Para n = 6 la reacción [1] se convierte en:



Gracias a la fotosíntesis, el vegetal puede realizar diversas biosíntesis muy endergónicas (fig. 1.1). El proceso incluye varias etapas que intentaremos resumir: en una primera fase llamada «luminosa», la excitación de las clorofilas por los fotones principalmente pertenecientes a las longitudes de onda próximas a los 670 nm provocan la aparición de un transporte de electrones a consecuencia del cual se produce la fotólisis del agua y la producción de poder reductor (en forma de NADPH<sub>2</sub>) y ATP (molécula que desempeña la función de reserva química energética) por fotofosforilación. En la segunda fase, denominada «oscura», por realizarse sin la participación directa de la luz, el NADPH<sub>2</sub> y el ATP producidos se consumen en la síntesis de azúcares, aminoácidos, glicerina y ácidos grasos (fig. 1.1).

La aparición de plantas fotosintéticas terrestres no solamente significó un cambio drástico en la composición de la atmósfera, acelerando considerablemente su contenido en O<sub>2</sub>, sino que además provocó en conjunción con otros factores de naturaleza climática, la génesis de suelos al actuar física y químicamente sobre las rocas de la corteza terrestre. En algunos casos también intervinieron especies animales en estos procesos pedogenéticos.

Esta influencia de los seres vivos sobre la materia mineral se traduce en definitiva en la absorción, puesta en circulación, disolución acuosa y vuelta a la atmósfera de numerosos elementos tomados de diversos medios.

Todas estas transformaciones llamadas biogeoquímicas continúan vigentes en nuestros días y a este respecto, el objeto de esta obra es determinar y evaluar la influencia sobre ellas de una especie animal muy particular...

Considerables masas de materia orgánica han sido elaboradas por los seres autótrofos a lo largo de los tiempos geológicos. Toda esta producción no ha sido enteramente reciclada, puesto que una cierta parte se ha almacenado poco a poco en sedimentos marinos y continentales, así como en los suelos. Los enormes depósitos de combustibles fósiles: hulla, lignito y petróleo, demuestran la importancia de este fenómeno. Esto se traduce en definitiva en la reserva en forma de energía química de una parte del flujo de la energía solar que ha recibido la superficie terrestre durante cientos de millones de años. Como consecuen-

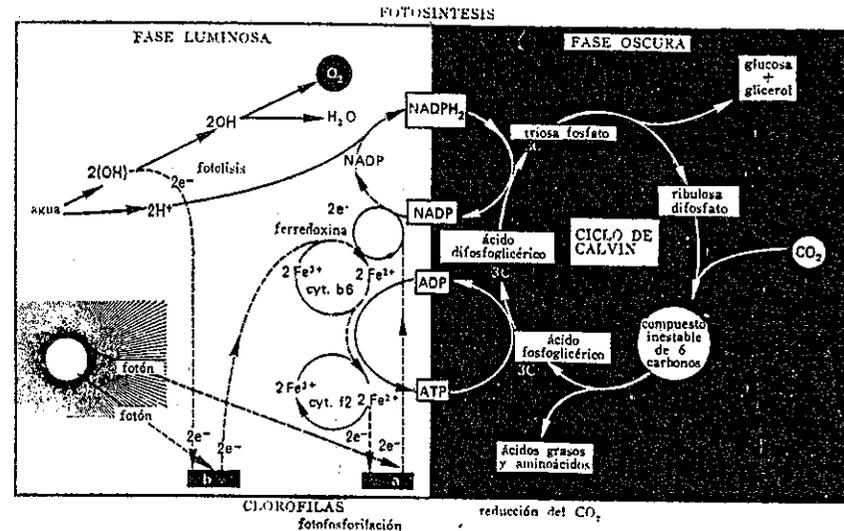


Fig. 1.1.--Esquema general de las principales etapas de la fotosíntesis.

cia, el CO<sub>2</sub> de la primitiva atmósfera fue paulatinamente disminuyendo y aumentando la concentración de O<sub>2</sub>. Ahora bien, parte del oxígeno producido por los procariontes autótrofos en el comienzo de los períodos eozoicos ha vuelto a la litosfera como componente de óxidos minerales. De esta forma han aparecido, por ejemplo, los enormes depósitos ferruginosos del lago Ontario, donde hay acumuladas capas de sesquióxido de hierro de varios metros de espesor, desde hace dos mil millones de años aproximadamente.

En conclusión, los seres vivos, a través de su acción continua durante tres mil millones de años han transformado poco a poco las condiciones físico-químicas que reinaban en la superficie del globo desde el final de los tiempos azoicos. El aire, los océanos y la litosfera sobre los que se han acumulado sedimentos de kilómetros de espesor han sido profundamente modificados por los diversos procesos biógenos, tanto en su composición como en su estructura. Se puede afirmar que en nuestros días todos los átomos de los principales elementos químicos que forman

parte de la materia viva han atravesado bastantes veces por innumerables organismos a lo largo de múltiples y complejos ciclos. Como KOVDA (1968) ha dicho, la superficie de la Tierra que hoy conocemos, es el fruto de un fenómeno ininterrumpido de «biologización» en el que la especie humana representa su última fase evolutiva.

## El concepto de ecosistema. Las grandes subdivisiones de la biosfera

El carácter más notable de la biosfera, que no puede escapar a la atención del observador más despistado, es la asimetría fundamental de su estructura. La irregularidad absoluta que presenta la distribución de los océanos y de los continentes o el relieve de las tierras emergentes, es acompañado por una increíble variedad en la composición de rocas, suelos, aguas continentales y oceánicas, y en la naturaleza de sus climas.

La diversidad de caracteres físico-químicos, cuyo conjunto constituye los factores abióticos (es decir inorgánicos) propios de cada medio terrestre es tal que ningún habitat (2) terrestre o marino es exactamente idéntico a otro similar al primero pero situado en otra localidad geográfica.

Esta infinita diversidad de medios ha provocado la aparición de múltiples radiaciones evolutivas, que han conducido a la génesis de un inmenso número de especies vivientes vegetales y animales. Consideremos, por ejemplo, que desde LINNEO hasta aquí, hemos podido inventariar más de 100.000 especies de plantas, unas 3.000 de mamíferos, 25.000 de aves, aún muchas más de peces y cerca de 1.000.000 de insectos, sobre un total estimado próximo a los 3.000.000.

La distribución de estas especies es algo todavía más irregular que la estructura del medio físico en el que viven. Sus áreas de reparto no están precisamente caracterizadas por su homogeneidad.

La densidad de población y la masa total de organismos vivos (biomasa) varían profundamente según las diferentes regiones de la biosfera.

Las aguas poco profundas de las costas pantanosas, los estuarios, la superficie de ciertas regiones oceánicas, los bosques tropicales y templado-húmedos, y numerosas praderas holárticas presentan grandes concentraciones de materia viva. En contraste, la biomasa es muy pequeña en las tundras boreales, los desiertos intertropicales y las azules aguas superficiales de los mares cálidos.

A pesar de la extremada irregularidad de los límites y extensión de los diversos medios de la biosfera, de las enormes variaciones que se encuentran en la naturaleza de las especies que en ellos viven y de la cuantía de su biomasa, los ecólogos han podido demostrar que la biosfera no está poblada de forma anárquica. Se pueden distinguir un cierto número de comunidades específicas, asociaciones de microorganismos,

(2) El habitat puede ser definido como el lugar donde un organismo vive, junto con su correspondiente medio ambiente, tanto orgánico como inorgánico.

mos, plantas y animales, comprometidos con cada tipo de medio. Cada comunidad, que se denomina *biocenosis*, presenta un alto grado de organización en las interrelaciones entre sus diversos individuos, poblaciones y especies que la forman.

Cada biocenosis se desarrolla sobre un sustrato inorgánico ocupando una superficie o un volumen variable y sometida a unas condiciones dominantes homogéneas, a cuyo conjunto se denomina *biotopo*. Este, viene pues caracterizado por un conjunto de factores abióticos, de naturaleza física o química: localización geográfica, intensidad de flujo solar, viento, temperatura, higrómetros, corrientes (en el medio acuático), concentración de los compuestos y elementos minerales fundamentales ( $H_2O$ ,  $CO_2$ ,  $O_2$ ,  $Ca$ ,  $NO_3^-$ ,  $PO_4^{3-}$ ). Cada biotopo constituye por consiguiente el soporte físico de una biocenosis específica definida por una combinación de factores ecológicos cuya conjunción crea su originalidad.

Es posible distinguir entre los diversos medios y los innumerables seres vivos que pueblan la biosfera un conjunto de unidades funcionales de naturaleza ecológica, estables (3) en el tiempo, denominados *ecosistemas*.

La suma de un ambiente físico-químico específico —el biotopo— y de una comunidad viva —biocenosis— constituye el ecosistema. TANSLEY (1935) lo expresó de la siguiente forma:

$$\text{ecosistema} = \text{biotopo} + \text{biocenosis}$$

El biotopo y la biocenosis mantienen de forma mutua interacciones intensas determinadas fundamentalmente por incesantes transferencias de energía entre ambas entidades.

Todo ecosistema contiene un espectro de especies animales y vegetales que pueden ser agrupadas según sus modalidades de nutrición. Las plantas fotosintéticas que utilizan elementos minerales para sintetizar los productos orgánicos indispensables para su crecimiento y reproducción, se denominan autótrofas (que se nutren por sí mismas). El conjunto de los vegetales autótrofos de una comunidad son los *productores* del ecosistema, término por otra parte impropio, puesto que su función consiste ante todo en transformar la energía luminosa en energía química.

Por otra parte, el ecosistema encierra siempre un conjunto de organismos *heterótrofos* que necesitan para su nutrición la presencia de materia orgánica. Podemos distinguir entre ellos dos categorías: la de los *consumidores (los animales) que presentan un régimen macrófago, alimentándose de vegetales (herbívoros) o de otros animales (carnívoros)*, y la de los *descomponedores o detritívoros, microorganismos o vegetales pluricelulares de pequeño tamaño; bacterias y hongos.* Los descomponedores segregan sustancias enzimáticas que degradan la mate-

(3) N. DE LOS T.—Como ya se comprenderá más adelante, sólo puede hablarse de estabilidad del ecosistema dentro de una cierta escala del tiempo y con unos condicionantes bastante acusados.

datos  
de seres  
vivos.

fungos<sup>15</sup>

ria orgánica muerta, las deyecciones animales y todo tipo de detritus biológicos, absorbiendo y alimentándose de los monómeros obtenidos por la acción de sus exoenzimas. Además presentan una intensa actividad fisiológica, caracterizada por un metabolismo mucho más rápido que el de otros heterótrofos, con lo que consiguen la pronta mineralización de los deshechos orgánicos, que son de esta forma reciclados de nuevo hacia los productores.

Como resultado de las relaciones energéticas entre estos tres tipos de organismos, se establece un flujo unívoco en el sentido:

autótrofos → heterótrofos

o más explícitamente:

productores → consumidores → descomponedores

de forma que el esquema del flujo de energía en el ecosistema corresponde siempre a un modelo termodinámicamente abierto (fig. 1.2.).

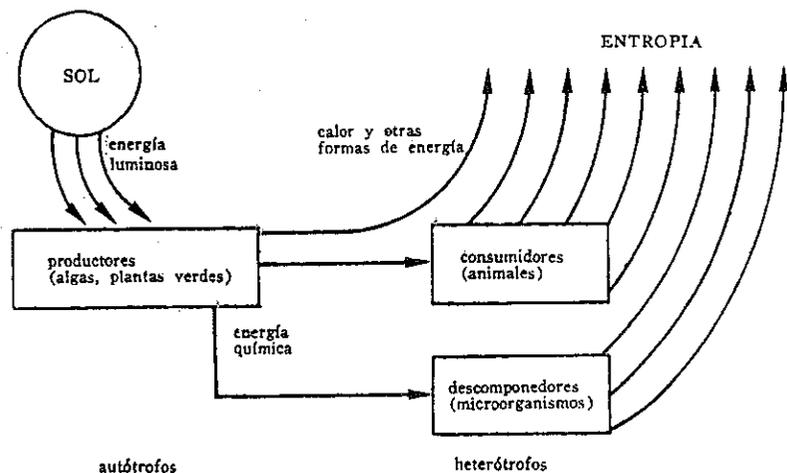


Fig. 1.2.—Flujo de energía en la biosfera.

Las tres categorías citadas de organismos se encuentran en todos los ecosistemas (4). Constituyen, desde el punto de vista ecológico los tres reinos funcionales de la naturaleza, caracterizados por su tipo de nutrición y la fuente energética utilizada. Quizá el dominio más original de la Ecología, con relación a otras ciencias biológicas, sea el del estudio de las relaciones obligatorias, causales o de interdependencia, es-

(4) N. DE LOS T.—En algunos ecosistemas muy particulares pueden faltar casi totalmente, o ser muy difíciles de reconocer alguna de estas tres categorías de organismos. Ese es el caso de los sistemas ecológicos cavernícolas y abisales, por ejemplo.

tablecidas entre los tres citados grupos de seres vivos que aparecen en cada biocenosis.

El ecosistema constituye, en definitiva, la unidad básica estructural de la biosfera. Cubre una superficie terrestre u oceánica en la que reinan condiciones homogéneas. Sus dimensiones pueden cifrarse en metros cuadrados o en miles de kilómetros cuadrados de superficie y en espesores que pueden oscilar desde pocos centímetros (suelos incipientes) hasta docenas de metros (bosques umbrófilos tropicales), o incluso kilómetros, en el medio oceánico (5).

#### ZONACIÓN DE LOS MACROECOSISTEMAS: LAS GRANDES SUBDIVISIONES DE LA BIOSFERA

A pesar de la estructura fundamentalmente disimétrica de la biosfera, puede observarse que los grandes tipos de ecosistemas no se distribuyen en forma aleatoria sino por el contrario, con una cierta regularidad tanto en el plano horizontal (o mejor dicho, en latitud) como en el vertical (altitud).

El estudio de la distribución geográfica de los ecosistemas no puede emprenderse más que al nivel de las grandes unidades ecológicas, o macroecosistemas. El término más habitual para designar estas formaciones es el de biomas. Su especificidad viene especialmente condicionada por la naturaleza de las agrupaciones vegetales (fitocenosis) que los constituyen. Efectivamente, todos los ecosistemas terrestres deben su aspecto característico al mosaico de formaciones vegetales que aparecen en ellos confiriéndoles una fisonomía particular. Sin embargo, el complejo biológico designado bajo el término de bioma, engloba también al conjunto de organismos consumidores y detritívoros del ecosistema.

#### Distribución según la latitud

La distribución de los grandes biomas terrestres según la latitud está primeramente condicionada por la de los climas; los restantes factores abióticos intervienen ya en mucha menor cuantía.

Si caminamos del ecuador a los polos, podremos observar una cierta simetría en el gradiente de biomas atravesados en cada uno de los dos hemisferios.

Las selvas vírgenes umbrófilas alcanzan su máxima extensión en el ecuador y forman una banda casi continua dentro de la zona intertropical. Son las regiones de la biosfera que reciben la máxima cantidad de insolación; además el flujo solar que recibe la selva tropical son su-

(5) N. DE LOS T.—Conviene no olvidar que a pesar de su tangibilidad, el ecosistema es una unidad ecológica que nace de la abstracción que el ecólogo realiza sobre la naturaleza. Por eso, las dimensiones y límites del mismo estarán siempre en función del objetivo y metodología del estudio concreto a realizar. Podemos considerar como ecosistema desde la panza de un rumiante o la superficie de la hoja de una planta, hasta el conjunto global de la biosfera.

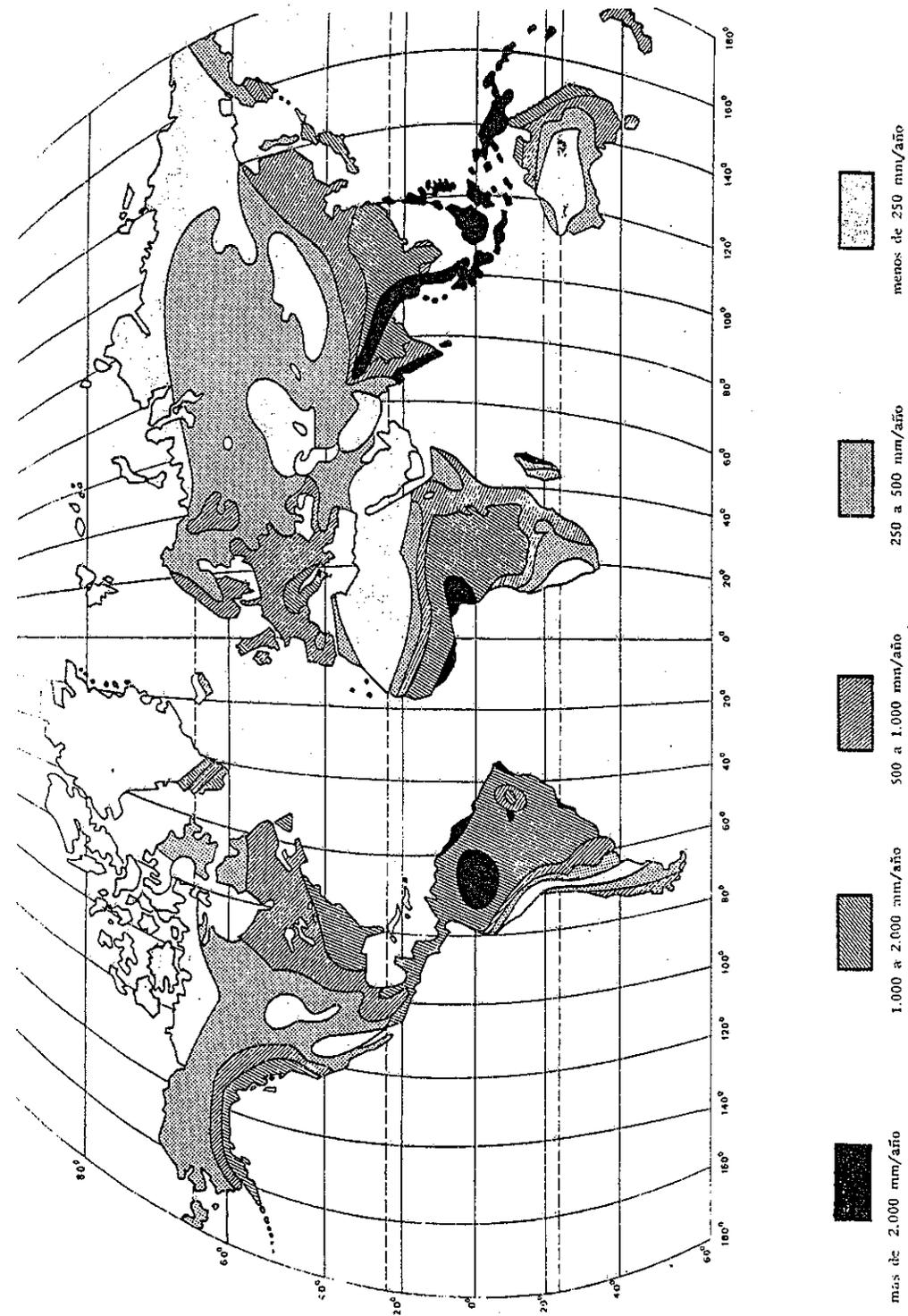


Fig. 1.3.—Distribución de las precipitaciones anuales sobre la superficie del globo.

periores a 150 mm. De la comparación de las figuras 1.3 y 1.4 se deduce la notable coincidencia entre estas formaciones y las regiones de máxima pluviometría. Estos bosques están caracterizados por la predominancia de árboles gigantes con hojas de gran superficie. También las lianas (plantas trepadoras) y epifitas que crecen sobre troncos y ramas constituyen grupos dominantes y típicos de estos ecosistemas.

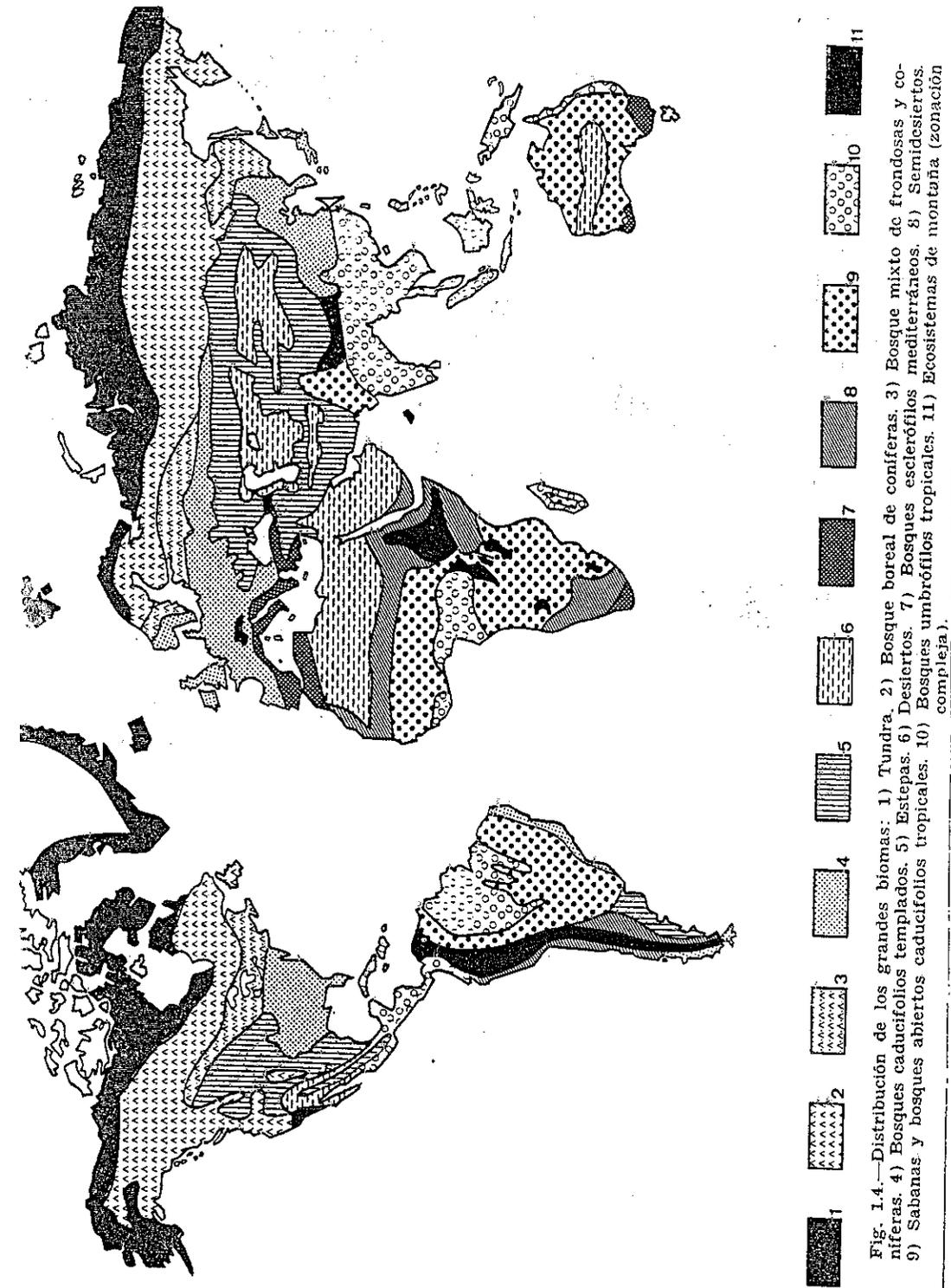
Ningún otro ecosistema terrestre alberga una cantidad de biomasa tan elevada como la selva tropical. Tanto la densidad de materia viva como la diversidad específica son máximas en comparación con el resto de los biomas terrestres. El bosque umbrófilo alcanza su máxima extensión en una zona comprendida entre los 10° de latitud N y S.

Si nos alejamos fuera de estos límites, la pluviometría se reduce rápidamente dando lugar a la aparición de estepas —llamadas abanas en el África tropical—, que aunque en principio incluyen un estrato arbóreo abierto, van haciéndose cada vez más pobres en plantas leñosas a medida que nos apartamos del ecuador. En África, el estrato herbáceo de este bioma está formado por gramíneas que alcanzan a veces más de un metro de altura, como *Andropogon*, *Themeda*, *Imperata* y *Pennisetum*. La abundancia de las herbáceas durante la estación húmeda permite la multiplicación de los ungulados de gran tamaño: cebras, búfalos, antílopes, gacelas y otros herbívoros. La biomasa de los mamíferos llega a alcanzar valores inigualables: en ninguna región del mundo aparece espontáneamente tal concentración de grandes mamíferos.

Los desiertos, cuya extensión máxima se establece al nivel de los trópicos, suceden a la savana sin transición neta. Vienen caracterizados por las mínimas precipitaciones que reciben, inferiores a los 200 milímetros/año, y por el elevado grado de aridez, tanto más grande cuanto menores y más irregulares son las lluvias: en las zonas hiperáridas de la biosfera llega a haber más de doce meses seguidos sin agua (fig. 1.5). La cubierta vegetal es escasísima y está constituida por plantas vivaces leñosas y xerófilas o por anuales (*terófitos*) de período vegetativo muy corto. Las partes subterráneas de estos vegetales están muy desarrolladas como adaptación a la extrema sequía y a la acentuada euritermia. La biomasa es, por consiguiente, muy pequeña, igual o inferior a unas 20 toneladas/hectárea, y la diversidad específica bastante pobre.

Más allá de los 30° de latitud la pluviometría vuelve de nuevo a ascender, de forma que las comunidades se diversifican y su biomasa vuelve otra vez a ser considerable.

Los ecosistemas mediterráneos, muy variados y complejos, corresponden a zonas templado-cálidas caracterizadas por un período más o menos largo (que supera en ocasiones los cuatro meses) de sequía estival. Las precipitaciones, a menudo torrenciales, se distribuyen principalmente durante los equinoccios de primavera y otoño. Aparecen estos biomas en ambos hemisferios entre los 30° y 50° de latitud, principalmente en torno al mar Mediterráneo, desde Marruecos y la Penín-



sula Ibérica hasta el Cáucaso, pero también en otras regiones del mundo como Australia, Chile y en el Oeste de Estados Unidos.

Las formaciones potenciales de estos ecosistemas son los bosques esclerófilos (formados por especies del género *Quercus* como dominantes), aunque en algunas ocasiones lo son de bosques perennifolios de coníferas. El hombre ha favorecido esta última formación ampliando notablemente los pinares en la región mediterránea. Cuando el bosque esclerófilo se degrada se transforma generalmente en formaciones arbustivas (chaparrales, maquis o garrigas) de carácter xeromorfo.

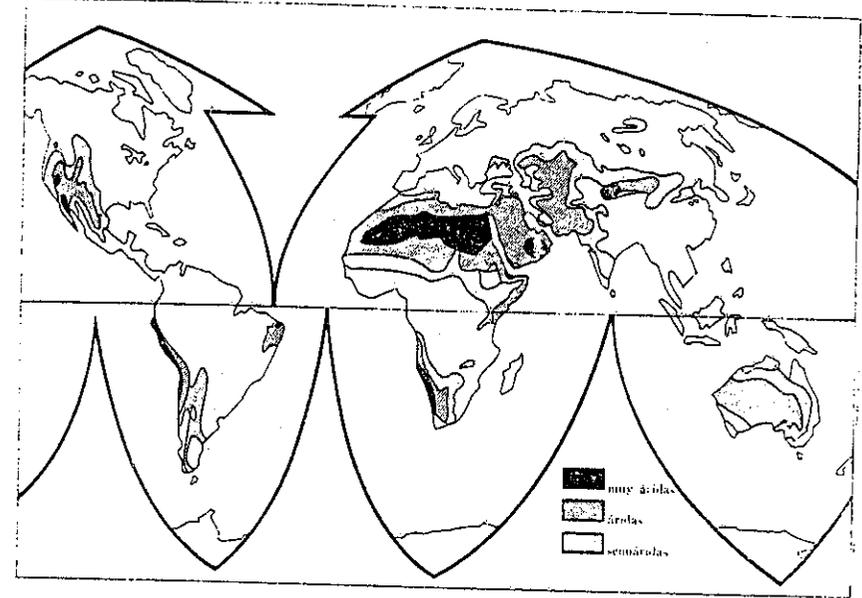


Fig. 1.5.—Distribución de las regiones áridas en el mundo. Según MEIGS, *Review of research on arid zones hydrobiology*, UNESCO, 1953.

Las regiones templadas, situadas en latitudes medias, están ocupadas fundamentalmente por dos biomas. En primer lugar, en aquellas regiones con abundante pluviometría los inmensos ecosistemas forestales que allí se establecen están caracterizados por la presencia de especies de hoja caduca.

Este bioma de los *bosques de frondosas* cubría antiguamente toda la Europa templada (incluso la parte meridional de Escandinavia) desde el Atlántico hasta la vertiente siberiana de el Oural, China septentrional y central y las regiones del continente norteamericano situadas al este desde el meridiano 100 hasta la latitud de Saint-Laurent. Estos ecosistemas son por el contrario casi inexistentes en el hemisferio sur (salvo en Australia y Nueva Zelanda), debido a la escasez de tierras emergidas más allá del paralelo 40° S.

En Europa este bioma está representado por bosques de robles y hayas según las variaciones locales en humedad atmosférica, dentro de los que se encuentran otras especies menos abundantes como tilos y arces. El bosque caducifolio templado, de diversidad específica bastante elevada, posee una clara estratificación arbustiva y herbácea. Las especies que componen estos estratos poseen cortos períodos vegetativos y están adaptadas a las particulares condiciones del subsuelo del bosque que permanece sometido a una intensa penumbra desde el comienzo de la estación cálida por la rápida e intensa entrada en foliación de las especies arbóreas.

El bosque de frondosas caducifolias alberga una importante biomasa que es no obstante inferior a la de los biomas tropicales. El robledal puede llegar a tener más de 400 toneladas en materia viva por hectárea, mientras que el bosque umbrófilo tropical supera las 500 toneladas/hectárea.

En las zonas templadas en que las precipitaciones son insuficientes para permitir el desarrollo de los árboles, en lugar de bosques aparecen enormes estepas, muy frecuentes en el hemisferio boreal. La «pradera» norteamericana es un buen ejemplo de este bioma, caracterizado por la predominancia del estrato herbáceo de gramíneas.

Los suelos de las estepas presentan grandes diferencias con los de los bosques templados establecidos en análogas latitudes y sobre unos mismos substratos geológicos. Son mucho más ricos en humus que los suelos forestales equivalentes; en efecto, por causa de la brevedad del ciclo vegetativo de las plantas herbáceas, se produce una importante acumulación de materia orgánica, de tal forma que la humificación es más fuerte que la mineralización. Además, y en razón del clima, la evaporación es superior a la pluviometría, lo que se traduce en una ausencia de lixiviación y en una acumulación de sales minerales —particularmente de calcio y potasio— en las capas superficiales. No es raro por consiguiente, que ciertos suelos de estepa como los chernozem (tierras negras de Europa oriental y América del Norte) figuren entre los más fértiles del globo.

Las estepas de las zonas templadas, antaño pobladas por grandes herbívoros, han sido desde hace mucho tiempo utilizadas por el hombre para el pastoreo o para el cultivo de cereales en aquellas zonas en las que la pluviometría lo hacía posible. La sobreexplotación de estas regiones estépicas ha conducido hacia la degradación irreversible de estos ecosistemas y a su transformación en desiertos.

La taiga o bosque subártico de coníferas es uno de los más importantes biomas del hemisferio norte. Cubre el escudo siberocanadiense a lo largo de una docena de millones de kilómetros cuadrados, extendiéndose aproximadamente entre los 45° y 57° de latitud norte. No obstante, sobrepasa localmente el círculo polar en Alaska, en Siberia y en Escandinavia.

El bosque boreal de coníferas se establece en unas regiones en las que las precipitaciones son bastante débiles (entre 400 y 700 mm), pero distribuidas a lo largo de todo el año, con un máximo estival. A causa



Piso altitudinal de coníferas en el macizo del Olimpo (Grecia). Las especies que constituyen este piso en los macizos montañosos griegos son fundamentalmente: *Pinus heldreichii*, *Pinus nigra* ssp. *pallasiana*, *Abies cephalonica* y *Abies borisii-regii*. (Foto: Hernández Bermejo.)

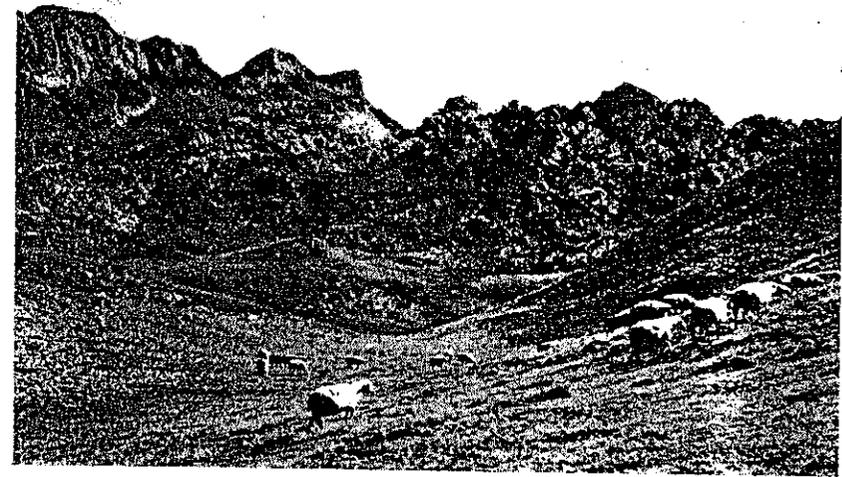
La formación oromediterránea que se establece por encima del límite de los árboles es el matorral de caméfitos, especies espinosas de porte almohadillado, adaptadas a la vez a la sequía, al viento, al efecto mecánico de la nieve y a la defensa contra los hervívoros. La fotografía está tomada a 3.000 metros de altura en el Gran Atlas marroquí; entre las especies allí presentes, se encuentran: *Ptilotrychum spinosum*, *Erinacea anthyllis*, *Eupleurum spinosum*, *Vella mairei*, *Arenaria pungens* y *Cytisus balansae*. (Foto: Hernández Bermejo.)





Bosques umbrófilos tropicales. Río Zenepa (Departamento de Amazonas, Perú). A pesar de su gran extensión, estos bosques que forman una masa casi continua en las zonas intertropicales y constituyen los biomas más ricos y diversificados, están siendo rápidamente degradados por el hombre. En la fotografía se puede apreciar la existencia de numerosos estratos de vegetación y el gran porte de la masa arbórea. Son los ecosistemas de mayor biomasa acumulada. La roturación de estos bosques permite la extracción de grandes producciones agrícolas en los primeros años de cultivo, pero los suelos sufren un rápido proceso de laterización, erosión y pérdida de la capacidad de retención de nutrientes. (Foto: Ceresuela.)

Formación de matorral mediterráneo en contacto con marismas y especies de terrenos salinos, en la Camarga, Francia (Parque Regional). (Foto: Hernández Bermejo.)



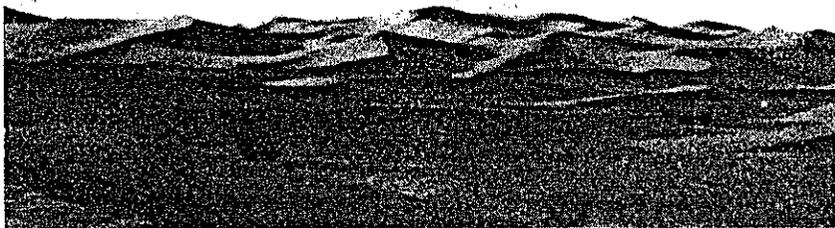
Pastoreo estival en alta montaña (Ansó, Huesca). El sistema de pastoreo trasumante constituye un método equilibrado que permite obtener una alta rentabilidad en las zonas montañosas al aprovecharse en verano el pasto abundante de altura (puertos) y en invierno las rastrojeras y dehesas de las zonas bajas, cuando ya la nieve ha cubierto las cumbres. Este método se encuentra hoy día en regresión, a pesar de su racionalidad, debido a las dificultades que encuentran los rebaños para efectuar el desplazamiento —abandono de cañadas, aumento del tráfico en carreteras, escasez de pastos intermedios— junto con la disminución del número de pastores. El abandono de los pastos de montaña parece ser una imposición más de la sociedad industrial. Un sucedáneo podría ser el desarrollo de la producción de forrajes en los valles de montaña que permitieran la estabulación invernal de los rebaños al pie de las cordilleras.

(Foto: Sáinz Ollero.)

Abetal-hayedo (Ansó, Huesca). Bosque climático pirenaico que presenta la máxima biomasa en la zona templada y una alta productividad que le sitúa en los niveles más elevados de complejidad entre las fitocenosis de la Península Ibérica. A pesar de su coincidencia formando parte de un mismo sistema, haya y abeto muestran exigencias ambientales diferentes; mientras que el haya prefiere los suelos bien drenados, relativamente secos, y necesita una elevada humedad atmosférica, el abeto busca la humedad edáfica y tolera perfectamente una cierta sequía ambiental. (Foto:

Sáinz Ollero.)





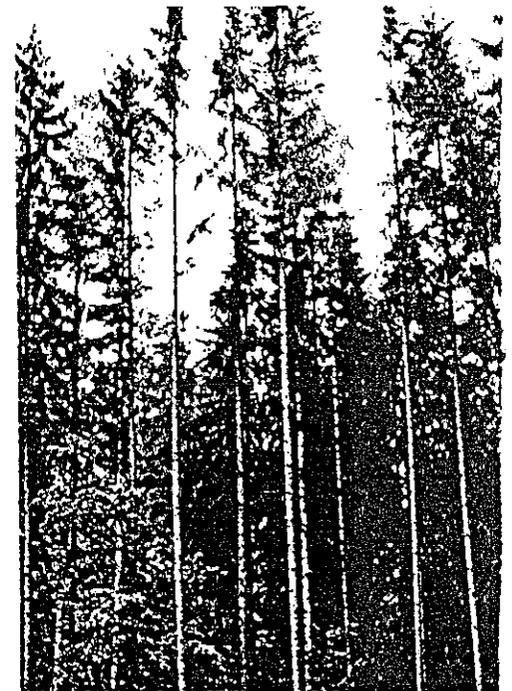
Erg: enormes dunas móviles y uno de los aspectos más típicos del desierto. Dunas al sur de Kerzaz (Argelia). (Foto: Hernández Bermejo.)



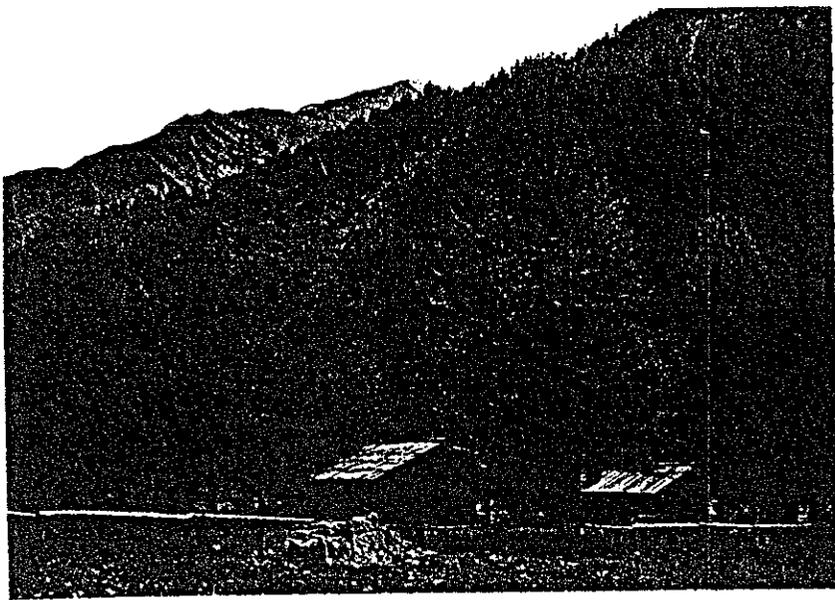
Oasis: los afloramientos de capa freática en el desierto son causa de estas explosiones de vida en donde la *Phoenix dactylifera* integra formaciones arbóreas que sirven de asiento a las poblaciones humanas saharuis. (Foto: Hernández Bermejo.)



Hayedos (Parque Nacional de Biogradsko, Yugoslavia). Estas comunidades forestales de caducifolios cubren extensas comarcas de las regiones templadas. Se corresponden con la existencia de una estación de primavera-verano sin problemas de falta de agua, durante la cual el desarrollo y el metabolismo es más intenso, y otra fría de otoño-invierno en la que la actividad del bosque sufre una parada. El *Fagus sylvatica* es una de las especies más notables de estos bosques de verano, en toda la Europa Central y parte de la meridional. (Foto: Hernández Bermejo.)



Bosque mixto, transición latitudinal de la taiga de coníferas al bosque caducifolio, más meridional, en el Parque Nacional de Bialowieza (Polonia). Destaca la gran diversidad de especies arbóreas y la enorme cantidad de biomasa acumulada. Bialowieza es uno de los bosques más extensos y mejor conservados del continente euroasiático. (Foto: Hernández Bermejo.)



Bosque boreal de coníferas. Piceas y alerces en Val Ferret (Italia). El bosque de coníferas ocupa una importante zona en centroeuropa aprovechando las situaciones en que la altitud consigue igualar el ambiente propio de latitudes mayores. Se trata de formaciones bastante homogéneas —poca diversidad— de gran interés forestal por su crecimiento relativamente rápido, buena regeneración natural y alta producción. (Foto: Sáinz Ollero.)



Formación de coníferas oromediterráneas: cedrales de Ketama (Marruecos). La subespecie atlántica del *Cedrus libanotica* ocupa alturas entre 1.500 y 2.600 metros en las montañas de Argelia y Marruecos. La existencia de un verano seco impide asimilar estas formaciones a la taiga de altura. (Foto: Hernández Bermejo.)

de las condiciones climatológicas y de la cubierta vegetal, los suelos boreales, en permanente lixiviación, son de pH ácido y pobres en cationes, sobre todo en los horizontes superiores del suelo, en los que se acumula la materia orgánica. La diversidad específica de este bioma

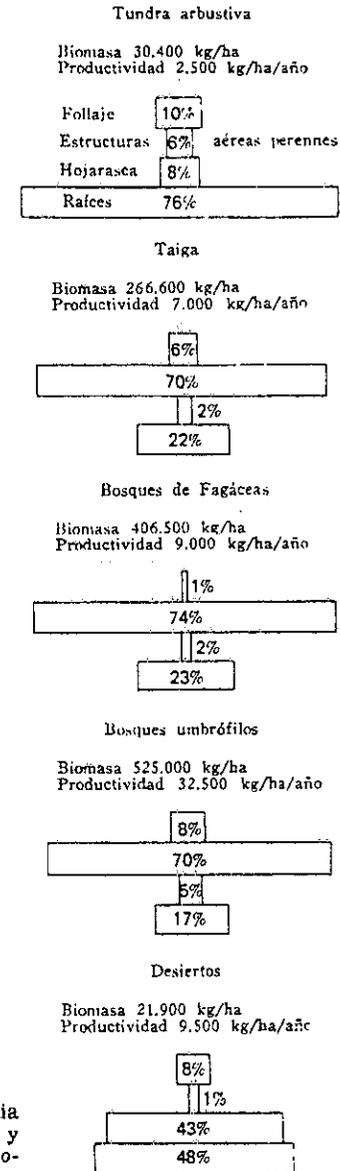


Fig. 1.6.—Biomasa y productividad primaria neta en los principales biomas. Según RODIN y BAZILEVICH in KORMONDY, *Concepts of Ecology*, Prentice Hall, 1969, pág. 128.

es bastante reducida y su biomasa, inferior a la de otros sistemas forestales, aunque no obstante alcanza las 250 toneladas/hectárea (figura 1.6).

La *tundra* es el bioma que ocupa las regiones comprendidas entre el límite natural de los árboles hacia los polos y las zonas parabiosféricas árticas y antárticas. Su distribución es casi enteramente boreal por causa de la ya comentada escasez de tierras emergentes entre el paralelo 45 y la Antártida, en el hemisferio austral. Ocupa sobre todo territorios situados más allá del círculo polar en el antiguo continente, pero desciende por bajo de los 60° N en Alaska y Labrador.

La *tundra* está formada por un mosaico de biocenosis cuya composición botánica está condicionada por factores edáficos y climáticos. La brevedad de la estación vegetativa (sesenta días de media) y la parquedad de las temperaturas estivales (siempre por debajo de 10° C) constituyen sus principales factores limitantes. A causa de la gran duración del período invernal y del rigor de las temperaturas, el suelo de la *tundra* (*permafrost*) está helado permanentemente en profundidad, sólo unos cuantos decímetros de las capas superficiales pueden deshelerse durante el exiguo verano. Esta estructura y génesis edáfica impide el drenaje de las aguas superficiales y origina formaciones particulares de estas regiones árticas como los suelos poligonales.

La composición florística de las biocenosis, poco diversificadas, varía localmente según la latitud, las precipitaciones y otros factores ecológicos. Las plantas arbustivas (brezos, sauces y abedules enanos) aparecen en las zonas menos septentrionales y frías. En otras situaciones son plantas herbáceas —gramíneas y *Carex* principalmente— y criptógamas —como los líquenes del género *Cladonia*— los que se establecen y sirven de alimento a los herbívoros (renos y caribús). La biomasa es pequeña, del orden de 30 toneladas/hectárea, según RODIN y BAZILEVIC, es decir apenas superior a la de los desiertos. Como en éstos últimos, aunque por causas climatológicas muy distintas, el estrato hipógeo es muy importante.

A pesar de que la zonación en latitud de los macroecosistemas se presenta como algo definitivamente claro cuando se estudia su distribución sobre la superficie de los continentes, no ocurre lo mismo con lo que respecta al estudio de la hidrosfera.

A causa de la isotropía del medio acuático, los factores fisico-químicos varían mucho menos y de forma más lenta que en el medio terrestre. Los fenómenos de convección y difusión de sustancias solubles, junto con las corrientes marinas, aseguran una cierta uniformización de los factores abióticos, lo que limita el número de habitats posibles y hace difícil la distinción de biomas. Los oceanógrafos no utilizan desde luego este término. Las variaciones climáticas tienen menor amplitud en la hidrosfera que en los ecosistemas terrestres, lo que también hace aleatoria la existencia de una zonación neta en latitud de las biomas de las diversas comunidades oceánicas.

Tan sólo algunas biocenosis presentan zonación latitudinal. Este es el caso de los *arrecifes de coral* para cuyo desarrollo se necesitan tem-

peraturas altas en el agua, superiores a los 20° C, lo que justifica la estricta localización de las madreporas en la zona intertropical (figura 1.7). También las biocenosis circumpolares están localizadas en latitud y caracterizadas por especies particularmente estenotermas de las aguas frías.

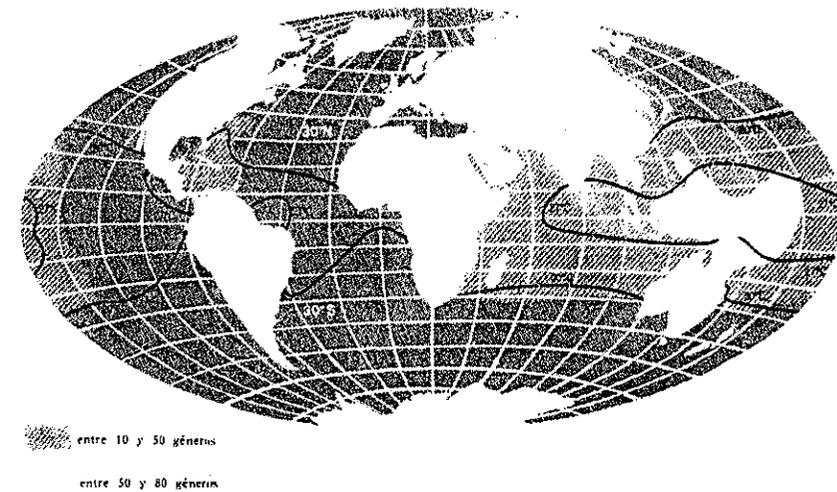


Fig. 1.7.—Distribución de los arrecifes de coral sobre la superficie del globo. Según NEWELL, *Scientific American*, junio 1972, pág. 60.

Realmente, al mismo nivel que la luminosidad y más todavía que el de la temperatura, la concentración en fosfatos y nitratos del agua marina, constituye un factor limitante primordial para el desarrollo de las biocenosis oceánicas (6). El papel esencial que estos elementos minerales juegan puede intuirse sin más que citar el suceso, aparentemente paradójico, de que los mares árticos y antárticos, a pesar de sus bajas temperaturas, tienen las biomasas más elevadas entre las que pueden encontrarse en la hidrosfera. La explicación es bien simple: la fusión del hielo en primavera engendra corrientes de superficie que provocan indirectamente la ascensión de aguas profundas cargadas de bioelementos (fig. 1.8). Como resultado inmediato se produce una increíble proliferación fitoplanctónica desde los primeros momentos de la estación favorable, y junto con ella la aparición de numerosos vertebrados e invertebrados atraídos por las óptimas condiciones creadas para su nutrición.

En términos generales, las mayores concentraciones de materia viva y las biocenosis más ricas se encuentran al nivel de la plataforma continental cualquiera que sea su latitud. Estas zonas están siempre próximas a la desembocadura de los ríos que descargan en ellas los nu-

(6) Esto ocurre también en los ecosistemas limnéticos: estanques, lagos, etc.

trientes y sedimentos extraídos y transportados, lo que implica un importante flujo de fósforo y nitrógeno. Por eso no es sorprendente el que los estuarios y marismas se encuentren junto con las aguas lito-

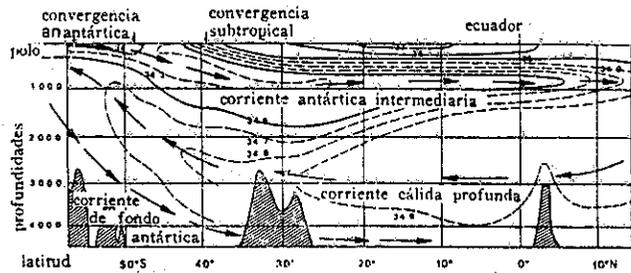


Fig. 1.8.—Transección a lo largo de un meridiano en el Atlántico Sur. Puede observarse la existencia de grandes masas de agua en movimiento. Según DEACON in HARDY, *The world of plankton*, Collins, Londres, 1971, 9.23.

rales polares y los arrecifes de coral entre las regiones oceánicas de mayor biomasa (fig. 1.9) (7).

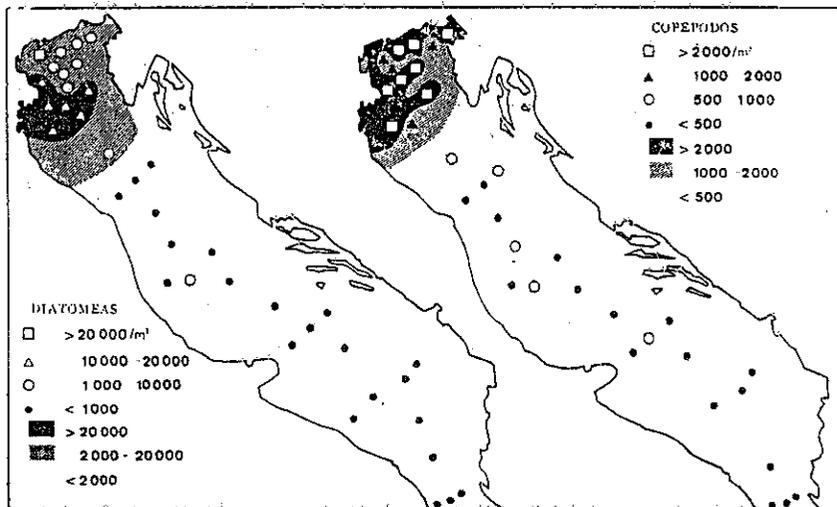


Fig. 1.9.—Representación de la productividad biológica del Adriático y su relación con los aportes de nutrientes minerales suministrados por los ríos que en él desembocan. Se observa una densidad máxima de los productos primarios (diatomeas) y de los consumidores primarios herbívoros (copépodos) en las aguas próximas a los deltas del Po y del Adige. Según D'ANCONA et coll., in MACUZZI, *Ecologia animale*. Fetschinelli, 1968, pág. 229.

(7) N. DE LOS T.—En las regiones oceánicas en las que afloran a superficie las corrientes frías marinas también se produce una intensa renovación de

Por el contrario, las aguas azules tropicales, muy pobres en bioelementos, son casi desérticas y albergan una débil biomasa, a pesar de la considerable diversidad de sus biocenosis.

### Zonación en altitud.

En función de la altitud, la zonación de la biosfera está todavía más definida que en latitud. Desde el fondo de las profundidades oceánicas hasta la cima de las más altas montañas, presenta una sucesión de medios muy diferentes (fig. 1.10).

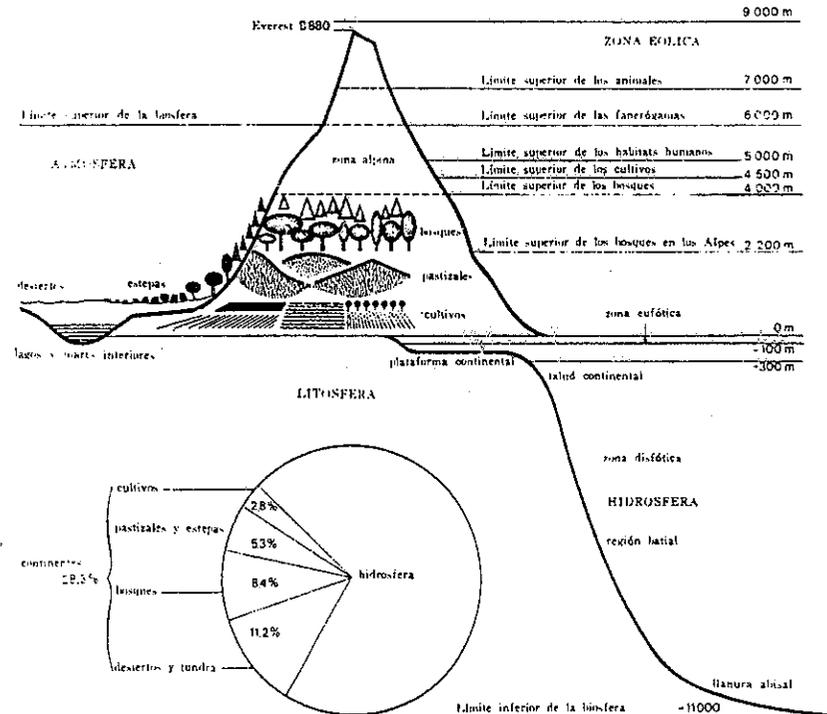


Fig. 1.10.—Zonación vertical de la biosfera y distribución de las superficies ocupadas por sus grandes subdivisiones.

El dominio oceánico se extiende desde las fosas más profundas (aproximadamente 11.000 m) hasta la cota 0 (superficie de los mares).

nutrientes desde los fondos hacia la superficie y por consiguiente un intenso crecimiento fitoplanctónico y atracción de organismos heterótrofos. Generalmente, frente a desiertos litorales provocados por la constante dirección de los vientos hacia el mar, atraídos por las bajas presiones causadas por el movimiento descendente del aire hacia los afloramientos fríos, se localizan, por esta razón, importantes bancos de pesca (costas de California, Perú, Sahara y Sudáfrica).



Por encima de este nivel entramos en la región nival, en donde al igual que en las regiones polares nos encontramos en el dominio para-biosférico. Tan sólo algunos alpinistas llegan hasta allí, aunque en alguna ocasión ha llegado a verse también alguna que otra extraña ave migratoria (se han visto grullas y ansares a 7.900 m, en el Himalaya).

Para el hombre, el límite superior de su habitat se sitúa en la región de las praderas alpinas, a 5.200 metros de altura (en los Andes). La pradera alpina es una tundra de montaña, desprovista de árboles, está ocupada por vegetación herbácea o subfruticosa de porte almohadado.

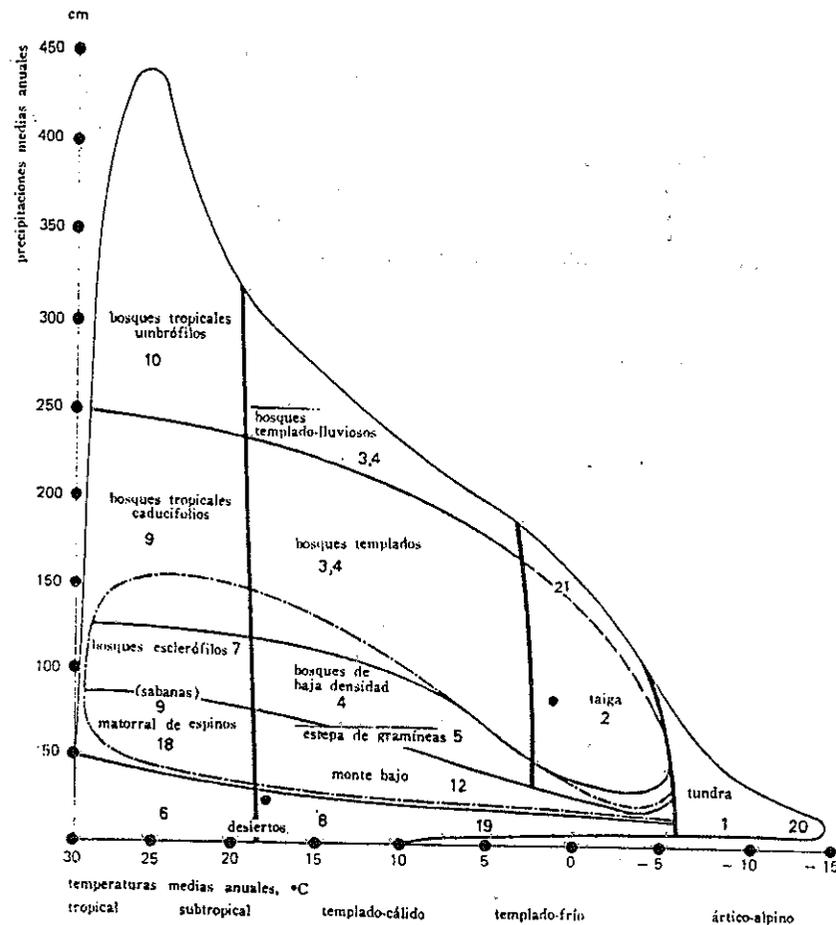


Fig. 1.12.—Distribución diagramática de los grandes biomas en función de la temperatura y de la pluviosidad. Las líneas de trazos marcan el límite entre las diversas formaciones vegetales; las cifras indicadas se refieren a la leyenda de la figura 1.4. Según varios autores in WHITTAKER, *Communities and ecosystems*, Macmillan, 1972, pág. 9.

Las especies vegetales que allí se establecen están adaptadas a las particulares condiciones climáticas reinantes (gran insolación, variaciones térmicas de marcada amplitud, menor presión atmosférica, etc.).

El límite superior de los bosques se encuentra a 4.500 metros, aunque realmente éstos raramente superan los 4.000 metros, incluso en las regiones ecuatoriales (8). La actividad agrícola tampoco es posible por encima de los 4.500 metros, ni siquiera en las zonas tropicales.

La altitud media de los continentes —875 m— corresponde pues con la zona de desarrollo óptimo de bosques, praderas y cultivos, ecosistemas éstos de importancia relativa en función de la región considerada.

Señalemos finalmente que puede obtenerse una más precisa correlación entre la distribución de biomas y condiciones climáticas, teniendo en cuenta conjuntamente las temperaturas y precipitaciones (figura 1.12).

#### Ciclo de la materia y flujo de energía en la biosfera

El número total de organismos vivos en la biocenosis, la rapidez mayor o menor de su desarrollo y reproducción, dependen en último término de la tasa de penetración de la energía en el ecosistema, de las características del flujo energético a través de este y de la tasa de circulación de la materia a través de él.

Es imprescindible señalar las diferencias entre flujo de energía y ciclo de la materia. Mientras que el C, N, H<sub>2</sub>O, P, etc., circulan entre biotopo y biocenosis bidireccionalmente y pueden ser reutilizados *ad infinitum*, no ocurre lo mismo con la energía que corre en forma de flujo unívoco a través de los seres vivos que forman la biosfera. Es este un fenómeno universal basado en las dos leyes fundamentales de la termodinámica (principios de Carnot). El primer principio indica que la energía puede transformarse de una forma en otra, pero no puede ni crearse ni destruirse. La energía total del universo permanece constante, lo que puede expresarse en la siguiente forma:

$$\Delta E = \Delta H - \Delta W$$

$\Delta E$  designa la variación de la energía en un sistema aislado;  $\Delta H$  la variación del calor (o entalpía del sistema), y  $\Delta W$  el trabajo realizado por el sistema sobre el medio exterior.

Todas las biomoléculas orgánicas poseen una entalpía elevada y negativa, lo que significa que a lo largo de una combustión el sistema pierde calor cediéndole al ambiente.

El segundo principio dice que en todo proceso en el que la energía se transforme, ésta experimenta una degradación desde una forma

(8) No quedan hoy más que algunos jirones del bosque más elevado del mundo, el de Sajama, en Bolivia. Está constituido por Rosáceas gigantes del género *Polylopsis*, y se extiende entre los 4.500 y 4.900 metros de altitud, pero actualmente ha desaparecido casi totalmente por culpa del hacha. Se conservan algunos relictos gracias a que en 1939 se decretó su estricta protección.

más concentrada a otra más diluida, menos utilizable (calor). Ninguna transformación espontánea (por ejemplo la de la luz en compuestos orgánicos a través de la fotosíntesis) puede presentar un rendimiento del 100 por 100 (9). Una parte más o menos grande de la energía suministrada al sistema se pierde y degrada quedando en situación de incapacidad para transformarse en trabajo. Se llama *entropía (S)* a la fracción de energía así perdida por el sistema a lo largo de cualquier proceso termodinámico (figs. 1.2 y 1.16).

El segundo principio establece también que todos los sistemas evolucionan según una dirección determinada y unívoca, buscando el estado de equilibrio en el que el conjunto de los parámetros físicos (temperatura, presión, etc.) llegan a ser uniformes. Esta situación de equilibrio se alcanza cuando la entropía del sistema-medio exterior se hace máxima. Dicho de otra forma, la entropía del universo está en continuo aumento.

Si examinamos ahora el caso particular de la biosfera, necesitamos hacer intervenir otro parámetro, la energía libre (G) que representa la energía utilizable, en contraposición con la entropía. Esta energía libre es capaz de realizar un cierto trabajo en condiciones isotermas, y este es el caso en el que se encuentran las células vivas tanto auto como heterótrofas. Se cumple que:

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S$$

$\Delta G$  designa la variación de la energía libre;

$\Delta H$  el calor intercambiado entre el sistema y el medio exterior;

$\Delta S$  la variación de entropía, y

T la temperatura absoluta.

$\Delta G$  y  $\Delta S$  varían pues en sentido inverso, pero sus variaciones no son iguales más que cuando el sistema no intercambia calor con el medio interno.

En el caso de la biosfera, donde existe absorción de calor por el sistema en detrimento del medio exterior, la disminución de energía libre es inferior al incremento de entropía del sistema.

Contemplamos en todo esto una explicación física de la tendencia espontánea de los ecosistemas a evolucionar hacia un estado de complejidad y de organización biológica cada vez más elevadas, en el que la cantidad de energía libre sea máxima.

El estudio termodinámico de los intercambios energéticos en la biosfera sobrepasa claramente las posibilidades y objetivos de esta obra. Precisaremos de nuevo que los ecosistemas constituyen sistemas abiertos, que efectúan continuos intercambios de energía con el exterior. Su estudio es por consiguiente bastante más complejo que el de los sistemas cerrados de los que se ocupa habitualmente la termodinámica clásica.

(9) Sin embargo, el rendimiento energético de las células vivas, generalmente próximo al 60 por 100, sobrepasa con mucho los de las mejores máquinas térmicas construidas por el hombre, que difícilmente sobrepasan el 30 por 100.

En definitiva, y como afirma E. P. ODUM (1971): «La interacción entre materia y energía en el ecosistema es de primordial preocupación para el ecólogo. Puede afirmarse, en efecto, que el flujo unívoco de la energía y la circulación de los elementos son las dos grandes leyes de la ecología general puesto que se aplican de forma idéntica para todos los medios y organismos, hecha inclusión del mismo hombre».

## Cadenas y redes tróficas

La multitud de seres vivos que pueblan una comunidad están unidos por relaciones tróficas que desempeñan un papel fundamental en la cohesión de la biocenosis. El conjunto de estas relaciones constituyen las cadenas tróficas. Estas aseguran la circulación de la materia y en consecuencia la transferencia de energía en forma bioquímica entre los diversos organismos del ecosistema.

Hemos dicho ya anteriormente que los seres vivos pueden clasificarse en tres categorías según su función ecológica en la comunidad:

Los *productores* (autótrofos), que son fundamentalmente los vegetales fotosintéticos, es decir las plantas verdes vasculares en medio terrestre y las algas (unicelulares o no) en medio acuático. Utilizan una fracción de flujo energético solar acumulándolo en forma de energía potencial (energía libre) al transformar el  $\text{CO}_2$ , el  $\text{H}_2\text{O}$  y las sales minerales en materia orgánica celular. Desde este punto de vista, los elementos minerales constituyen el primer eslabón de las cadenas tróficas.

Los *consumidores* (heterótrofos) no pueden alimentarse más que con materiales orgánicos complejos (glúcidos, aminoácidos, triglicéridos). Dependen pues por completo de los productores que representan la única fuente utilizable para los animales, bien de forma directa en el caso de los herbívoros (consumidores primarios), o bien indirectamente a través de estos últimos, en los carnívoros (o consumidores secundarios). Un tipo particular de consumidores secundarios es el constituido por los *parásitos de los animales que viven de forma sedentaria sobre la superficie del cuerpo del organismo hospedante (ectoparásitos)* o en el interior de las vísceras de él (*endoparásitos*). Su forma de vida se diferencia de la de los predadores en que éstos capturan y matan a sus presas, mientras que el parásito no necesita imprescindiblemente provocar la muerte de su hospedante.

Los *desintegradores* o *descomponedores* son organismos saprófitos (hongos, bacterias y otros microorganismos heterótrofos) que utilizan la materia orgánica muerta (detritus vegetales, excreciones y cadáveres de animales y vegetales) asegurando su mineralización progresiva y total.

Estos diversos tipos de seres vivos son por tanto interdependientes en lo que se refiere a sus necesidades de sustancias nutritivas.

Si esquematizamos en forma lineal las relaciones tróficas entre cada uno de estos grupos de organismos, obtendremos el trazado de cadenas

tróficas, a lo largo de las cuales la nutrición de la especie situada a un cierto nivel depende por completo de las situadas inmediatamente por debajo de ella en la cadena.

Se distinguen habitualmente tres tipos de cadenas tróficas:

Las *cadena trófica de predadores*, que partiendo de un vegetal pasan desde pequeños organismos hacia especies de talla cada vez más grande. En el medio terrestre estas cadenas incluyen en general tres o cuatro niveles. Una de las más sencillas es la formada por:

vegetal → oveja → hombre  
 (productores) (herbívoros) (carnívoros)  
 consumidores

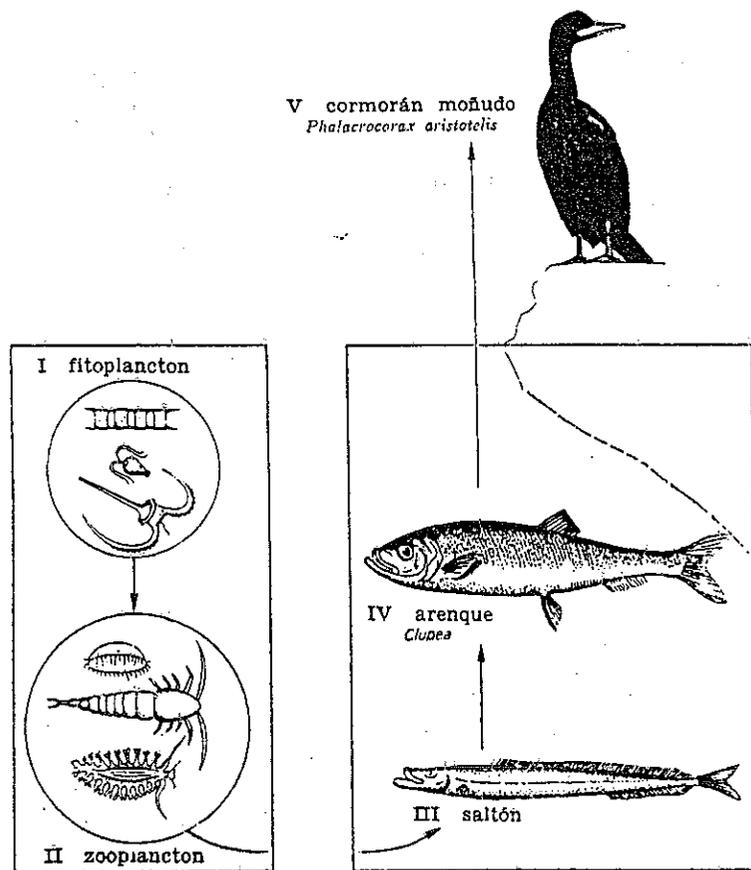


Fig. 1.13.a.—Ejemplo de cadena trófica. Las cifras representan el nivel trófico de cada organismo.

En ocasiones pueden encontrarse dos niveles tróficos sucesivos de carnívoros. El siguiente modelo es bastante frecuente en los bosques templados:

roble → oruga → carbonero → gavilán  
*Quercus* *Tortrix* sp. *Parus* sp. *Accipiter nisus*  
 (productor) (herbívoros) (carnívoro 1) (carnívoro 2)

En el medio marino las cadenas tróficas de predadores son siempre más largas que en los ecosistemas terrestres. El modelo de relaciones tróficas que resumimos en el cuadro II y en la figura 1.13 a, son, por ejemplo, bastante frecuentes.

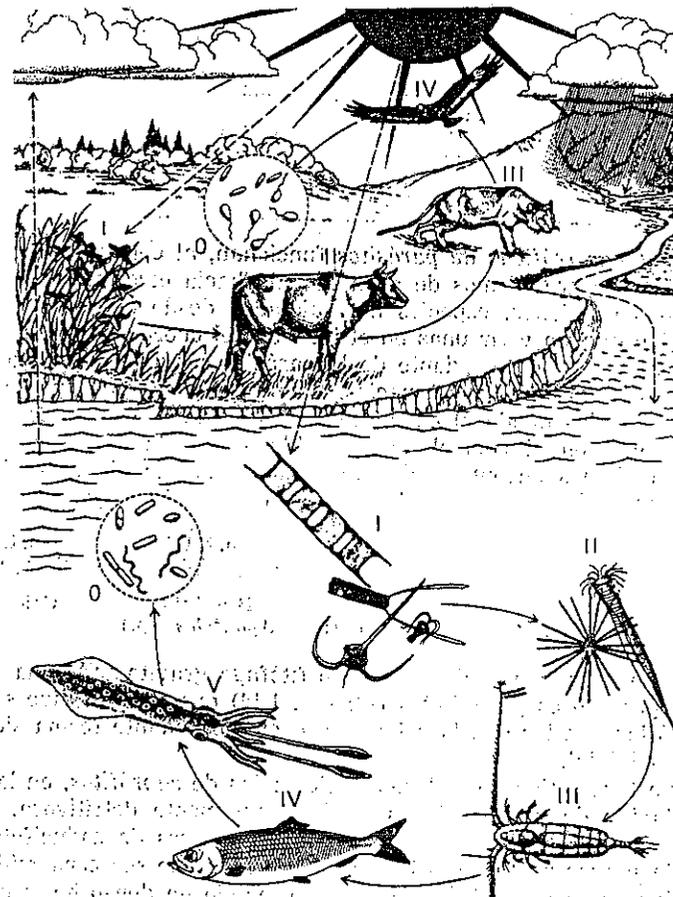


Fig. 1.13.b.—Circulación de la materia y flujo de energía en la biosfera. Productores (I). Herbívoros (II). Carnívoros (III, IV y V). Descomponedores (O). Observar que el flujo energético solar representa la única entrada de energía en el sistema. Según COLE, *Scientific American*, abril 1958.



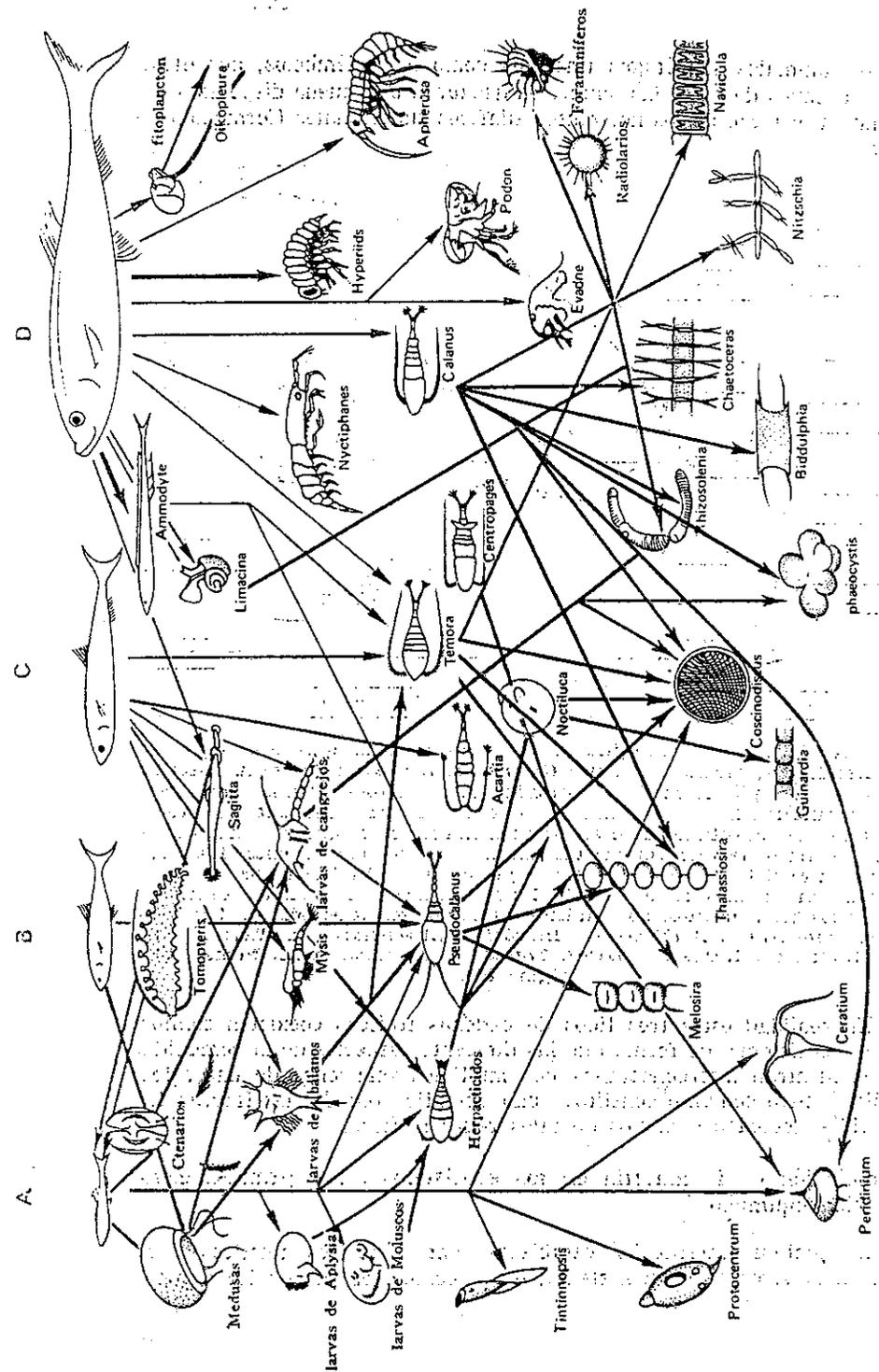


Fig. 1.15.—Red trófica del arenque. Este esquema pone en evidencia la variedad de relaciones tróficas según ecofases de una misma especie, constituidas aquí por los diversos estados de crecimiento. A) Individuos de tamaño comprendido entre 0,6 y 1,3 cm. B) Entre 1,3 y 5,5 cm. C) Entre 4 y 12,5 cm. D) Por encima de 12,5 cm. Las líneas de trazo negro indican los alimentos utilizados por cada especie; las de trazo gris representan otras relaciones tróficas. Según WELLS *et coll.*, in CLARKE, *Elements of Ecology*, Wiley, 1959, pág. 416.

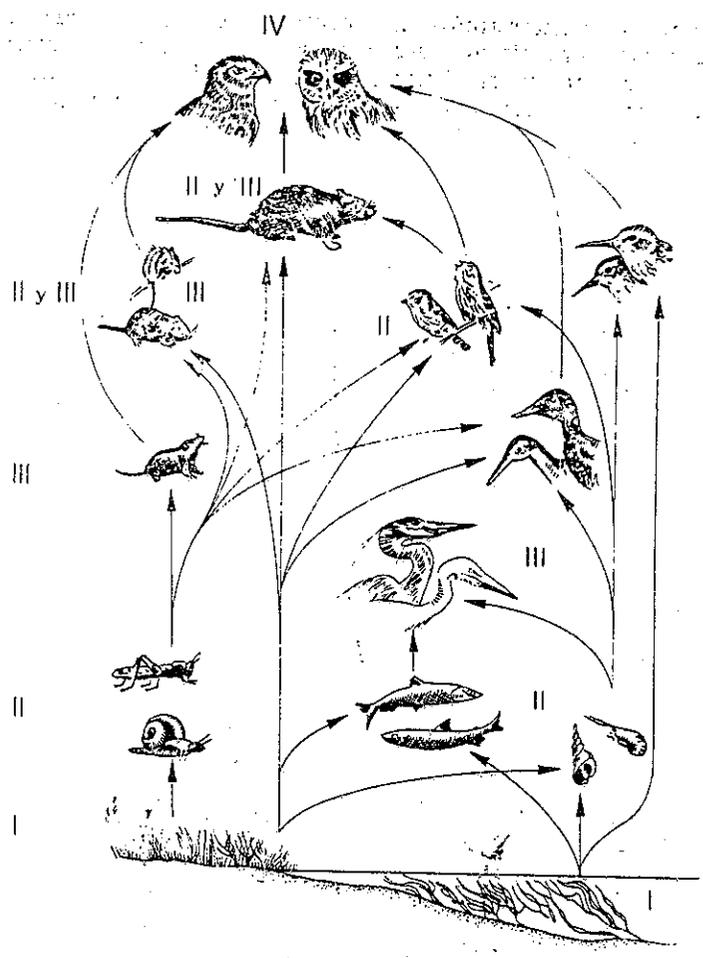


Fig. 1.16.—Redes tróficas en un ecosistema palustre: marismas litorales con *Salicornia* en California. Según R. L. SMITH, *Ecology and field Biology*, Harper and Row, 1966, pág. 30.

rumplido de materia entre biotopo y biocenosis, en forma de sustancias alternativamente minerales y orgánicas,

La existencia en cada comunidad de grupos de seres vivos con metabolismo y necesidades en gran parte complementarias (productores, consumidores, descomponedores), permite un permanente reciclaje de los principales elementos indispensables para las células vivas (figura 1.17). Existe por tanto una circulación cíclica de la materia en el ecosistema como resultado de esta complementariedad ecofisiológica en-

tre autótrofos y heterótrofos. Las diversas especies de cada uno de estos grupos de organismos buscan y absorben sin cesar las sustancias indispensables para su crecimiento, su reproducción y su mantenimiento, devolviendo al medio los desechos minerales y orgánicos más o menos complejos de su metabolismo.

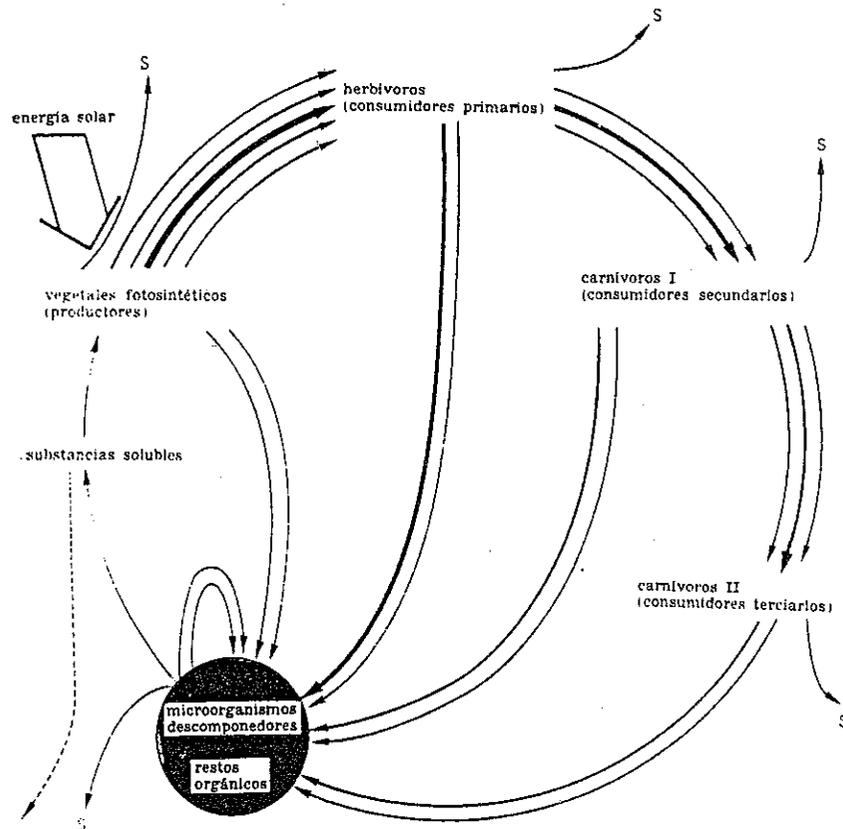


Fig. 1.17.—Esquema del flujo de la materia (trazo negro) y de la energía (trazo gris) en un ecosistema (S = entropía). Según LEMÉE, *Précis de biogéographie*, Masson, 1967, algo modificado.

Por consiguiente, el carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, fósforo, azufre, y una treintena de otros elementos químicos, indispensables para la construcción y funcionamiento de la célula viva (cuadro III) son continuamente transformados en materia orgánica (glúcidos, lípidos, aminoácidos, etc.), absorbidos en forma de iones inorgánicos por los vegetales autótrofos, utilizados después por los heterótrofos (animales) y finalmente degradados y reciclados de nuevo por los micro-

organismos. Estos últimos descomponen los excrementos, detritus y cadáveres de los restantes organismos, en elementos minerales hidrosolubles o en compuestos gaseosos, que son devueltos al suelo, al agua y a la atmósfera. Los diferentes elementos biogénicos circulan así de forma ininterrumpida a lo largo de las aguas continentales, océanos, tierras y atmósfera.

CUADRO III

Elemento	Número atómico	Litosfera Atmósfera Hidrosfera %	Cuerpo humano %
Hidrógeno .....	1	0,95	9,31
Carbono .....	6	0,18	19,37
Nitrógeno .....	7	0,03	5,14
Oxígeno .....	8	50,02	62,81
Flúor .....	9	0,10	0,009
Sodio .....	11	2,36	0,26
Magnesio .....	12	2,08	0,04
Aluminio .....	13	7,30	0,001
Silíceo .....	14	25,80	despreciable
Fósforo .....	15	0,11	0,64
Azufre .....	16	0,11	0,63
Cloro .....	17	0,20	0,18
Potasio .....	19	2,28	0,22
Calcio .....	20	3,22	1,38
Manganeso .....	25	0,08	0,0001
Hierro .....	26	4,18	0,005

A escala biosférica se designa con el término de *ciclos biogeoquímicos* al citado paso alternativo de los elementos entre el medio inorgánico y la materia viva, cuyas diversas fases se desarrollan en el seno de los ecosistemas.

La existencia de estos ciclos dota a la biosfera de un considerable poder de autorregulación (homeostasis) que asegura la conservación de los ecosistemas y se traduce en una notable constancia de las concentraciones de los diversos elementos presentes en cada medio.

Podemos distinguir tres grandes tipos de ciclos biogeoquímicos:

- el ciclo del agua;
- el ciclo de los elementos con fase gaseosa predominante, y
- el ciclo de los elementos con fase predominante de sedimento.

El primero de ellos implica el estudio de la circulación de una molécula: H<sub>2</sub>O; los restantes se refieren a elementos químicos que atraviesan diferentes estados moleculares a través de la influencia de factores biológicos y geológicos; de ahí el término de ciclos biogeoquímicos.

El agua es una molécula esencial, indispensable para la vida. Cuantitativamente representa el constituyente inorgánico más abundante en la materia viva. En el hombre, por ejemplo, el 63 por 100 de su peso está formado por agua; en los hongos esta proporción es del 80 por 100, y en algunos Cnidarios llega a ser del 98 por 100.

Las semillas de los vegetales, en las que la concentración de agua es inferior al 10 por 100, son precisamente formas de vida ralentizada. El mismo fenómeno, denominado anhidrobiosis, se encuentra en algunos invertebrados (Nemátodos, Rotíferos, Tardígrados) que pierden la mayor parte de su agua tisular para resistir con vida condiciones ambientales desfavorables.

La biomasa en la superficie de los continentes es sensiblemente proporcional al volumen de precipitaciones acuosas recibidas (figs. 1.3 y 1.5). Veremos luego que el agua como fuente de hidrógeno y oxígeno no constituye más que una pequeña fracción del volumen total que interviene en el ciclo hidrobiológico.

El agua se encuentra en las tres grandes regiones de la biosfera: atmósfera, hidrosfera y litosfera, y en todas bajo sus tres diferentes estados físicos.

Cerca de las tres cuartas partes de la superficie terrestre están cubiertas por la hidrosfera (es decir 363 millones de km<sup>2</sup> de un total de 510). Los océanos representan el 97 por 100 de la masa total de agua presente en la biosfera.

El agua se distribuye de la siguiente manera (según HUTCHINSON, 1957):

Localización o forma	Volumen × 10 <sup>6</sup> km <sup>3</sup>
Océanos .....	1,380
Rocas sedimentarias .....	210
Masas glaciares .....	16,7
Aguas subterráneas .....	0,25
Aguas continentales de superficie .....	0,025
Vapor de agua atmosférico .....	0,013

Las cifras anteriores sólo tienen, desde luego, un valor orientativo, puesto que todavía mantenemos muchos factores inciertos. Las últimas estimaciones (PENMAN, 1970) fijan en 1.500 millones de kilómetros cuadrados el volumen oceánico total. Según estas mismas evaluaciones, si el agua presente en cualquiera de sus diferentes formas hidrogeológicas estuviera uniformemente repartida sobre la superficie terrestre: formaría capas del espesor siguiente:

	Metros
Océanos .....	2.700
Masas glaciares .....	100
Aguas subterráneas (capas freáticas) .....	15
Aguas dulces superficiales .....	0,4
Vapor de agua atmosférico .....	0,03

A pesar de su pequeño valor absoluto, los 3 centímetros de altura que representan todo el vapor de agua atmosférico son el fundamento de la circulación del agua y del cierre de su ciclo biogeoquímico. Este agua atmosférica está desigualmente distribuida, lo que provoca las grandes variaciones pluviométricas que se observan en las diversas regiones de la biosfera. Las cantidades de vapor de agua presente en la atmósfera según la latitud se estiman en: 2,5 milímetros en el Polo Norte, 10 milímetros a 45° N, 45 milímetros en el Ecuador, 20 milímetros a 45° S y 8 milímetros en el Polo Sur (cifras conseguidas suponiendo que se condensara totalmente una columna de 1 cm<sup>2</sup> de superficie).

Esta humedad atmosférica procede de la evaporación, por efecto del flujo solar, de las capas de agua líquida superficiales. Las masas de aire, cargadas de vapor de agua en continuo desplazamiento van condensándose en nubes. Su enfriamiento devuelve este agua a la superficie del suelo y del mar en forma de lluvias, nieves y granizos, y menos frecuentemente a través de la condensación sobre cuerpos fríos (rocío) (11). Las 7/9 partes del volumen de precipitaciones caen sobre los océanos y las restantes 2/9 sobre los continentes. La mayor parte del ciclo del agua se realiza por tanto entre el océano y la atmósfera.

Las aguas recogidas por la superficie de los continentes pueden sufrir cualquiera de estos tres procesos:

- percolación (o infiltración);
- evaporación (o más exactamente, evapotranspiración), y
- escorrentía.

El primero de estos tres fenómenos desempeña una función esencial en los ecosistemas terrestres, puesto que asegura el almacenamiento de agua en los suelos, particularmente en las capas superficiales de los mismos, quedando así a disposición de los vegetales para su continua absorción. Algunos de éstos, como los musgos, pueden retener también considerables cantidades de agua sobre los suelos forestales. La infiltración asegura, por otra parte, la alimentación de las capas freáticas y ríos subterráneos. La evapotranspiración constituye el fenómeno opues-

(11) N. DE LOS T.—En ciertas regiones como Palestina, Islas Azores, Islas Canarias, etc., el fenómeno de rocío puede ser de una gran importancia en el volumen total de precipitaciones anuales recibidas, llegando a alcanzar varios centímetros de agua, y significando en muchos casos la posibilidad de una agricultura especializada (Lanzarote, por ejemplo).

to al de la percolación. Aunque la evaporación en la superficie del suelo juega un importante papel en el régimen hídrico local, los vegetales aceleran además considerablemente este proceso transpirando enormes cantidades de agua por intermedio de su sistema foliar. Por otra parte, sus raíces, que pueden alcanzar varios metros de profundidad en árboles y vegetales leñosos, aceleran los movimientos ascendentes del agua en el sentido suelo-atmósfera. De esta forma, la transpiración de la cubierta vegetal evapora anualmente considerables cantidades de agua. Un cultivo con una producción de 20 toneladas de materia vegetal por hectárea (peso fresco) necesita utilizar como mínimo 2.000 toneladas de agua.

La fotólisis de la molécula de agua en el proceso fotosintético, no desempeña tampoco un papel despreciable. En el ejemplo anterior y suponiendo que hayan sido 5 las toneladas de peso seco producidas en forma de tejidos vegetales, habrán sido 3 las toneladas de agua que únicamente se han empleado como fuente del hidrógeno contenido en la materia orgánica sintetizada fotosintéticamente, es decir apenas el 0,15 por 100 de la masa de agua total consumida por el cultivo (fig. 1.18 a).

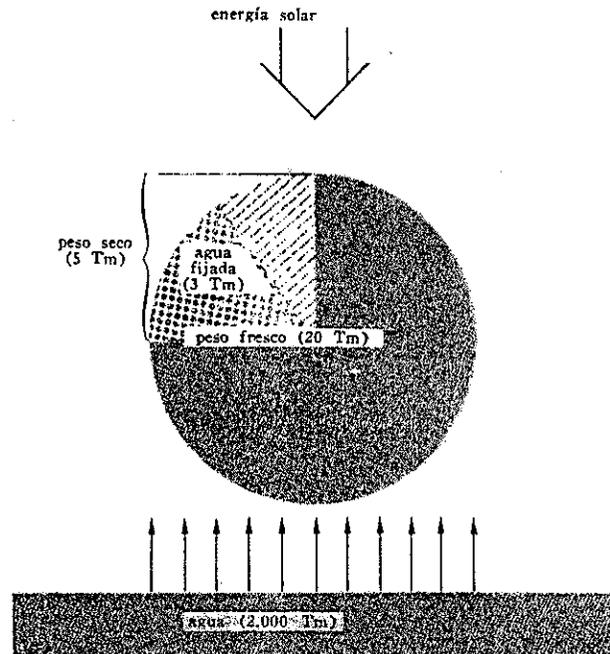


Fig. 1.18.a.—Comparación entre las proporciones relativas de agua evaporada por un cultivo, en tránsito por los tejidos vegetales, y la incorporada a la biomasa (fotosíntesis). Según PENMAN, *Scientific American*, septiembre 1970, pág. 44.

La cantidad de agua transpirada por las plantas es tanto más elevada cuanto mejor es el suministro de esta molécula en la nutrición vegetal. Una hectárea de bosque evapora entre 20 y 50 toneladas por día. Sobre suelo seco (en Suecia), una hectárea de piceas transpira anualmente 2.100 toneladas de agua contra 4.000 sobre suelos húmedos.

La evapotranspiración incluye la cantidad de agua evaporada por las plantas y los suelos y constituye una pieza esencial en el ciclo del agua sobre los continentes. En diversas regiones forestales (cuenca del Congo, por ejemplo) se ha podido demostrar que la mayor parte de los suministros pluviométricos está asegurada precisamente por la evapotranspiración, de tal forma que dicha cuenca vive en una economía hídrica prácticamente cerrada (DUVIGNEAUD, 1961) (fig. 1.18 b).

En algunas regiones semiáridas, la evaporación es superior a la pluviometría anual. En estos casos el balance está compensado por los

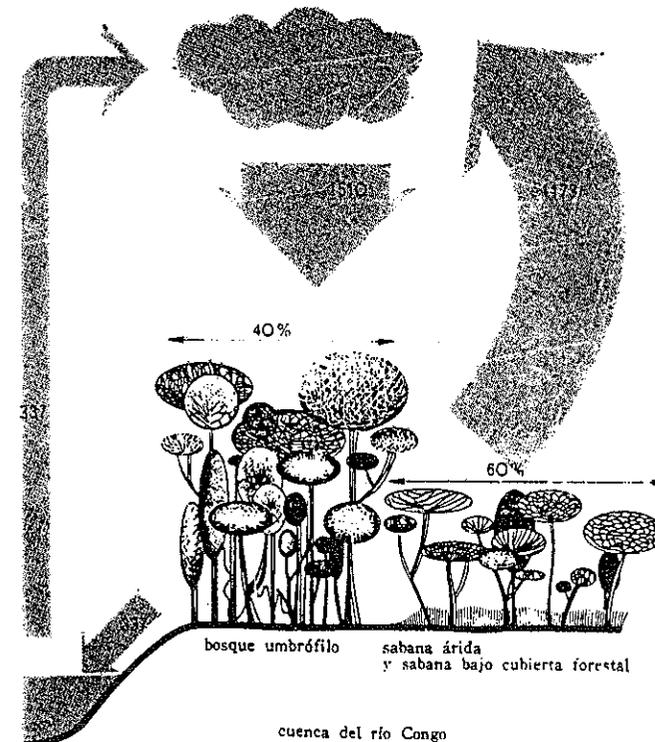


Fig. 1.18.b.—Ciclo del agua en la cuenca del Congo. Se muestra la importancia del agua reciclada *in situ* a partir de la evapotranspiración, comparándola con la pequeña cantidad procedente del océano. Según DUVIGNEAUD, *Ecosystèmes et Biosphère*, Ministerio de Educación Nacional, Bruselas, 1967, página 8.

aportes de origen exterior bien en circulación superficial o subterránea. Estos fenómenos de evapotranspiración alcanzan un valor máximo en los desiertos tropicales (240 cm/año en las marismas de papiro del Nilo Azul) y bajo climas mediterráneos (160 cm/año en Camarga). Por el contrario, son despreciables en las regiones subárticas (20 cm/año en Finlandia, para los 60° N).

La escorrentía es el último de los agentes del ciclo del agua en el medio continental. Este parámetro varía en sentido inverso a los dos anteriores. Resulta favorecido por la destrucción de la cobertura vegetal y representa la causa principal de la erosión de los suelos. La escorrentía superficial y la resurgencia de las capas freáticas subterráneas aseguran la alimentación de los cursos de agua que son finalmente los restituyentes del agua a la hidrosfera (fig. 1.19).

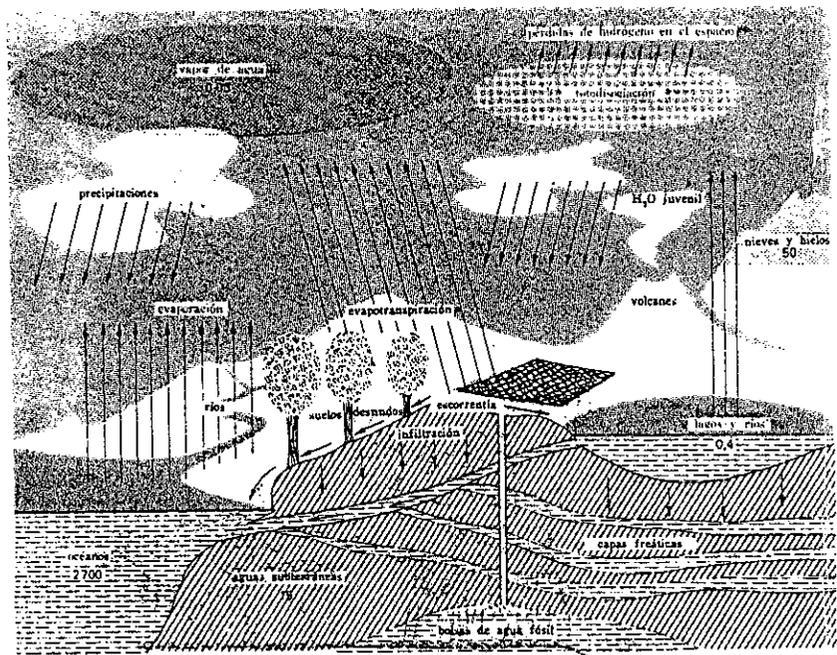


Fig. 1.19.—Esquema general del ciclo del agua.

#### CICLO DEL CARBONO

El ciclo del carbono se establece principalmente entre el anhídrido carbónico y los seres vivos. Es en alguna forma el más perfecto de los ciclos biogeoquímicos, por causa de la gran velocidad con que este elemento circula entre los diversos medios inorgánicos y en el interior de

las comunidades de los seres vivos, por intermedio de las redes tróficas.

El carbono es el bioelemento más fundamental. En la naturaleza se le encuentra en forma mineral bajo dos principales formas (12), las de carbonatos, rocas calizas de origen biógeno que constituyen inmensos depósitos en algunas zonas de la litosfera, y sobre todo en estado gaseoso, en forma de CO<sub>2</sub> que representa la situación circulante del carbono inorgánico. La atmósfera contiene solamente 320 ppm de CO<sub>2</sub>, pero a pesar de esta pequeña concentración, es ésta la forma molecular utilizable por los vegetales autótrofos a través de la cual se consigue asegurar la producción primaria. Para el conjunto de la biosfera, esta producción ha sido recientemente estimada por WHITTAKER y LIKENS (1970) en cerca de 164.000 millones de toneladas/año de materia orgánica seca. Esta cantidad equivale a varias docenas de miles de millones de toneladas de carbono fijadas anualmente por fotosíntesis. Como la tasa de CO<sub>2</sub> atmosférico permanece constante, en una primera aproximación, a lo largo del tiempo, estas cifras implican una gran movilidad de carbono y la existencia de alguna otra reserva de CO<sub>2</sub> además de la atmósfera, que desempeñe un papel regulador en la circulación del anhídrido carbónico. Esta reserva es el conjunto de los océanos: la cantidad total de CO<sub>2</sub> disuelto en sus aguas es 50 veces superior a la existente en la atmósfera. Los intercambios de CO<sub>2</sub> entre hidrosfera, atmósfera y litosfera se pueden resumir con las siguientes reacciones:

CO<sub>2</sub>, atmosférico

↑↓

CO<sub>2</sub> disuelto en las aguas ⇌ CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O ⇌ CO<sub>2</sub>H<sub>2</sub> ⇌ CO<sub>2</sub>H<sup>+</sup> ⇌ CO<sub>3</sub> + 2 H<sup>+</sup>

En las aguas continentales el ácido carbónico puede atacar a las rocas. En el caso de que estas estén formadas por carbonatos calizos, se produce una puesta en circulación del Ca en forma de bicarbonato soluble en el agua:

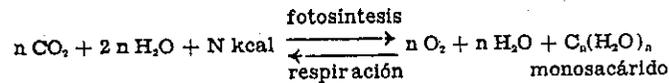


El calcio será reprecipitado después en los océanos en forma de calcita o de aragonito, pasando a formar parte del exoesqueleto de numerosos invertebrados marinos. Los enormes depósitos sedimentarios de carbonatos cálcicos proceden precisamente de este proceso de incorporación del calcio a las formaciones esqueléticas de diversos animales, a lo largo de los períodos geológicos.

(12) Salvo raras excepciones, los hidrocarburos fósiles (petróleo, carbón), aunque representan masas considerables de carbono mineral, no se encuentran en la litosfera en forma superficial y por tanto no interfieren, en condiciones naturales con el ciclo del carbono. Corresponden, por el contrario, a un epiciclo caracterizado por la puesta fuera de circulación de una gran parte del carbono de la biosfera, a lo largo de las eras geológicas. Consideraremos más adelante las consecuencias de la reintroducción del carbono fósil en la biosfera, por la industria moderna.

Los fenómenos biológicos fundamentales condicionan la circulación del carbono en la biosfera: la fotosíntesis y la respiración.

El anhídrido carbónico atmosférico junto con el disuelto en las aguas de la hidrosfera, constituyen las dos únicas fuentes de carbono inorgánico a partir de las cuales se elaboran todos los productos orgánicos que forman la célula viva, a través de la asimilación fotosintética. Considerando de forma conjunta los procesos de respiración y fotosíntesis, tenemos que:



Las N kcal proceden de la energía transportada principalmente por la fracción roja del espectro solar (fotones con longitud de onda entre 650 y 700 mμ) y captada por los pigmentos clorofílicos.

Pero por otra parte, los seres vivos, tanto autótrofos como heterótrofos, consumen energía para realizar el trabajo químico y osmótico necesario para su mantenimiento, crecimiento, desarrollo y reproducción, así como el trabajo eléctrico (células nerviosas) y mecánico (movimiento) en el caso de los animales.

Esta necesidad de producir energía celular justifica la existencia de la respiración, proceso antagónico de la fotosíntesis. A lo largo de ésta, el oxígeno atmosférico reacciona con el hidrógeno contenido en el substrato orgánico —que la fotosíntesis consiguió introducir a través de la reducción del carbono— permitiendo a la vez la formación de una molécula orgánica altamente energética, el adenosín trifosfato (ATP), compuesto implicado en todos los fenómenos metabólicos celulares necesitados de intercambio energético. Este se produce a lo largo de una primera fase de la respiración, la glicolisis —que también puede desarrollarse en condiciones de anaerobiosis, formando parte de los procesos fermentativos— y sobre todo en una segunda parte, necesaria-

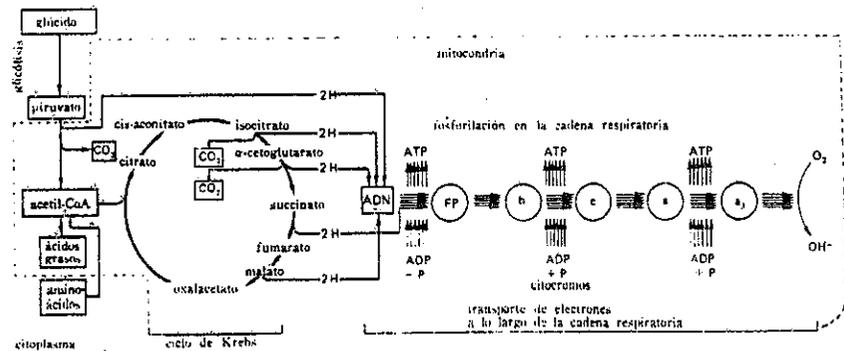


Fig. 1.20.—Principales etapas de la respiración celular. Según LEHNINGER, *Bioenergética*, Ediscience, 1969, pág. 87.

mente aerobia, los fenómenos de fosforilación en las cadenas de transporte electrónico acopladas al ciclo de Krebs (fig. 1.20).

En definitiva, la respiración tiene un balance rigurosamente opuesto al de la fotosíntesis: ella consume oxígeno y desprende CO<sub>2</sub> en proporciones equimoleculares (fig. 1.21).

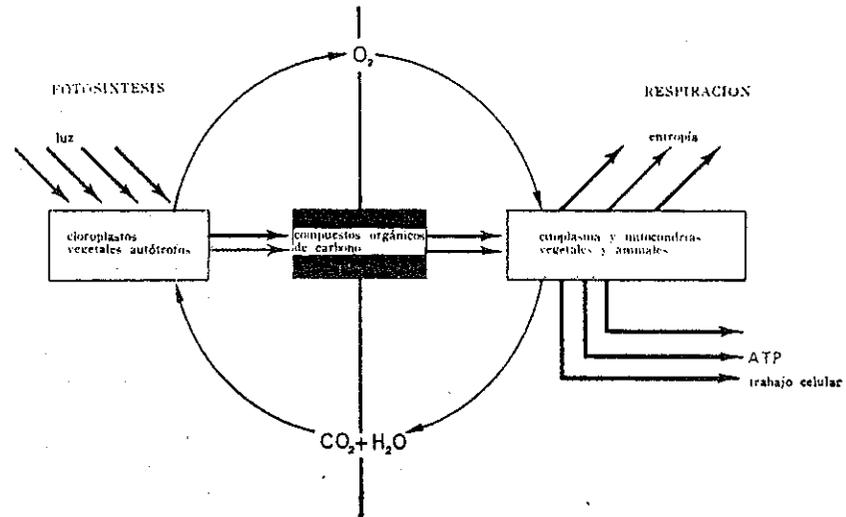


Fig. 1.21.—Ciclo de la materia y flujo energético a nivel celular. Observar la exacta complementariedad de la respiración y fotosíntesis en lo que se refiere a la circulación de los bioelementos.

En el ecosistema, los materiales orgánicos no son enteramente utilizados en las cadenas tróficas de los predadores. Detritus vegetales, plantas secas, excrementos y cadáveres representan una fracción importante de la productividad primaria y de la secundaria que no resulta respirada por los mismos organismos de los que ha formado parte. Estas sustancias orgánicas residuales sufren una degradación oxidativa en manos de numerosos organismos saprófitos del suelo que las descomponen y mineralizan por vía aerobia, aunque aparecen también, y con bastante intensidad en muchas situaciones, otros caminos de degradación en condiciones de anaerobiosis —las fermentaciones— que conducen a una descomposición parcial del substrato.

En el medio terrestre disminuye frecuentemente en los suelos la velocidad del ciclo del carbono. Los materiales orgánicos no son mineralizados por completo sino transformados en un complejo conjunto de ácidos orgánicos que recibe el nombre genérico de *humus*. Asociado a las arcillas, éste constituye el complejo absorbente del suelo que desempeña un papel fundamental en la retención y circulación de los nutrientes edáficos y constituye por consiguiente un factor esencial de la fer-

tilidad de los suelos. La mineralización del humus puede ser más o menos rápida según el ecosistema de que se trate.

En diversas circunstancias, la materia orgánica no es enteramente mineralizada por vía aerobia y se acumula en formaciones sedimentarias. Estos materiales quedan así almacenados e incluso bloqueados con respecto al ciclo del carbono. Este es el caso actual de la turba o el de los antiguos y formidables depósitos de petróleo, carbón y otros hidrocarburos fósiles. El conjunto de estos fenómenos forma un epiciclo con respecto al general del carbono, que ha tenido una considerable importancia en algunas épocas geológicas pero que actualmente parece

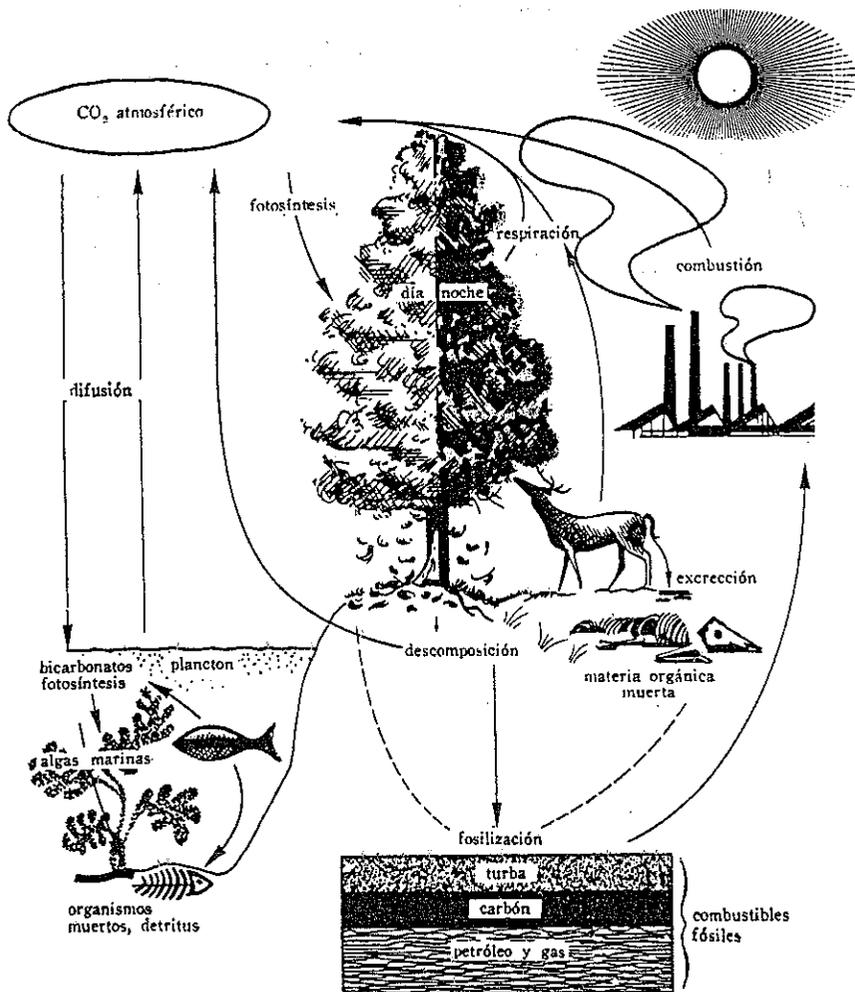


Fig. 1.22.—Ciclo biogeoquímico del carbono. Según SMITH, *op. cit.*

insignificante para el conjunto global de la biosfera. Muy por el contrario, y desde fechas recientes, el hombre ha invertido el sentido de este fenómeno al movilizar paulatinamente todos estos grandes depósitos de carbono a través de su utilización como combustible (fig. 1.22).

Podemos pues considerar que desde el comienzo del cuaternario hasta el advenimiento de la sociedad humana industrial, el ciclo del carbono en la biosfera había funcionado con enorme perfección. La mayor parte de la producción primaria anual resultaba quemada en la respiración de autótrofos y heterótrofos y el gas carbónico desprendido compensaba así casi rigurosamente la cantidad de este mismo gas extraído de la atmósfera por la fotosíntesis.

#### CICLO DEL OXÍGENO

Teniendo en cuenta el agua presente en los tejidos de los organismos vivos, el oxígeno es cuantitativamente el principal constituyente de la materia viva. El cuerpo humano, por ejemplo, contiene un 62,8 por 100 de O<sub>2</sub> y un 19,4 por 100 de C. y si tenemos en cuenta el conjunto de la biosfera, el oxígeno sigue ocupando también el primer lugar entre los elementos minerales, delante del carbono y del hidrógeno.

El ciclo del oxígeno es bastante complicado por causa de su gran aptitud para formar múltiples combinaciones químicas y presentarse bajo diversas formas moleculares. Funcionan en consecuencia numerosos epiciclos establecidos entre la litosfera y la atmósfera o entre alguna de éstas y la hidrosfera.

El oxígeno atmosférico y numerosas rocas superficiales (sedimentos calizos, depósitos ferruginosos) son de origen biógeno. Efectivamente, ya dijimos anteriormente (cuadro I) que en la atmósfera primitiva terrestre no había O<sub>2</sub>. Fueron los organismos autótrofos los que lo elaboraron. También las grandes formaciones precámbricas de sesquióxidos de hierro fueron el resultado de la actividad de organismos primitivos. Hoy día se admite que los organismos fotosintéticos arcaicos precipitaron en forma de óxidos férricos los iones ferrosos presentes en la biosfera con objeto de liberarse del oxígeno que no representaba para ellos más que un subproducto de su metabolismo y que incluso podía resultarles tóxico (13). La formación de la pantalla de ozono capaz de filtrar la radiación ultravioleta, en la alta atmósfera, pudo tener lugar una vez alcanzada una concentración de O<sub>2</sub> en el aire superior al 1 por 100 de su tasa actual. Gracias a este acontecimiento pudieron comenzar a desarrollarse los eucariontes autótrofos en las capas superficiales de las aguas —donde el flujo solar es más intenso—, lo que incrementó tanto la intensidad de la fotosíntesis como el enriquecimiento atmosférico en oxígeno.

(13) Recordemos que el oxígeno, a partir de ciertas concentraciones puede resultar tóxico para las células y los tejidos, incluso de los organismos aerobios. Por otra parte, ya demostró PASTEUR en el siglo pasado que ningún organismo anaerobio puede resistir una concentración superior al 1 por 100 de su concentración actual en la atmósfera (efecto Pasteur).

Aunque el oxígeno, en su forma molecular, puede formarse en las zonas altas de la atmósfera por disociación del agua bajo el efecto de radiaciones de gran energía, prácticamente puede considerarse que todo el  $O_2$  atmosférico es de origen biológico. El ciclo del oxígeno se establece por consiguiente de forma fundamental entre los seres vivos y la atmósfera (fig. 1.23). A su producción y desprendimiento en forma

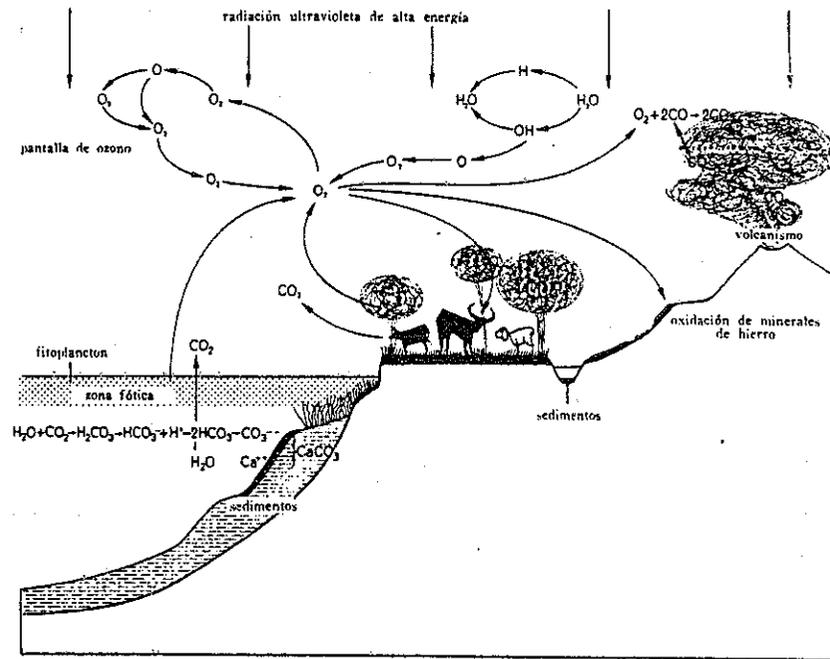


Fig. 1.23.—Ciclo biogeoquímico del oxígeno. Según CLOUD, *Scientific American*, septiembre 1970, pág. 63.

de  $O_2$  en el curso del proceso fotosintético, se opone el consumo de este mismo gas por parte de los heterótrofos a lo largo de la respiración (oxidación) de moléculas orgánicas, que finaliza en la transferencia del oxígeno al hidrógeno procedente de los substratos orgánicos utilizados, con producción de agua.

El ciclo del oxígeno se configura pues, en cierta medida, como la imagen inversa del ciclo del carbono, al verificarse los movimientos e intercambios de uno en sentido opuesto a los del otro (fig. 1.21).

El consumo de  $O_2$  atmosférico y su renovación por parte de los productores primarios se realizan a un ritmo muy rápido. Actualmente se estima que todo el oxígeno de la atmósfera puede ser reciclado en unos dos mil años. Por el contrario, hacen falta más de dos millones de años para que todas las moléculas de agua de la hidrosfera sean objeto de fotólisis y resíntesis por parte de los seres vivos. En lo que se refiere

al  $CO_2$ , su reciclaje es todavía más rápido puesto que en unos trescientos años puede ser totalmente renovado. Actualmente, fotosíntesis y respiración, en las condiciones naturales y excluida la acción del hombre, están rigurosamente equilibradas de tal forma que no tiene por qué producirse ningún tipo de acumulación de oxígeno en la atmósfera, permaneciendo su concentración constante. Pero esto no ha sido siempre así: el carbono acumulado en forma de grafito y de hidrocarburos fósiles, así como en la biomasa animal y vegetal, tiene por equivalente el contenido total de oxígeno de los sedimentos y atmósfera. La mayor parte de la masa de oxígeno elaborada a lo largo de las eras geológicas no se ha conservado por completo en la atmósfera, puesto que ha sido también fijada en la litosfera en forma de carbonatos, sulfatos, óxidos de hierro, etc. Este destino representa  $590 \times 10^{14}$  toneladas frente a las  $39 \times 10^{14}$  toneladas de oxígeno circulante en la biosfera, bien en forma gaseosa o bien como sulfatos disueltos en las aguas continentales y oceánicas.

Algo parecido ocurre con el carbono cuya masa total presente en la biosfera, evaluable en unas  $200 \times 10^{14}$  toneladas, es mil veces superior a la cantidad circulante entre los seres vivos, la atmósfera, la litosfera y los suelos.

#### CICLO DEL NITRÓGENO

Es éste a la vez uno de los ciclos más complejos y perfectos. A pesar del gran número y diversidad de organismos que en él intervienen, la circulación del nitrógeno en los ecosistemas es bastante rápida. Este elemento sigue en cierta medida al carbono, ya que se encuentra asociado a él en todas las sustancias proteicas, pero difiere en varios aspectos esenciales. Por ejemplo, mientras que los seres vivos utilizan sin dificultad el  $CO_2$  presente en pequeña concentración en la atmósfera, sólo un número muy restringido de especies puede emplear el nitrógeno atmosférico pese a ser enormemente más abundante que el anhídrido carbónico. Además, mientras que los productos de degradación de los compuestos carbonados son finalmente transformados en  $CO_2$ , no ocurre lo mismo con el nitrógeno, del que tan sólo es eliminada una pequeña cantidad en forma gaseosa. Finalmente, la intervención de los seres vivos en el ciclo del nitrógeno presenta un alto grado de jerarquización: determinados tipos de organismos y solamente ellos son capaces de intervenir en cada una de las fases del ciclo. La principal reserva de nitrógeno es la atmósfera, que contiene un 79 por 100 en peso. El  $N_2$  es devuelto constantemente al aire a través de la acción de las bacterias desnitrificantes, mientras que existen otros grupos de bacterias y de cianofíceas (algas azules) que son capaces de fijarlo, es decir de utilizar directamente el  $N_2$  atmosférico como fuente nitrogenada para su metabolismo. La formación de nitratos por vía abiótica, a partir del  $N_2$  también es posible, aunque de forma cuantitativamente muy secundaria con respecto a la acción nitrofixadora de los microor-

ganismos, a través de la acción de las descargas eléctricas durante las tormentas.

Los organismos nitro fijadores presentan diversas formas de vida y nutrición. Entre las bacterias, por ejemplo, las hay de vida libre y también simbióticas con otras especies. Entre las primeras *Azotobacter* es una bacteria heterótrofa aerobia, mientras que *Clostridium* es heterótrofa anaerobia y *Rhodospirillum* autótrofa.

Sin embargo, las bacterias de mayor actividad fijadora de nitrógeno son las que viven en simbiosis con las leguminosas. Cada especie de esta familia de angiospermas tiene asociada a ella algún genotipo del género bacteriano *Rhizobium*. Estos microorganismos invaden los tejidos radiculares de su planta hospedante provocando la formación de nudosidades por proliferación de un tejido parenquimático. La simbiosis se establece de la siguiente forma: la planta suministra a la bacteria los hidratos de carbono y compuestos orgánicos precisos para su nutrición, mientras que la segunda ofrece al vegetal el nitrógeno orgánico por ella elaborado a partir del  $N_2$  atmosférico. Gracias al metabolismo de estas bacterias, las leguminosas resultan enriquecidas en compuestos nitrogenados, así como el suelo en el que habitan, ya que por una parte el exceso de nitrógeno orgánico elaborado por *Rhizobium* es lentamente eliminado en la «rizosfera», y por otra, cuando la planta muere, las nudosidades se disgregan en el suelo quedando su nitrógeno incorporado al mismo, además de lo que pueda representar la mineralización de los restos de la leguminosa. Los *Rhizobium* son capaces de fijar el  $N_2$  atmosférico gracias a un sistema metabólico complejo en el que interviene el molibdeno como catalizador así como una molécula del grupo de las hemoglobinas.

Las cantidades de nitrógeno orgánico así elaboradas por los *Rhizobium* y fijadas en los tejidos de las leguminosas son muy considerables. Se ha llegado a evaluar en 500 kilogramos/hectárea/año el N orgánico fijado en un campo de trébol, aunque los valores normales oscilaron entre 150 y 400 kilogramos/hectárea/año. Se estima actualmente que el aporte medio de nitrógeno nítrico de origen abiótico sobre los suelos a través de la lluvia es de unos 12 kilogramos/hectárea/año, el de las bacterias de vida libre 25 kilogramos/hectárea/año y el de los *Rhizobium* simbióticos con las leguminosas de 200 kilogramos/hectárea/año como valor medio.

También en el medio acuático existen especies de bacterias nitro fijadoras, pero esta función está desempeñada en este ambiente principalmente por diversas especies de cianofíceas (algas azules) de los géneros *Anabaena*, *Nostoc*, *Trichosdemum*, etc.

El nitrógeno nítrico conseguido por la acción de todos estos microorganismos es finalmente absorbido por los vegetales, transportado hasta las hojas y reducido por la acción de la enzima nitrato-reductasa y gracias al poder-reductor conseguido en las reacciones luminosas de la fotosíntesis y almacenado en forma de  $NADPH_2$  y  $NADH_2$ . Después y en presencia de ácidos carboxílicos el nitrógeno queda finalmente in-

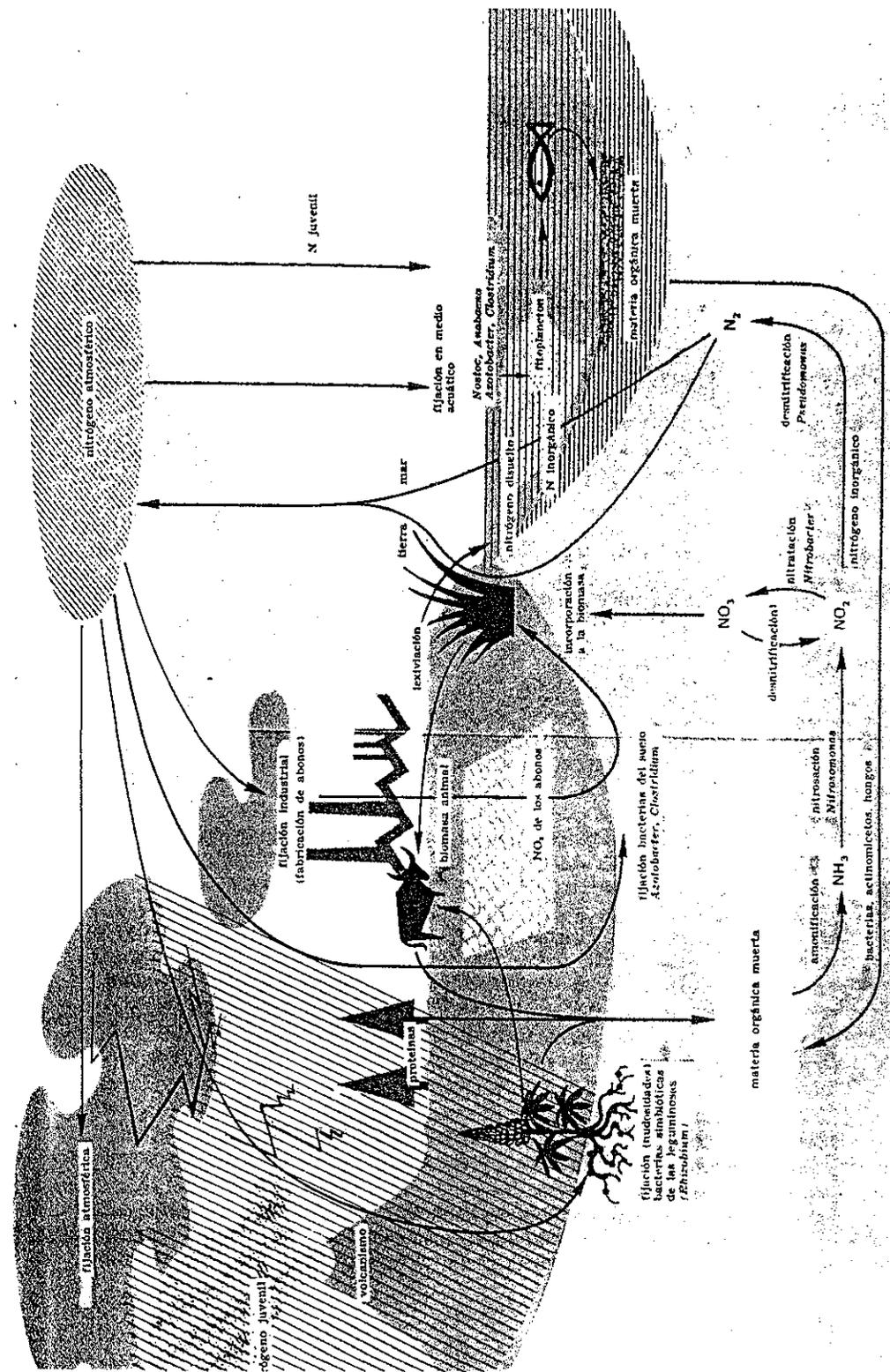


Fig. 1.24.—Ciclo del nitrógeno.

corporado a los aminoácidos y éstos son los eslabones constituyentes de las proteínas.

Los organismos descomponedores intervienen también en el ciclo del nitrógeno puesto que una parte de las cantidades de este elemento integradas en la biomasa orgánica es restituida al medio en forma de detritus orgánicos, excrementos y cadáveres. Las proteínas y otras formas moleculares de nitrógeno orgánico son atacadas por la acción de microorganismos biorreductores (bacterias heterótrofas, actinomicetos, hongos) que consiguen la energía necesaria para sus actividades vitales de la oxidación de los compuestos portadores de este nitrógeno orgánico que es, en primer lugar, transformado en formas amoniacales. Esta mineralización del N proteico es el resultado a veces de la actuación de organismos especializados. Algunos agentes amonificantes son capaces de utilizar peptonas y no aminoácidos, otros necesitan específicamente de la urea para su supervivencia y no del ácido úrico, etcétera.

Una parte de este nitrógeno amoniacal puede penetrar directamente en los vegetales a través de las raíces, y ser así transformado en proteínas, pero también puede ser utilizado por las bacterias nitrificantes para conseguir su energía metabólica. Así, las bacterias del género *Nitrosomonas* transforman los iones amoniacales —única fuente energética que utilizan en su metabolismo quimiolitótrofo— en iones nitrito, en presencia de oxígeno y agua, lo que les proporciona unas 65 kilocalorías/molécula, energía suficiente para cubrir todas las necesidades energéticas de estas bacterias. En el medio oceánico cumple una función equivalente la bacteria *Nitrosocystis oceanus*, organismo quimiolitótrofo más frecuente en las aguas pelágicas septentrionales que en las tropicales. Otras especies de parecido metabolismo, como las del género *Nitrobacter* transforman los iones nitrito en iones nitrato.

La *desnitrificación* aparece en los suelos con exceso de nitratos. En el género bacteriano *Pseudomonas* hay especies que emplean estos iones como fuente de poder oxidante para la respiración de los hidratos de carbono y obtención de ATP. Son capaces de transformar el  $\text{NO}_3^-$  en  $\text{N}_2$  que se volatiliza y vuelve a la atmósfera. Estos organismos son anaerobios y por consiguiente frecuentes en los suelos de difícil drenaje. Otra bacteria de metabolismo parecido y de acción cuantitativamente importante en suelos encharcados es *Thiobacillus denitrificans*.

Conviene precisar que incluso en suelos muy ricos en nitratos y carbono sólo el 20 por 100 del nitrógeno total es descompuesto de esta manera.

Finalmente, existen también aportes de nitrógeno a la atmósfera a través del vulcanismo, contrarrestándose así en alguna forma las pérdidas constantes y bloqueo del nitrógeno circulante mediante la sedimentación en los fondos abisales.

Se establecen también algunos diversos paraciclos que contribuyen aún más a complicar el ciclo del nitrógeno y a dotarle de una notable homeostasis. Los procesos más importantes dentro del ciclo principal

están magníficamente preparados para responder a las necesidades establecidas por la dinámica de los ecosistemas.

*Los ciclos biogeoquímicos sedimentarios* caracterizan también al resto de los elementos biogénicos. Sólo nos entretendremos ya en otros dos: los del azufre y fósforo a causa del importante papel metabólico desempeñado por estos elementos. El primero es básico para la elaboración de las estructuras proteicas. El segundo por su participación en los ácidos nucleicos y por su trascendencia en los procesos de almacenaje y liberación de energía a nivel celular. Además ambos se encuentran implicados en diversos fenómenos de polución de los que nos ocuparemos más adelante.

#### CICLO DEL AZUFRE

A pesar de la existencia de varios compuestos gaseosos de azufre, tales como el ácido sulfhídrico ( $\text{SH}_2$ ) y el anhídrido sulfuroso ( $\text{SO}_2$ ) la mayor parte del ciclo de este elemento es de carácter sedimentario y se establece entre el agua y los suelos.

La fuente principal de azufre disponible para los seres vivos está constituida por los sulfatos. La solubilidad de muchos de ellos en el agua les hace ser prácticamente la única forma inorgánica disponible para los ecosistemas. Los sulfatos son absorbidos por las plantas, que previa reducción, los incorporan a sus aminoácidos (metionina, cisteína, cistina). Es conocido el papel desempeñado por estos aminoácidos con azufre en su molécula en el establecimiento de la estructura terciaria de las proteínas a través de la formación de puentes disulfuro entre diversas zonas de la cadena polipeptídica.

Los detritus orgánicos procedentes de las biocenosis son desintegrados por organismos heterótrofos que liberan finalmente el azufre en forma reducida a partir de las proteínas depositadas en el suelo. Por otra parte, bacterias como las del género *Desulfovibrio* son capaces de producir también  $\text{SH}_2$  a partir de sulfatos que ellas reducen en condiciones de anaerobiosis. Son organismos heterótrofos que utilizan los sulfatos en lugar de oxígeno como aceptor final de electrones en sus procesos de respiración.

Los limos negros que se forman tanto en condiciones naturales —en el fondo de algunos mares como el Negro, en el de los lagos y otras formaciones límnicas continentales— como por el resultado de la acción contaminante antropozógena, presentan abundantes organismos sulforreductores capaces de vivir en condiciones completamente anaerobias. Algunos de ellos, como el género *Beggiatoa* son incluso capaces de reducir el  $\text{SH}_2$  a S elemental.

De forma inversa, existen también bacterias capaces de reoxidar el  $\text{SH}_2$  a ión  $\text{SO}_4^{2-}$ , poniéndolo de nuevo a disposición de los productores. Son microorganismos quimiolitótrofos (o quimiosintéticos) capaces de obtener la energía necesaria para sus actividades vitales a partir de la

oxidación de compuestos inorgánicos como el citado anhídrido sulfuroso. Este es el caso de algunas especies del género *Thiobacillus*, como el *T. thiooxidans*. Vimos anteriormente que también intervenían en el ciclo del nitrógeno bacterias quimiolitótrofas.

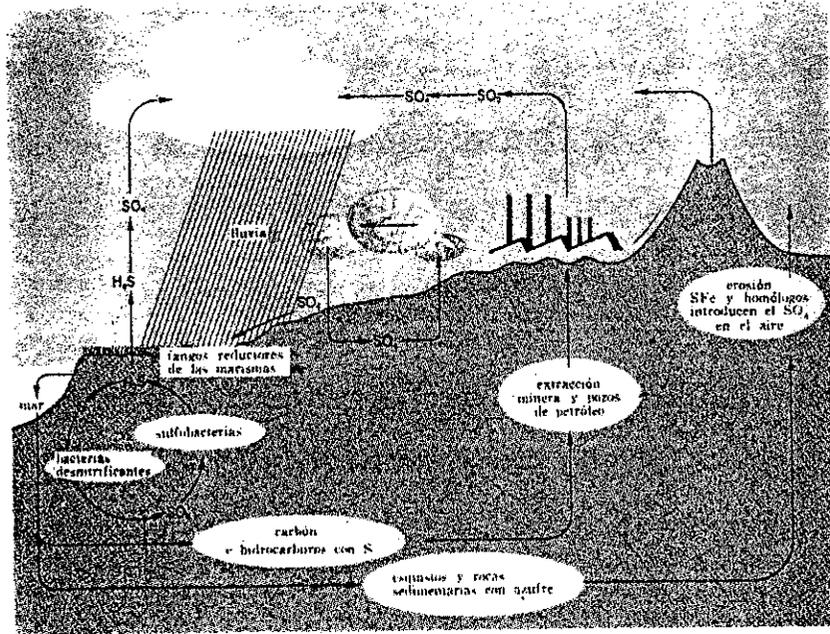
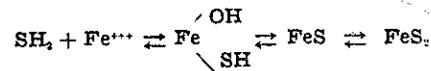


Fig. 1.25.—Ciclo del azufre. Según COEURVAUX, *Introduction to Ecology*, Wiley, 1973.

La última fase del ciclo del azufre es enteramente sedimentaria. Incluye la precipitación de este elemento en presencia de hierro y en condiciones de anaerobiosis. Las diversas etapas de este fenómeno son reversibles, lo que permite la reutilización de las reservas sedimentarias. Las reacciones fundamentales durante el proceso son:



El ciclo concluye pues en la acumulación lenta y continua de azufre en los sedimentos profundos. Un hecho interesante: se ha podido demostrar que la fijación de azufre en la litosfera por reacción con compuestos de hierro es acompañada por una liberación de fósforo que pasa a forma soluble. Encontramos aquí un buen ejemplo de interregulación entre dos ciclos biogeoquímicos.

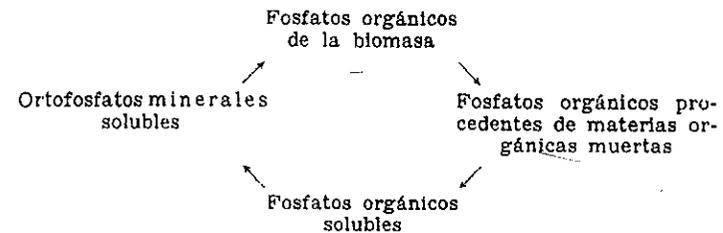
En definitiva, la principal reserva de azufre para la biosfera se encuentra formando parte de sedimentos, bien en forma de piratas o de sulfatos (como el yeso). Existen también aportes de azufre suministrados a través de la actividad volcánica en forma gaseosa, aunque cuantitativamente son poco importantes frente a la acumulación sedimentaria.

#### CICLO DEL FÓSFORO

Es relativamente simple e incompleto. Este elemento es uno de los componentes esenciales de la materia viva y se encuentra en ella en cantidades relativamente elevadas: basta sólo recordar por ejemplo la importancia capital para la vida de las diversas moléculas fosforiladas tales como los nucleótidos o los fosfolípidos.

El gran almacén de fósforo está constituido por la litosfera. Las principales fuentes de fósforo inorgánico son las rocas ígneas, como los apatitos, y los depósitos de fosfatos por sedimentación (las fosforitas, por ejemplo). Este elemento, en forma mineral es realmente raro en la biosfera puesto que no constituye más que el 1 por 100 de la composición global en elementos químicos y por consiguiente tiene tendencia a convertirse en factor limitante para la productividad de numerosos ecosistemas. Este fósforo inorgánico es puesto en circulación por lixiviación y disolución en las aguas continentales. Es así introducido en los ecosistemas terrestres y absorbido por los vegetales que lo incorporan a la estructura de diferentes moléculas orgánicas quedando de esta forma incluido en el conjunto de redes tróficas de los sistemas ecológicos. Los fosfatos orgánicos son restituidos al suelo a través de los cadáveres, desechos y excreciones producidas por los seres vivos, utilizados después por los microorganismos y retransformados en ortofosfatos minerales de nuevo asequibles para los vegetales autótrofos (figura 1.26).

El fósforo pasa a los ecosistemas acuáticos a través de las aguas de escorrentía y percolación. Los ríos son agentes de fertilización constante de los océanos por el depósito continuo de aguas ricas en fosfatos. Estas sales permiten el desarrollo del fitoplancton y del resto de los organismos integrantes de los diversos niveles y cadenas tróficas límnicas o marinas. En estos medios, el retorno de los fosfatos al agua se establece por intermedio de los biorreductores. En todos los ecosistemas acuáticos (o continentales) el fósforo se encuentra bajo cuatro formas diferentes, éstas son:



En las aguas continentales de las regiones templadas, se aprecia durante la estación desfavorable un incremento de la tasa de fosfatos minerales disueltos. Las concentraciones máximas se alcanzan en la primavera, período del año en el que las necesidades en fósforo de la biocenosis son más elevadas (la misma variación se observa también

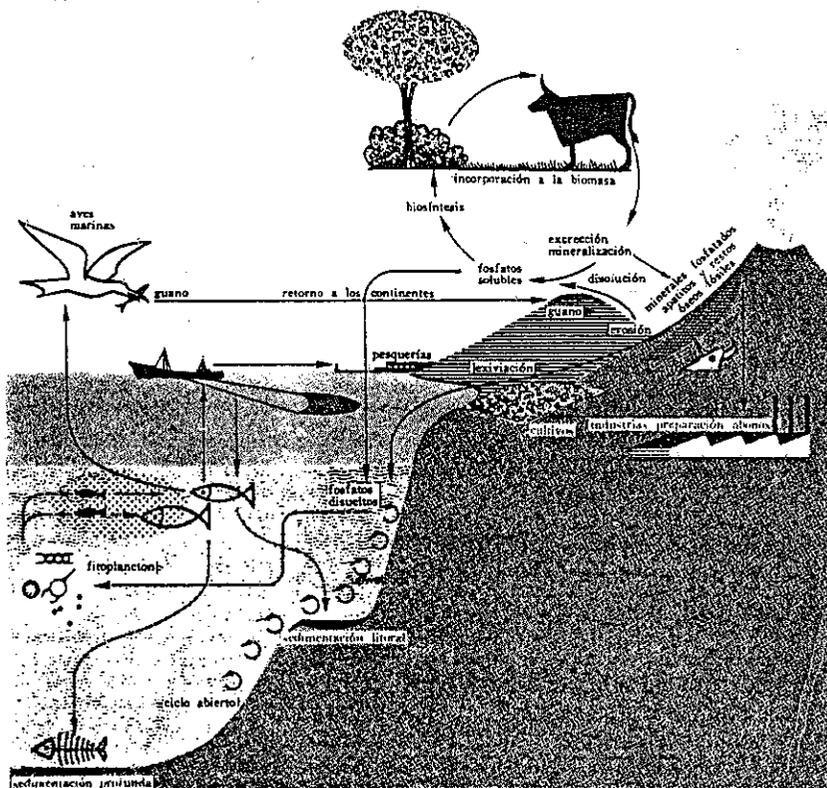


Fig. 1.26.—Ciclo del fósforo. La ascensión de fosfatos solubles conseguida por la acción de las corrientes verticales procedentes de las zonas oceánicas profundas («upwellings») no compensa sin embargo las tasas de sedimentación sobre los fondos marinos. El ciclo del fósforo, es pues, desde este punto de vista, imperfecto (ciclo abierto).

en la concentración de nitratos). El fósforo acumulado en los sedimentos de poca profundidad resulta liberado cuando el medio queda en condiciones anaerobias, acontecimiento que ocurre en el invierno (durante el cual la fotosíntesis queda ralentizada). De esta manera, las mismas condiciones que ponen fuera de circulación al azufre en presencia de hierro y en condiciones reductoras, aseguran por el contrario la liberación de fosfatos.

Desgraciadamente se puede comprobar al estudiar las vías de este elemento a nivel de la biosfera que su ciclo biogeoquímico es incompleto y abierto. En efecto, aunque el ciclo del fósforo tiene un balance óptimo con pérdidas mínimas por lixiviación en los ecosistemas terrestres (14) —en condiciones naturales— no ocurre lo mismo en los océanos. La explicación radica en la incesante sedimentación de materia orgánica, particularmente formada por esqueletos de peces, ricos en fósforo, cuyos restos no son consumidos por los detritívoros y desintegradores y se acumulan constantemente en los fondos marinos. Mientras que los fosfatos orgánicos depositados en las aguas poco profundas de las zonas litorales y neríticas pueden ser puestos de nuevo en circulación después de su mineralización, no ocurre lo mismo con aquellos que sedimentan sobre el fondo de las regiones abisales. Estas representan, recordémoslo, el 85 por 100 de la superficie oceánica total. Los fosfatos depositados en los grandes fondos marinos son así retirados de la biosfera, quedando en imposibilidad de ser de nuevo reciclados. Ciertamente, como hace notar Kovda (1968), que los elementos con ciclo biogeoquímico de carácter sedimentario no se acumulan *ad infinitum* en los fondos oceánicos, ya que los movimientos epicontinentales y orogénicos devuelven lentamente a la superficie emergida de los continentes los sedimentos acumulados en la profundidad de los geosinclinales. Pero sin embargo estas consideraciones son únicamente válidas al hablar de ciclos biogeoquímicos a la escala de los tiempos geológicos, es decir considerando el transcurso de docenas o cientos de millones de años.

También es verdad que teniendo en cuenta otros puntos de vista, y a nivel biosfera, el ciclo del fósforo no es enteramente abierto. Existe, efectivamente, un camino de retorno de los fosfatos oceánicos hacia las tierras emergentes, establecido fundamentalmente a través de las aves marinas de régimen ictiófago. Los yacimientos de guano peruanos atestiguan la dimensión que puede llegar a alcanzar este fenómeno en algunas regiones continentales. El hombre contribuye también, en cierta medida, a este reciclaje a través de la pesca marina. La cantidad de fósforo anualmente restituído a las tierras emergentes por la industria pesquera es, no obstante, débil, del orden de unas 60.000 toneladas por año, según Hutchinson (1957). Ella es netamente inferior a la que anualmente es devuelta a la biosfera por causa del lavado de los abonos fosfatados solubles que el hombre incorpora a los agroecosistemas y que puede estimarse en varios millones de toneladas anuales.

Parece pues que en condiciones naturales, las transferencias de fósforo desde los océanos a los continentes son a todas luces insuficientes para compensar las pérdidas ocasionadas por la sedimentación. Además, el hombre refuerza este balance negativo por su intensa acción actual de abonado de las tierras agrícolas con fertilizantes fosfatados.

La escasez de fósforo en la litosfera y su importante función eco-

(14) La fosilización de esqueletos de vertebrados en el medio terrestre es un fenómeno relativamente raro y cuyo impacto sobre el ciclo del fósforo puede ser considerado despreciable.

lógica hacen preocupante la influencia humana sobre el ciclo biogeoquímico de este elemento.

El fósforo constituye el principal factor limitante para los organismos autótrofos tanto en el medio acuático como en el terrestre. Este elemento significa pues un control para la producción primaria de la biosfera. En conclusión, es muy probable que el fósforo sea el gran regulador del resto de los ciclos biogeoquímicos. La concentración de nitratos en las aguas o de oxígeno en la atmósfera parecen en definitiva controladas por el ciclo del fósforo. Como señala DUVIGNEAUD (1967): «la situación podría llegar a convertirse un día en angustiosa, pues podemos decir, coincidiendo con las opiniones de WELLS, HUXLEY y WILLES (1939), que el fósforo es el eslabón más débil de la cadena vital que permite la existencia del hombre».

### El flujo de energía en la biosfera

#### EL FLUJO SOLAR

Entrada única de energía en la biosfera, el flujo solar condiciona toda producción de materia viva, puesto que de él depende la posibilidad de funcionamiento fotosintético. Suponiendo constantes el resto de los factores, la asimilación clorofílica en un biotipo determinado será por consiguiente tanto mayor cuanto más grande sea la cantidad total de radiación solar recibida. Esto puede efectivamente observarse en las regiones ecuatoriales de los continentes, donde (fig. 1.36) el flujo lumínico alcanza valores elevados durante todo el año (fig. 1.27).

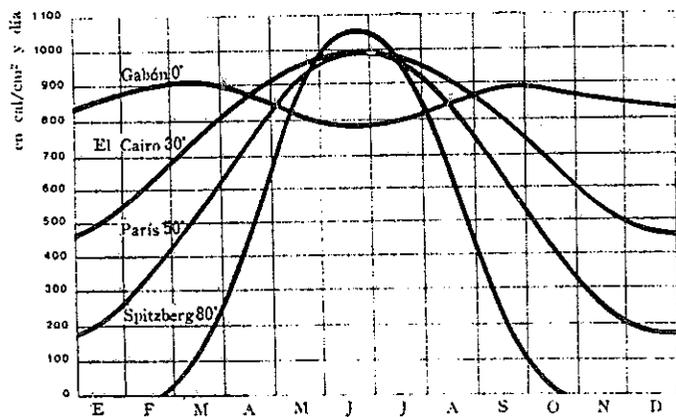


Fig. 1.27.—Distribución anual del flujo solar según la latitud. En ordenadas figuran las cantidades totales de energía solar recibidas diariamente sobre una superficie horizontal a lo largo de todo el año, para diversas latitudes. Según GATES, *Energy exchange in the biosphere*, Harper and Row, 1962.

Tan sólo una fracción del flujo solar que alcanza nuestro planeta al nivel de la ionosfera llega prácticamente a la superficie terrestre.

Si definimos este flujo como la tasa de energía (perteneciente al conjunto de todas las longitudes de onda) que atraviesa una unidad de superficie en una unidad de tiempo, puede ser entonces evaluado en 2 calorías/centímetro cuadrado/minuto en la alta estratosfera. Es preciso anotar que toda esta energía (más del 99 por 100 de ella) está concentrada en una estrecha banda espectral de longitudes de onda comprendidas entre  $0,2 \mu$  y  $4 \mu$ , y dentro de la cual todavía cerca de la mitad está concentrada en el espectro visible (entre  $0,38$  y  $0,77 \mu$ ) y el resto incluida fundamentalmente entre el ultravioleta cercano y el infrarrojo.

Más del 30 por 100 del flujo solar que alcanza las zonas altas de la estratosfera es directamente reflejado al espacio por la misma atmós-

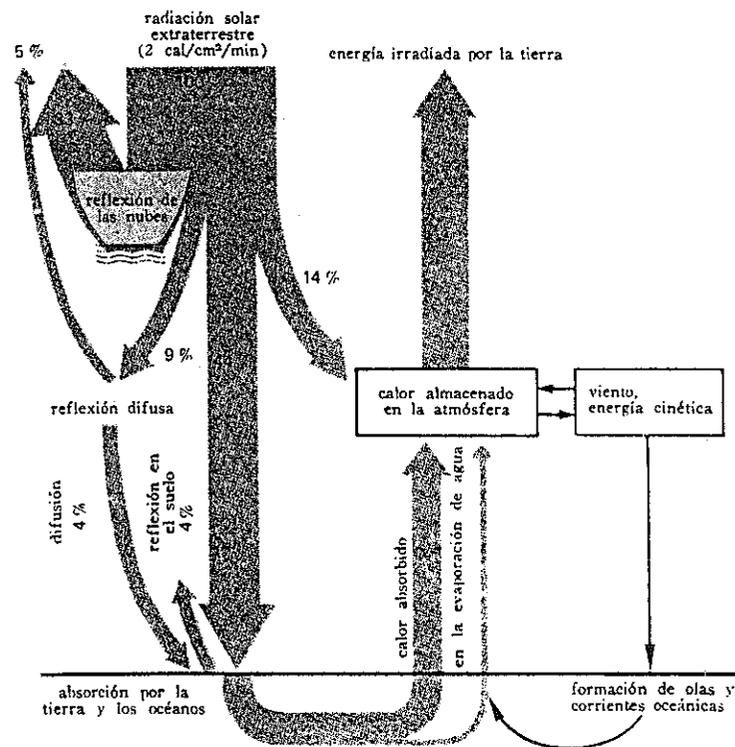


Fig. 1.28.—Esquema del balance energético de la superficie terrestre. El flujo que consigue alcanzar el nivel del suelo es el restante después de la reflexión, absorción y difusión de parte de la radiación solar que llega al planeta, perdida al atravesar la atmósfera. Estas pérdidas energéticas intervienen en el conjunto de fenómenos que ponen en movimiento las masas de aire y determinan las corrientes oceánicas (a la derecha del esquema).

fera y las nubes; un 8 por 100 lo es por causa de los materiales sólidos en suspensión en el aire, y además un 10 por 100 de la radiación global es absorbido por el vapor de agua, el ozono y otros gases. Finalmente, tan sólo el 52 por 100 de la luz solar llega al suelo. Pero todavía a este nivel se producen pérdidas por reflexión, del orden del 10 por 100 (albedo) y de la restante cerca de la mitad es gastada como fuente de calor en los procesos de evapotranspiración (fig. 1.28). Finalmente sobre el 40 por 100 de la radiación que queda disponible, apenas la cuarta parte es empleada por los vegetales en los procesos fotosintéticos.

La clorofila y el resto de los pigmentos fotosintéticos absorben sobre todo la energía contenida en las longitudes de onda comprendidas entre 0,4 y 0,5 (azul) y entre 0,61 y 0,69 (rojo) (ver fig. 1.29 a y b). Se ha podido evaluar que en realidad, tan sólo el 10 por 100 de la energía recibida por las plantas (en el espectro visible) es transformada en biomasa vegetal. Si relacionamos la cantidad de energía transformada en materia orgánica por la fotosíntesis con el flujo solar total que llega al suelo, el rendimiento efectivo parece ser pequeño. Se encuentra comprendido, según parece, entre el 0,1 y el 1,6 por 100.

La energía captada por las plantas representa pues únicamente el 1 por 100 del flujo lumínico total incidente. En algunas ocasiones especialmente raras el porcentaje utilizado puede llegar a ser del 3 por 100 como es el caso de los cultivos intensivos. En condiciones óptimas solamente conseguibles en laboratorio mediante cultivos artificiales de algas microscópicas (*Chlorella* sp., *Scenedesmus* sp.), la tasa de conversión del flujo solar puede llegar a ser del 6 por 100. En realidad, si tenemos en cuenta la energía transportada por la banda óptica espectral, única válida para la fotosíntesis, la eficacia de este proceso fisiológico puede ser evaluada entre un 2 y un 6 por 100.

#### CONCEPTOS DE PRODUCCIÓN Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

La tasa global de asimilación fotosintética de los productores de un ecosistema recibe el nombre de *producción primaria* o *productividad primaria*. En realidad se trata de dos conceptos diferentes, puesto que la producción primaria corresponde a la cantidad total de materia orgánica fijada por fotosíntesis e incluye la que es utilizada por la propia planta para resolver sus necesidades metabólicas, mientras que la productividad primaria se define como la producción primaria de un ecosistema determinado, expresada por unidad de tiempo y superficie (\*). Una forma corriente de expresarla es, por ejemplo, en toneladas de materia orgánica seca sintetizada, por hectárea y año. Una mejor evaluación de esa productividad se consigue calculando la cantidad de energía contenida en esa materia orgánica. Para ello, se sabe que, por ejemplo, un gramo de glúcidos corresponde a 4 kilocalorías, un gramo de lípidos a 9 kilocalorías y un gramo de hojas vegetales a 4,7 kilocalorías.

(\*) N. de los T.—También se suele definir la productividad (primaria o secundaria, bruta o neta) como la relación producción/biomasa. El autor no utiliza esta acepción.

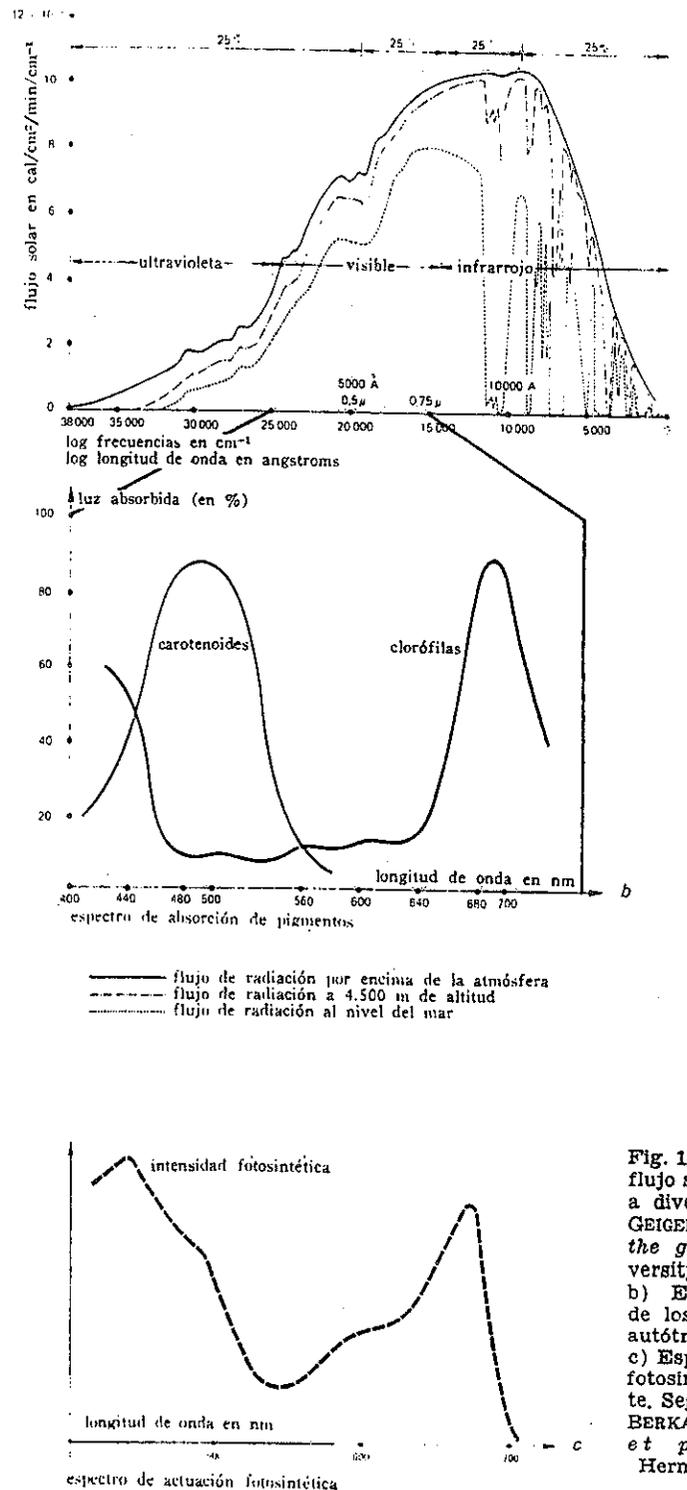


Fig. 1.29.—a) Intensidad del flujo solar al nivel del mar y a diversas altitudes. Según GEIGER, *The climate near the ground*, Harvard University Press, 1966, pág. 49. b) Espectro de absorción de los pigmentos vegetales autótrofos (algas verdes). c) Espectro de la intensidad fotosintética correspondiente. Según HAXO y BLINKS in BERKALOFF et coll., *Biologie et physiologie cellulaire*, Hermann, 1966, pág. 141.

lorías, etc. De esta forma se puede expresar la productividad primaria en kilocalorías/metro cuadrado/año, lo que facilita la comparación entre ecosistemas muy diferentes.

#### CONCEPTO DE PIRÁMIDE ECOLÓGICA, EFICACIA DE LOS ECOSISTEMAS

Las redes tróficas presentan, en el interior de cada ecosistema, una estructura muy definida, caracterizada por la naturaleza y número de los organismos presentes en cada nivel. Esto significa y se corresponde con un valor particular de la relación «tamaño de los individuos/tipo de metabolismo» para cada una de las diferentes especies que constituyen la comunidad.

Por otra parte, la circulación de la materia en una biocenosis no es más que un reflejo de las incesantes transferencias de energía en forma bioquímica, que se realizan en el sentido:

productores autótrofos → heterótrofos

El segundo principio de la termodinámica nos enseña que en toda reacción energética, el rendimiento es siempre inferior al 100 por 100. Por esta razón, una cadena trófica vendrá caracterizada por la disminución de la energía libre presente en cada uno de los niveles tróficos al ir ascendiendo a lo largo de éstos. El metabolismo de toda biocenosis estará siempre condicionado por esta necesidad física.

Las pirámides ecológicas permiten dar una representación geométrica de la estructura trófica de un ecosistema. Se construyen mediante superposición de rectángulos de la misma anchura, pero de longitud proporcional a la cuantía del parámetro medido. Se pueden en esta forma obtener pirámides de biomasa, de energías o del número de individuos.

Estas pirámides presentan dos características fundamentales, cualesquiera que sean las biocenosis, cuya estructura trófica resumen:

- su altura será proporcional a la longitud de la cadena trófica considerada, es decir al número de niveles tróficos existentes, y
- su forma será más o menos achaparrada según sea la eficacia de las transferencias energéticas de unos niveles a otros. Cuanto más grande sea el rendimiento de las reacciones termodinámicas, mayor será la cantidad de materia orgánica presente en los sucesivos niveles tróficos.

#### Pirámides del número de individuos

Constituyen la aproximación más sencilla a la hora de estudiar la estructura trófica de un ecosistema. Se comprueba, por regla general, que existen en todos los biotopos más plantas que animales, más herbívoros que carnívoros, más insectos que aves, etc.

En cada comunidad, salvo raras excepciones, los animales más pequeños son los más numerosos y de más intensa reproducción. Existe además para cada especie carnívora una dimensión óptima de presa. Por razones fisiológicas evidentes, el trabajo necesario para capturar

una masa suficiente de presas de pequeño tamaño no resultará demasiado rentable, y en oposición con esto, la posibilidad de capturar un individuo de un tamaño mucho más grande que el predator no suele convenir demasiado a éste último.

Puede comprobarse, en definitiva, que el número de individuos presentes disminuye ostensiblemente al pasar de un nivel trófico a otro superior, mientras que, generalmente, la talla aumenta. En una pradera natural, por ejemplo (ODUM, 1959), se encuentran 5.842.424 plantas por hectárea —nivel trófico I—, 708.624 insectos fitófagos —nivel trófico II—, 354.904 insectos predadores y arácnidos —nivel trófico III— y únicamente tres aves —nivel trófico IV—.

Sin embargo, pueden observarse numerosas variaciones en el aspecto de estas pirámides que pueden llegar a tener una forma inversa a la descrita. Así, en un bosque, encontraremos muchos menos árboles (productores primarios) que insectos herbívoros. Lo mismo sucede en las cadenas tróficas de parásitos y saprófitos.

En definitiva, las pirámides del número de individuos no ofrecen ninguna representación perfecta de las relaciones tróficas de la comu-

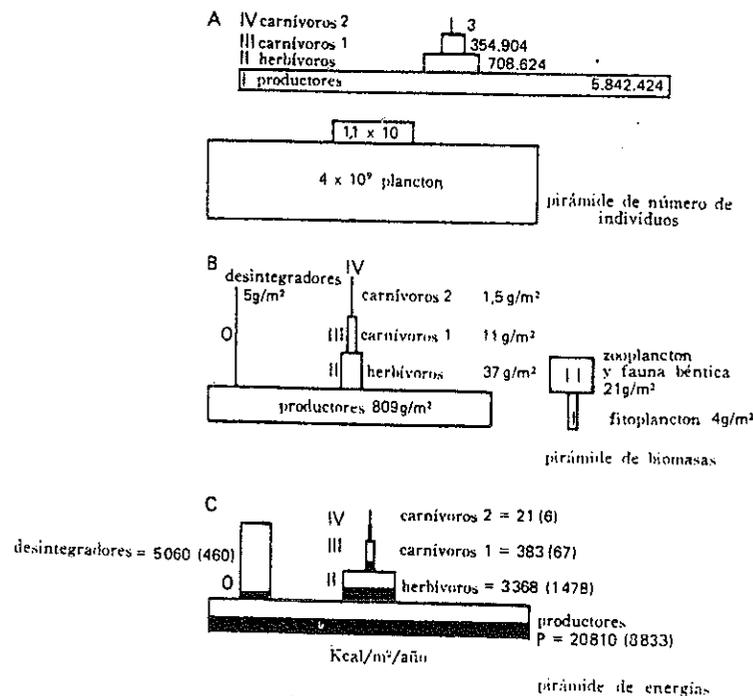


Fig. 1.30.—Pirámides ecológicas. En C, los rectángulos negros indican la producción neta. Según ODUM, *Fundamentals of Ecology*, Saunders, 1959, págs. 63 y 65.

nidad, puesto que en ellas se atribuye una importancia equivalente para todos los individuos cualesquiera que sea su peso o su tamaño.

#### Pirámides de biomasa

Reflejan éstas mucho mejor las relaciones tróficas en el ecosistema, puesto que expresan la biomasa (materia seca) presente en un instante dado, para cada nivel de la cadena trófica. Su forma es más o menos comparable a la de las pirámides de número de individuos (fig. 1.30), es decir triangular, con el vértice dirigido hacia arriba, y con la base en general algo más ancha, ya que la relación biomasa de los productores/biomasa de los consumidores es frecuentemente algo más elevada que la correspondiente al número de individuos, aunque desde luego siempre existen excepciones. Estas últimas son frecuentes en el medio limnético donde la producción primaria está fundamentalmente asegurada por organismos microscópicos con metabolismo y velocidad de renovación muy elevadas (pequeña biomasa pero gran productividad).

En los lagos de montaña de Colorado, por ejemplo, la relación biomasa zooplancton/biomasa fitoplancton es superior a uno (según PENNAK, in DAJOZ, 1974). Lo mismo ocurre en los océanos: en el canal de la Mancha se encuentran biomasa fitoplanctónicas de 4 gramos/metro cuadrado frente a 21 gramos/metro cuadrado de el zooplancton y la fauna béntica.

La pirámide de biomasa posee siempre el inconveniente de prestar una igual importancia a tejidos y estructuras biológicas con composición química y valor energético muy desigual.

#### Pirámides de energías. Eficacia de los ecosistemas

Estas pirámides representan la tasa con la que se efectúan las transferencias energéticas y/o la productividad en las cadenas tróficas. Se establecen por cálculo de la cantidad de kilocalorías acumuladas por unidad de superficie y tiempo por los organismos pertenecientes a cada nivel trófico. Aunque es bastante fácil determinar el valor energético de los materiales orgánicos almacenados en la biomasa, es mucho más difícil la evaluación de la cantidad total de energía realmente absorbida por cada nivel trófico. Cuando se adopta este tipo de representaciones (fig. 1.30) se comprueba que los desintegradores, cuya importancia parece muy pequeña en las pirámides de biomasa (y excesivamente grande en las de número de individuos) muestran ahora su participación en una proporción bastante apreciable del flujo energético que atraviesa el ecosistema. Tan sólo una fracción de este flujo queda fijada y almacenada en la biomasa de cada uno de los niveles tróficos, empleándose el resto en asegurar las necesidades metabólicas de los seres vivos: mantenimiento, reproducción, crecimiento. Además, los animales consumen una buena cantidad de energía en la producción de trabajo muscular.

Examinemos ahora más detalladamente lo que le ocurre al flujo energético cuando atraviesa una cadena trófica. Sabemos ya que solamente

el 1 por 100 del flujo solar es realmente transformado en energía química por los productores primarios. Esta cantidad total de materia orgánica elaborada constituye la *producción bruta* (PB). Los vegetales utilizarán una parte de esta energía inicialmente transformada en compuestos orgánicos, en cubrir sus propias necesidades vitales: ésta se disipará por consiguiente a través de la respiración vegetal ( $R_1$ ). La fotosíntesis neta o *producción primaria neta* ( $PN_1$ ) será pues la diferencia entre la fotosíntesis bruta y las pérdidas por respiración (figura 1.31), es decir:

$$PN_1 = PB - R_1$$

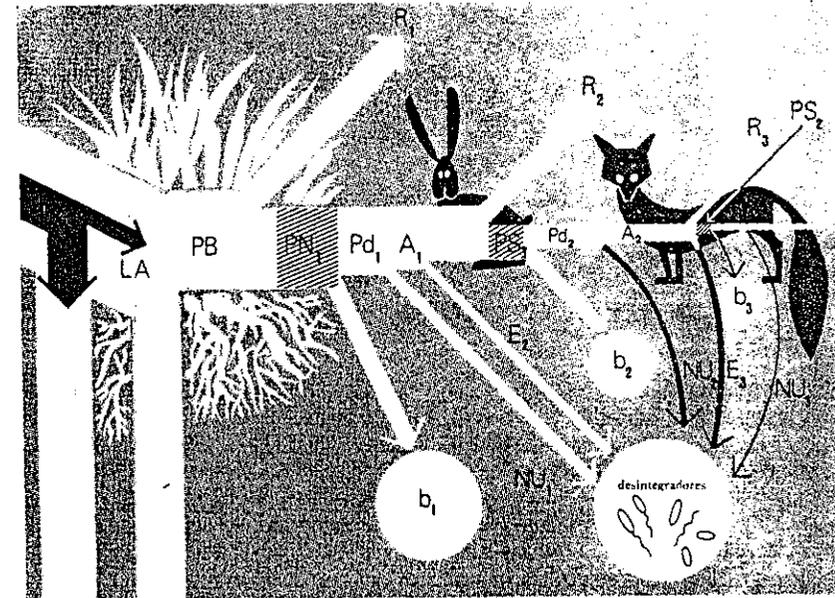


Fig. 1.31.—Esquema general de las transferencias energéticas en una cadena trófica simplificada. Observar el gran desperdicio de energía en cada nivel trófico, ligado a la respiración y a otras actividades catabólicas. Según DUVIGNEAUD, *op. cit.*

Solamente una fracción de esta producción neta estará disponible para los herbívoros: el resto permanecerá sin consumir y producirá un incremento de la biomasa vegetal almacenada,  $b_1$ . La producción disponible (Pd) queda relacionada con otros parámetros del ecosistema por la relación:

$$Pd = PN_1 - b_1$$

Los herbívoros todavía no utilizarán más que una parte de la producción primaria disponible en su alimentación ( $A_1$ ), el resto caerá poco

a poco al suelo y allí será degradado por los organismos desintegradores ( $NU_1$ ), con lo que:

$$A_1 = Pd - NU_1$$

La producción neta de los herbívoros, o mejor *producción secundaria neta* ( $PS_1$ ) será igual a la diferencia entre los alimentos empleados ( $A_1$ ) y las pérdidas por respiración ( $R_2$ ) y por excreción ( $E_2$ ). Designaremos con la sigla  $E$  a todos los productos del catabolismo y alimentos no asimilados. En estas condiciones tendremos que:

$$PS_1 = A_1 - (R_2 + E_2)$$

Una parte de esta producción secundaria corresponde al incremento de la biomasa de los herbívoros ( $b_2$ ) que aunque son consumidores primarios deben ser considerados ahora como productores secundarios, mientras que el resto de  $PS_1$  pasará a los niveles tróficos superiores ( $Pd_2$ ), con lo que:

$$Pd_2 = PS_1 - b_2$$

Los carnívoros (consumidores secundarios = 3.º nivel trófico) también utilizarán como alimento ( $A_2$ ) una parte de la producción disponible, y el resto no será empleado ( $NU_2$ ) por ellos y pasará a los descomponedores a través de los cadáveres de los herbívoros. Si llamamos  $b_3$  a la energía fijada en la biomasa de los carnívoros,  $R_3$  a la consumida por éstos en respiración y  $E_3$  a la pérdida por excreción, tendremos:

$$PS_2 = A_2 - (R_3 + E_3) \quad \text{y} \quad Pd_3 = PN_3 - b_3$$

El razonamiento seguido hasta aquí a lo largo de tres niveles tróficos podríamos extenderlo teóricamente hasta el nivel enésimo.

Si superponemos los diversos gastos energéticos efectuados en cada uno de estos niveles podemos conseguir una configuración más completa y detallada de la pirámide energética del ecosistema (fig. 1.32).

Si examinamos ahora el caso teórico e ideal de un ecosistema maduro en el que la biomasa no varíe y en el que no existan ni exportaciones ni importaciones de materia (reciclaje perfecto de los bioelementos), resultará que en estas condiciones  $Pd = PN$  (es decir que toda la producción neta de cada nivel trófico está disponible para el siguiente). En este ecosistema toda la energía fijada por los autótrofos es enteramente consumida y dispersada en el medio, en forma degradada (entropía).

LINDEMAN (1942) propuso por vez primera una ley de transferencias energéticas en el ecosistema, que suele recibir el nombre en los tratados elementales de «ley del 10 por 100». Esta indica que tan sólo una fracción de la energía que penetra en un nivel trófico dado, es transmitida a los organismos situados en niveles tróficos superiores. Esta fracción energética suele estar comprendida entre el 10 y el 20 por 100. No es demasiado difícil de calcular, aplicando esta norma, que la cantidad

de energía disponible para los carnívoros terciarios (5.º nivel trófico) será del orden de 1/10.000 con respecto a la fijada por los productores. Esto explica el porqué del pequeño número de escalones existentes habitualmente en la pirámide trófica de las biocenosis.

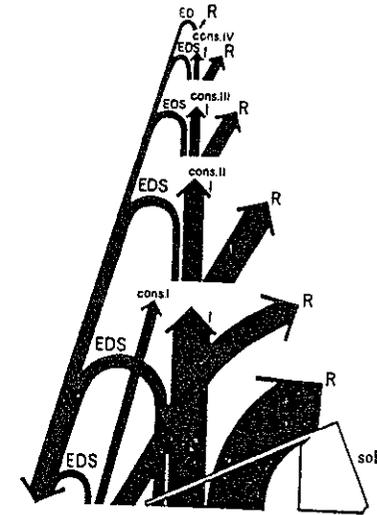


Fig 1.32.—Pirámide de energías. Según KENDEIGH, *Animal Ecology*, Prentice Hall, 1963.

ODUM (1959) da un ejemplo clásico que suministra una excelente ilustración de la importancia de las pérdidas energéticas en una cadena trófica, calculando el valor de las transferencias de energía establecidas a lo largo de una cadena extremadamente simplificada, del tipo:

alfalfa → vaca → niño

situándose en el caso teórico de que durante un año tan sólo este niño se alimente de carne de vaca y éstas únicamente de alfalfa.

Con esta hipótesis, solamente el 0,24 por 100 del flujo solar que alcanza el campo de alfalfa es fijado en forma de producción primaria bruta (PB). El 8 por 100 de esta producción es consumido por la vaca, y apenas el 0,7 por 100 de la biomasa de los herbívoros es realmente utilizado en la alimentación anual del niño del ejemplo (el rendimiento es en este caso muy pequeño puesto que sólo es consumible una parte de la biomasa del animal).

ODUM demuestra así que sólo una millonésima del flujo solar inicial es transformado en biomasa en el nivel de los carnívoros —el equivalente al incremento del peso corporal del niño— mientras que el resto se pierde, volviendo en forma degradada al medio. El ejemplo ilustra además y especialmente la pequeña eficacia ecológica de los ecosistemas y el mal rendimiento de la transformación de la energía en las cadenas tróficas. De forma general, se puede comprobar que si 1.000 kilocalorías/día/metro cuadrado son las fijadas por los productores,

10 kilocalorías/día/metro cuadrado pasan a la biomasa de los herbívoros y solamente 1 kilocaloría/día/metro cuadrado a la de los carnívoros de primer orden.

Es evidente pues que en un cuarto nivel trófico sólo un restringido número de individuos podrá subsistir, considerando la mínima cantidad de energía disponible que alcanza este nivel.

Existen no obstante grandes variaciones en la eficacia de transformación energética, dentro del reino animal, según las especies. Hacen falta, por ejemplo, 10 kilocalorías de alimento vegetal para obtener 1 kilocaloría de vacuno, pero solamente se precisan 5 kilocalorías para conseguir 1 de porcino y 3,5 para lograr 1 de pollo. Estas relaciones, que expresan el rendimiento energético de crecimiento, son muy importantes para el zootécnico. Por otra parte, los animales homeotermos tienen peores rendimientos que los poiquilotermos, puesto que una buena parte de sus necesidades alimentarias son encaminadas a mantener la temperatura del cuerpo a un nivel constante.

### Diagrama general del flujo de energía en un ecosistema

Las anteriores consideraciones nos permiten ya esbozar un diagrama general del flujo energético a lo largo de una cadena trófica. LINDEMANN (1942) propuso por vez primera el uso de este tipo de esquemas en forma de rectángulos o de polígonos de superficies proporcionales a la importancia de la cantidad de energía fijada en la biomasa de cada nivel trófico, y éstos unidos entre sí a través de bandas de anchura proporcional a la intensidad del flujo energético que transita a lo largo de la cadena. En otras bandas se indica, además, las pérdidas por respiración o excreción por cada uno de los niveles (fig. 1.33). ODUM (1957) propuso más tarde un modelo de diagrama general del flujo de energía y lo utilizó para representar el resultado de sus estudios sobre los intercambios energéticos establecidos entre los diversos organismos constituyentes de las biocenosis de las célebres Silver Springs, en Florida. Estos esquemas consisten en introducir en el diagrama, por una parte, la cantidad total de radiación luminosa realmente absorbida por las plantas, por otra, la energía importada o exportada por el ecosistema y finalmente aquella que resulta almacenada en el suelo en forma de detritus orgánicos que no son inmediatamente utilizados por los detritívoros y descomponedores (humus, por ejemplo), y en la biomasa (crecimiento de los individuos). Se comprueba con tales diagramas que la cantidad total de energía que entra por unidad de tiempo en un ecosistema acaba finalmente o degradada, o almacenada o exportada a otro ecosistema, resultando la suma de los flujos perdidos por respiración, acumulados en el sistema o exportados a otro, rigurosamente igual al fijado por fotosíntesis.

El aspecto de los diagramas energéticos varía mucho de unos ecosistemas a otros. Así, en el medio marino, puede observarse que una gran parte del flujo pasa de los productores a los consumidores. La

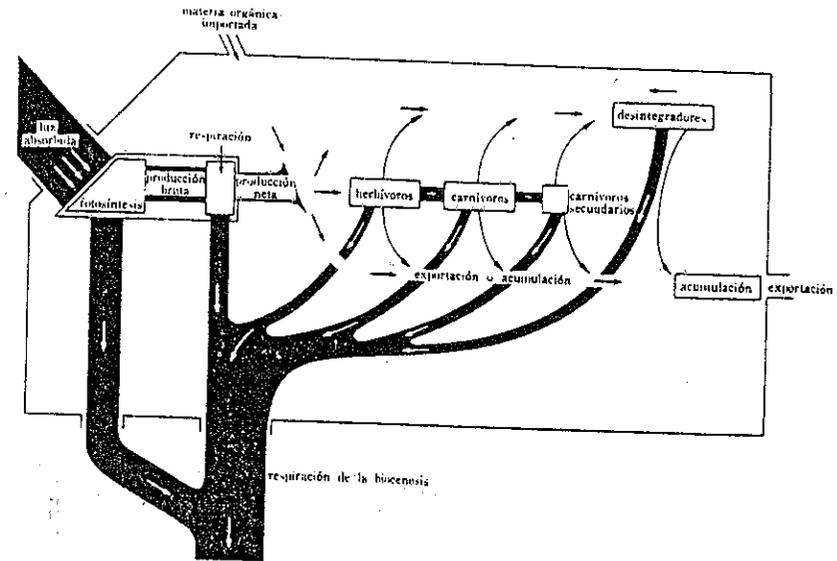


Fig. 1.33.—Diagrama general del flujo de energía en un ecosistema. Según ODUM, *op. cit.*

biomasa de los heterótrofos es relativamente grande con relación a la del fitoplancton. Por el contrario en un ecosistema de bosque, el flujo de energía se establece principalmente en el sentido productores → desintegradores, y la biomasa animal es insignificante con relación a la de los vegetales (fig. 1.34).

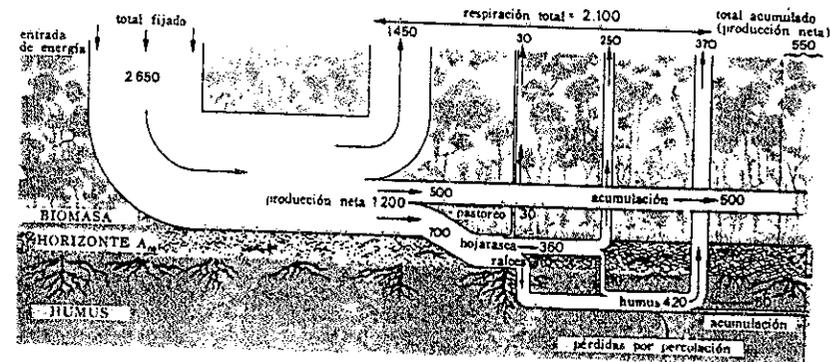


Fig. 34.—Flujo de energía en un ecosistema forestal. Observar que la parte de la producción primaria neta utilizada por los herbívoros es minúscula con respecto a la incorporada al horizonte orgánico del suelo y transformada en humus. En efecto, las cadenas tróficas de tipo detritívoro predominan en estos ecosistemas. Los valores están expresados en gramos de materia seca por metro cuadrado y año. Según WOODWELL, *Scientific American*, septiembre 1970.

## PRODUCTIVIDAD DE LOS ECOSISTEMAS

En el ecosistema, una porción del flujo energético que penetra en la red trófica no resulta disipada sino almacenada en forma de materiales orgánicos. Esta producción ininterrumpida de materia viva (biomasa) constituye uno de los procesos fundamentales de la biosfera, pero su importancia ha disminuido poco a poco a medida que el hombre ha ido intensificando su presión en la explotación de los recursos naturales.

Como ya hemos distinguido, se habla de producción primaria para designar la cantidad de materia elaborada por los vegetales autótrofos, y de producción secundaria como denominación del incremento de biomasa de los herbívoros. Una y otra pueden expresarse en kilogramos de materia seca o en gramos de carbono contenidos, o en kilocalorías como expresión de la energía a la que equivale dicho incremento de la biomasa.

CUADRO IV

Productividad primaria de diversos ecosistemas

Naturaleza del ecosistema	Clima o zona	Productividad primaria	
		(++) g (m. s.)/ m <sup>2</sup> /año	(+) kcal/ m <sup>2</sup> /año
Desierto .....	Arido.	200	400
Océano .....	{ Zona pelágica .....	100	400
	{ Plataforma continental	200	800
	{ Arrecifes de coral .....	4.900	—
Bosques .....	{ Caducifolios .....	1.200	4.800
	{ Coníferas .....	1.600	11.200
	{ Umbrófilos (Asia SE) .....	6.000	20.200
	{ Umbrófilos .....	1.340	—
Aguas con tinentales	{ Marismas .....	—	12.000
	{ Lagos .....	1.500	800
	{ Lagos polucionados .....	5.600	2.400
Cultivos .....	{ Maíz .....	2.500	8.800
	{ Arroz .....	700	—
	{ Caña de azúcar .....	9.400	30.000

m. s.: materia seca.

—: sin datos.

+ : según WESTLAKE in KORMONDY (1969).

++ : según WOODWELL (1970).

La producción primaria bruta o cantidad total de carbono fijado por los autótrofos equivale también a la fracción de flujo solar utilizado por los organismos fotosintéticos. Esta se estima en 1 por 100 de la cantidad de energía anualmente recibida por la tierra (que es del orden de  $5 \times 10^{20}$  kcal/año). Ya sabemos que una parte de la materia orgánica así elaborada es utilizada por los vegetales para satisfacer sus propias necesidades metabólicas. Teniendo en cuenta estas pérdidas encontramos el concepto de producción primaria neta ( $PN_1$ ) que expresa el incremento real del tapiz vegetal o del fitoplancton. De forma global, esta productividad puede estimarse, para el conjunto de la biosfera, según WITTAKER y LIKENS (1970), en  $164 \times 10^9$  toneladas de materia seca/año. Esta cifra es superior, aunque del mismo orden, a la aportada por DUVIGNEAUD ( $83 \times 10^9$  tons. mat. seca/año:  $30 \times 10^9$  por los océanos y  $53 \times 10^9$  por los biomas terrestres). Lejos de ser uniforme, la productividad primaria varía considerablemente según los ecosistemas. El cuadro siguiente recoge algunos valores procedentes de las diversas regiones de la biosfera. Sus datos nos demuestran la intensidad de las variaciones observables entre unos ecosistemas y otros.

Como vemos, la productividad de los desiertos y de las regiones pelágicas de los océanos es particularmente pequeña, inferior a 200 gramos de materia seca/metro cuadrado/año, y, además, las aguas azules superficiales de los mares tropicales, pobres en elementos nutritivos, apenas producen 15 gramos/metro cuadrado/año de materia seca. Aunque los océanos cubren las siete décimas partes de la superficie del planeta no participan en la producción primaria neta más que en un 40 por 100. Por el contrario, los bosques, que sólo ocupan la décima parte de la superficie terrestre fijan más de la mitad de la energía total convertida por el conjunto de los productores primarios del globo. Representan desde este punto de vista una máxima eficacia (fig. 1.35) y desempeñan un papel esencial en los ciclos del carbono y del oxígeno.

La contribución de las tierras cultivadas es bastante modesta: equivale solamente al 5 por 100 de la productividad neta global.

La figura 1.36 y el cuadro V representan la distribución de la productividad primaria neta en las grandes subdivisiones de la biosfera.

Los bosques constituyen por consiguiente y con mucha diferencia los biomas de mayor productividad primaria neta, con valores comprendidos entre 1.000 y 3.000 gramos de materia seca/metro cuadrado/año (es decir más de 400 g de carbono/m<sup>2</sup>/año).

Los cultivos agrícolas, que no significan más que una pequeña fracción de la superficie emergida (10 por 100 aproximadamente) tienen una gran productividad primaria, con cifras que oscilan entre 1.000 y 3.000 gramos de materia seca/metro cuadrado/año. No obstante, algunos cultivos tropicales como la caña de azúcar, llegan a producir entre 6.000 y 10.000 gramos de materia seca/metro cuadrado/año. Conviene sin embargo añadir que estas cifras están de alguna forma elevadas artificialmente, puesto que no debemos olvidar que los altos rendimientos obtenidos por el hombre en sus cultivos se deben por una parte al aporte energético complementario que se suma al precedente del sol y que

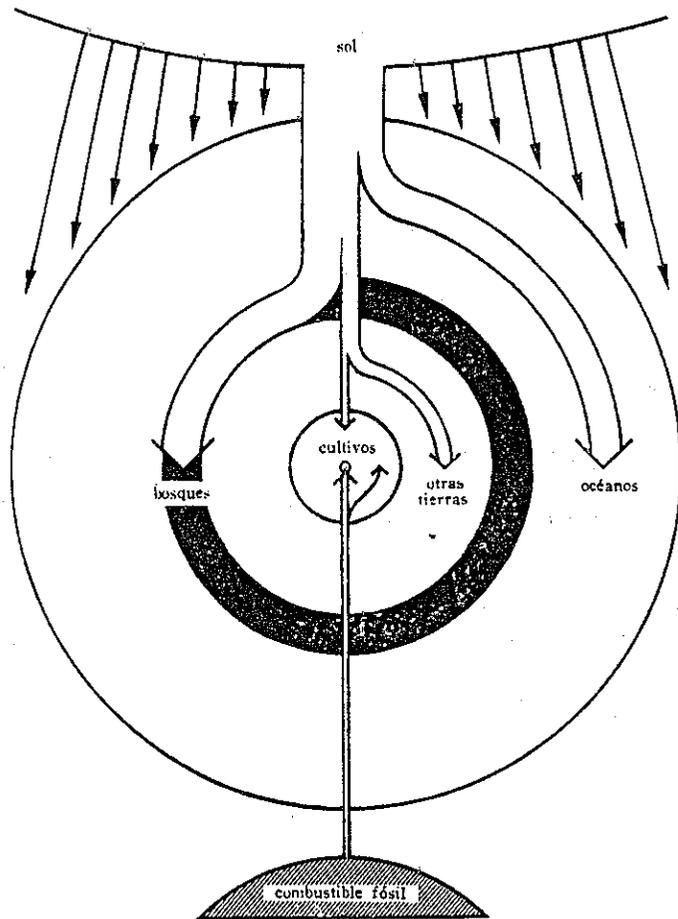


Fig. 1.35.—Producción primaria de cada una de las grandes subdivisiones de la biosfera. La intensidad de la producción está simbolizada por la densidad de gris. Observar la preponderancia de los ecosistemas forestales y la producción relativamente tan pequeña del medio oceánico a pesar de la inmensidad de la hidrosfera. La cantidad de energía obtenida por la combustión de las diversas formas de carbono fósil es equivalente a la fijada por el conjunto de las plantas cultivadas. Según WHITTAKER, *Scientific American*, septiembre 1970, pág. 30.

es suministrado en diferentes formas a través de la utilización de combustibles fósiles (laboreo del suelo, síntesis y transporte de abonos y pesticidas, regadío, etc.).

Las altas productividades agrícolas obtenidas por la agronomía no significan pues un progreso en la utilización y funcionamiento de la fotosíntesis sino simplemente un incremento artificial de la cantidad

CUADRO V

Productividad primaria anual de los grandes tipos de ecosistemas (Según DUVIGNEAUD, 1967)

Macroecosistemas	Superficie en 10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup>	Superficie en % del total de tierras emergidas	Fijación de C en Tm/ha/año
Bosques .....	40,6	28	3
Agroecosistemas .....	14,5	10	2,5
Estepas + pastizales ..	26,0	17	1,5
Desiertos + tundra ...	54,2	36	0,1
Glaciares (polos) .....	12,7	9	0
	148,0	100	

Macroecosistemas	Productividad primaria neta en Tm/ha/año	Biomasa orgánica total en 10 <sup>9</sup> toneladas	kcal 10 <sup>9</sup>
Bosques .....	7	28,4	11,4
Agroecosistemas .....	6	8,7	3,5
Estepas + pastizales ..	4	10,4	4,2
Desiertos + tundra ...	1	5,4	2,2
Glaciares (polos) .....	0	0	0
		52,9	21,3

total de energía que entra en el ecosistema. Vemos aquí una de las características más esenciales de la civilización tecnológica contemporánea: el aumento del flujo de energía que atraviesa la biosfera conseguido mediante el empleo de hidrocarburos. Recordemos a este respecto que en 1970 la cantidad de combustibles fósiles que fueron consumidos en el conjunto del planeta igualó al valor energético de toda la producción primaria neta de la agricultura mundial (energía fijada en un año por fotosíntesis, en el conjunto de todas las zonas cultivadas).

En el resto de los grandes biomas continentales: estepas, pastizales y lagos profundos, la productividad primaria neta es menor, estando comprendida entre 150 y 1.000 gramos de materia seca/metro cuadrado/año. Como contrapunto de los bosques aparecen los océanos y desiertos. Para estos últimos la productividad suele estar situada entre 120 y 150 gramos de materia seca/metro cuadrado/año. Aunque estas cifras no suelen sorprender, no ocurre lo mismo con las relativas al medio marino ya que en muchas ocasiones se le suele considerar como una fuente de alimentos inagotable. Sin embargo, a pesar de la considerable superficie que él ocupa, su producción primaria global es relativamente pequeña. RYMER (1963) estima en 55 gramos de carbono/metro cuadrado/año su productividad primaria neta.

Si examinamos ahora de forma más detallada la distribución en la biosfera de la productividad primaria neta, comprobaremos que las di-

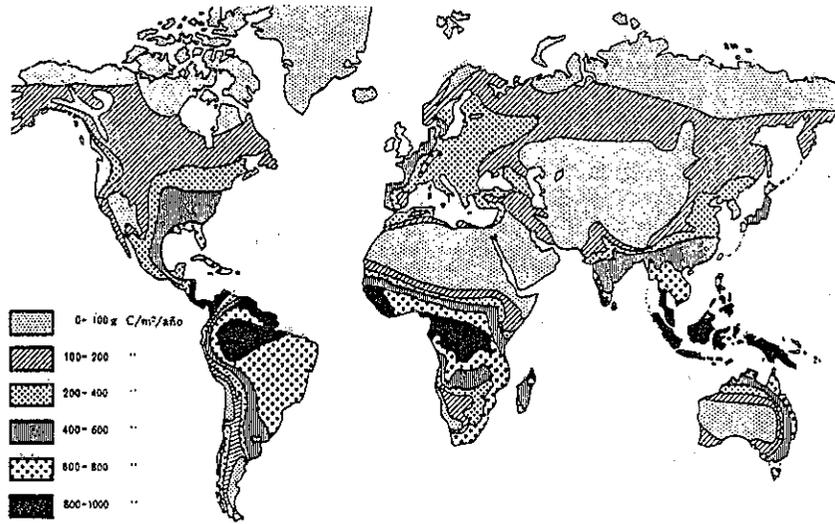


Fig. 1.36.—Productividad primaria de los grandes biomas. Según LIETH in DUVIGNEAUD, *op. cit.*

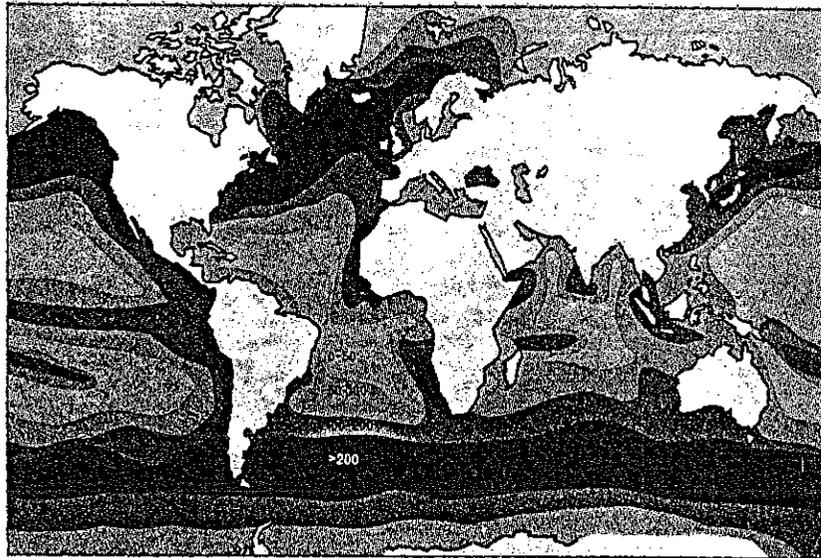


Fig. 1.37.—Productividad primaria de los océanos. Observar la preponderancia de las plataformas continentales y de las regiones circumpolares. Según LIETH in DUVIGNEAUD, *op. cit.*

ferencias son radicales entre los continentes y los océanos (figs. 1.36 y 1.37). En los ecosistemas terrestres, tal productividad, expresada en gramos de carbono/metro cuadrado/año, está fundamentalmente condicionada por la higrimetría y la temperatura. Alcanza valores superiores a 800 en los bosques umbrófilos tropicales y desciende por debajo de los 100 en las tundras y desiertos, situándose los demás biomas a lo largo de valores intermedios entre estos extremos. Observemos no obstante, que a pesar de la considerable biomasa acumulada en la selva virgen tropical (hasta de 1.700 Tm/ha en la selva brasileña) su productividad primaria neta no es demasiado superior a la de los bosques caducifolios templados. DUVIGNEAUD (1967) comenta a este respecto que aquella no supera, en los casos más óptimos, entre dos y dos veces y media la de los biomas forestales de latitudes medias. Este autor añade: «al comparar con cifras detalladas la producción de madera de especies templadas y tropicales no podemos seguir imaginándonos a los bosques umbrófilos como un país de jauja. Estos son los valores obtenidos:

	Madera de calidad (Tm/ha/año)
<i>Regiones templadas:</i>	
Frondosas diversas .....	5,1
Resinosas diversas .....	5,3
<i>Regiones tropicales:</i>	
Frondosas diversas .....	13,1
Resinosas diversas .....	12,6

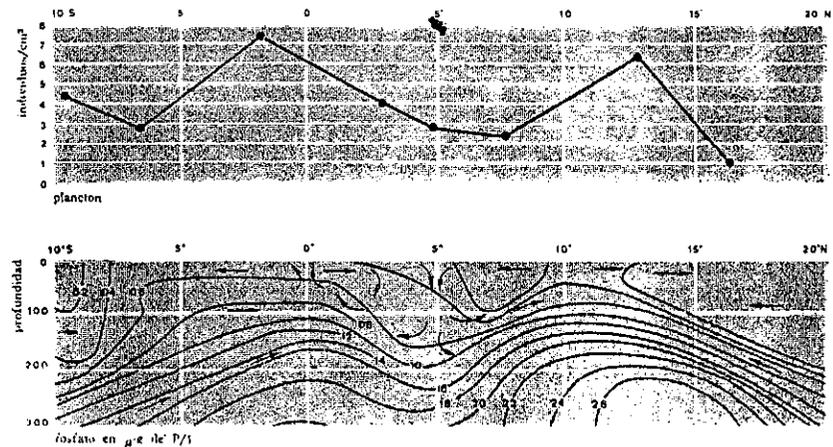


Fig. 1.38.—Correlación entre la densidad del plancton y la concentración en fosfatos en el Pacífico ecuatorial. Según SVERDRUP et coll., in ODUM.

Suele olvidarse además, muy frecuentemente, que una gran parte de los trópicos presenta productividades anuales bastante disminuidas por causa de la existencia de una estación seca más o menos larga».

La distribución de la productividad primaria neta en el medio oceánico es totalmente diferente al modelo válido para los macroecosistemas continentales. Está principalmente condicionada por la concentración de nutrientes y más particularmente de fosfatos (fig. 1.38). Las regiones más productivas se sitúan en las plataformas continentales, los mares subárticos y en las zonas de arrecifes coralinos. Por el contrario, las grandes extensiones pelágicas tropicales presentan una productividad primaria casi nula, a menudo del orden de 30 gramos de carbono/metro cuadrado/año y constituyen verdaderos desiertos oceánicos (fig. 1.37).

Recogemos en el cuadro VI las grandes variaciones observables en la productividad primaria neta de las diferentes regiones oceánicas.

CUADRO VI

Productividad primaria neta en el medio marino  
(Según SISLER, 1970)

Región	Período	Productividad primaria neta (en mg de C/m <sup>2</sup> /día)
Mar de Barentz .....	Mayo.	1.300
Aguas atlánticas de Spitzberg.	Junio.	2.400
Mar del Norte .....	Media anual.	100-1.500
Costas danesas .....	Diciembre-Agosto.	10- 700
Mar de los Sargazos .....	Verano.	100- 200
Atlántico ecuatorial .....	Abril-Mayo.	230- 300
Atlántico 15° 45' S .....	Abril.	20- 130
Pacífico (costa ecuatorial) .....	Otoño.	500-1.000
Pacífico 11° N, 115° W .....	Otoño.	10
Mar de Okhotsk .....	Mayo.	2.000
Norte del Japón .....	Máximo.	5.100
Océano Indico ecuatorial .....		200

Algunos ecosistemas naturales pueden, localmente y en zonas de poca extensión, particularmente ricas en nutrientes, alcanzar productividades primarias netas iguales o superiores a las de los cultivos de mayor rendimiento. Esto ocurre por ejemplo en algunas marismas eutrofas, en los estuarios y en los arrecifes coralinos. En estos últimos existen impresionantes sistemas de producción caracterizados por la simbiosis entre organismos autótrofos (algas del grupo de las zooxantelas) y animales (pólipos) y también una increíble adaptación del conjunto biocenótico para permitir la circulación eficaz de los bioelementos (autofertilización) a lo largo y ancho de todo el ecosistema. Las formaciones coralinas presentan una productividad primaria neta superior a la media del conjunto de las tierras agrícolas. KOHN y HELL-

FRICH (1957) la evalúan en 18,2 gramos de masa seca/metro cuadrado/día, válida para el conjunto de los tres atolones del Pacífico, valor próximo a los 10 gramos/metro cuadrado/día obtenidos en los maizales de alto rendimiento, y a los 18,3 gramos/metro cuadrado/día de la caña de azúcar en Hawai.

Numerosos factores ecológicos limitan la productividad primaria: no es necesario que esté presente más que uno solo de ellos para limitar drásticamente la producción del ecosistema. La insolación, la concentración de CO<sub>2</sub>, la temperatura, la humedad, el nitrógeno, el fósforo y otros elementos biógenos constituyen los principales factores limitantes.

Incluso en la selva umbrófila tropical la productividad se encuentra limitada por las temperaturas elevadas y la cantidad restringida de nutrientes en circulación, no obstante la enormidad de la biomasa vegetal acumulada.

En los desiertos, estepas y en los ecosistemas mediterráneos, el agua es el principal factor limitante.

Las bajas temperaturas juegan el mismo papel en las tundras subárticas y en los pisos alpinizados.

Finalmente, en el medio acuático, ya hemos comentado la función de los nitratos y fosfatos en la limitación de la productividad de las aguas continentales y oceánicas.

La concentración de anhídrido carbónico de la atmósfera desempeña también un papel determinante en el rendimiento de la fotosíntesis. Dicha tasa de CO<sub>2</sub> ha venido disminuyendo paulatinamente durante los últimos millones de años y es ahora del orden de 300 ppm. No obstante, este proceso se ha visto interrumpido desde el comienzo de la civilización industrial por el consumo creciente de combustibles fósiles y el vertido constante a la atmósfera de CO<sub>2</sub> procedente de la combustión de los mismos. El hombre, pues, ha incrementado involuntariamente —al menos desde este punto de vista— las posibilidades de producción primaria de la biosfera (ver cap. III).

El rendimiento de la conversión de energía solar en biomasa vegetal varía mucho entre unos ecosistemas y otros. Puede llegar al 3 por 100 en algunos bosques, aunque suele estar generalmente comprendido entre el 0,5 por 100 y el 1 por 100 en el conjunto de los biomas. Baja al 0,1 por 100 en las regiones estépicas e incluso desciende por debajo del 0,05 por 100 en los desiertos y tundras.

Como valores medios para la productividad primaria continental y oceánica, se puede hablar, respectivamente, de rendimientos del 0,1 por 100 y 0,04 por 100.

## PRODUCTIVIDAD SECUNDARIA

Considerado de forma amplia, el término productividad secundaria designa la tasa de acumulación de materia viva (y por tanto energía) al nivel de los heterótrofos: consumidores y descomponedores.

No existe más que un solo tipo de productividad secundaria. En

efecto, cualquiera que sea el nivel trófico en el que nos situemos, ésta consiste siempre en la conversión de la producción primaria neta en los diferentes tejidos de los múltiples organismos heterótrofos, gracias a un proceso único y general a través del cual los animales y microorganismos no hacen más que transformar los materiales ya producidos. Este proceso se realiza con un rendimiento muy pequeño, resultando una buena parte de la energía absorbida disipada a lo largo de las diversas fases de respiración celular y del resto de los fenómenos metabólicos.

Por consiguiente, el flujo total de energía que entra en el nivel de los heterótrofos es virtualmente consumido en la respiración de estos organismos. Sin embargo, una pequeña fracción puede resultar acumulada en la biomasa (productividad secundaria), otra en los suelos y sedimentos en forma de materia orgánica muerta, e incluso otra fracción puede llegar a fosilizarse (hidrocarburos, sedimentos marinos profundos).

La eficacia de las transferencias energéticas varía mucho según las cadenas tróficas: se necesitan 80 kilogramos de hierba para obtener 1 kilogramo de carne de vacuno, pero solamente 5 kilogramos de carne para producir 1 kilogramo de trucha en una piscifactoría.

Si pasamos revista a los ecosistemas naturales observaremos también una gran variabilidad. Además, la productividad secundaria suele ser en ellos inferior a la obtenida en los agroecosistemas, puesto que en éstos los valores están alterados por la incidencia de la tecnología. En efecto, en la práctica ganadera el hombre elimina todo aquello que pueda competir con la especie doméstica (un herbívoro), mientras que en el ecosistema natural la productividad secundaria se distribuye entre numerosos consumidores. En los agroecosistemas se produce una especie de canalización de la producción secundaria cuyo valor puede ser subjetivamente cambiado al juzgarlo desde un punto de vista antropocéntrico. Así, BOURLIÈRE et VERSCHUREN (1960) han podido demostrar que la producción secundaria en los ungulados de las sabanas de África central es superior a la de los bóvidos que el hombre tiende a introducir en lugar de aquellos en esas latitudes, al tomar en consideración no sólo la productividad de una especie sino la del conjunto de la zoocenosis mamífera.

En algunas biocenosis naturales se ha podido, no obstante, demostrar que existen poblaciones de herbívoros salvajes con un flujo de energía comparable al que puede observarse en los ungulados domésticos.

Un estudio realizado con antílopes cobos (*Adenota kob*) en las estepas de Uganda, ha revelado que la productividad secundaria de este antílope era del mismo orden que la del ganado bovino mantenido en régimen de pastoreo extensivo: 74 kilocalorías/metro cuadrado/año son convertidas en 0,81 kilocalorías/metro cuadrado/año de biomasa. Esta especie consume el 10 por 100 de la productividad primaria, lo que significa un flujo energético muy elevado en comparación con otros mamíferos salvajes (según BUCHNER in DAJOZ, 1974).

Si examinamos ahora el rendimiento de la conversión energética, no ya al nivel de los consumidores primarios, sino al de aquellos situados en la cima de las cadenas tróficas, las cifras se hacen ya irrisorias.

En el ejemplo citado páginas atrás, en el que un niño se alimentaba únicamente de carne de vacuno y éste de alfalfa, la relación entre la productividad primaria neta y la producción secundaria (al nivel del carnívoro, es decir del niño) es de:

$$\frac{8,3 \times 10^3 \text{ kcal}}{1,49 \times 10^7 \text{ kcal}} ; \text{ es decir, } 5,5 \times 10^{-4}$$

Esta relación sería todavía más pequeña si se tuviera en cuenta en lugar de la biomasa del consumidor secundario el incremento de peso experimentado (que el autor no llegó a especificar).

Se ha podido evaluar la productividad secundaria neta en una pesquería situada en el litoral oriental de Estados Unidos:  $3 \times 10^6$  kilocalorías de energía solar recibe diariamente cada metro cuadrado de superficie marina; esta energía es transformada en 9.000 calorías de diatomeas (fitoplancton), que aseguran la producción de 4.000 calorías/día de zooplancton y éstas la de 5 calorías/día de peces carnívoros. El pequeño rendimiento es consecuencia de las pérdidas experimentadas a lo largo de la cadena trófica. Cuanto más larga sea su longitud menor será la productividad secundaria utilizable por el hombre. Este es frecuentemente el caso del medio acuático: la productividad de las pescas mundiales no es más que de 0,05 gramos/metro cuadrado/año y esto tratándose incluso de peso fresco. No obstante, la productividad secundaria neta puede llegar a ser bastante más elevada en ciertos ecosistemas acuáticos por causa de la alta eficiencia de algunos vertebrados poiquiloterms, en la transformación energética.

El cuadro VII demuestra las grandes fluctuaciones que pueden observarse entre la productividad de los diversos ecosistemas acuáticos. Se observa también que las grandes superficies de aguas continentales u oceánicas presentan una menor productividad que aquellos medios de extensión más restringida que son beneficiarios de fertilizaciones naturales o artificiales (piscicultura).

Cuando pasamos de un nivel trófico a otro, la biomasa presente puede variar en relación 100 a 1.000. KOVDA (1968) cita los siguientes valores para diversos ecosistemas continentales (cuadro VII b).

Este cuadro muestra como la biomasa de vertebrados está drásticamente reducida en los ecosistemas continentales, particularmente en los bosques, donde, con la excepción de los insectos fitófagos, la mayoría de los organismos heterótrofos están insertos en las cadenas tróficas de tipo detritífono-saprotífico.

Así, BOURLIÈRE cita una biomasa de 1 kilogramo/hectárea para el conjunto de mamíferos (roedores y primates incluidos) de un bosque umbrófilo de Ghana. DUVIGNEAUX ha podido evaluar en 0,7 kilogramos/hectárea de jabalí, 0,5 kilogramos/hectárea de corzo y 5 kilogramos/hectárea de microrroedores, la biomasa de mamíferos de un bosque de las Ardenas (Francia).

CUADRO VII a

Productividad secundaria de algunos ecosistemas acuáticos  
(Datos recogidos de diversos autores in ODUM, 1959)

Ecosistema acuático (y nivel trófico)	Peso fresco de pescado (en g/m <sup>2</sup> /año)
<b>I. Aguas naturales.</b>	
Mar del Norte .....	1,69
Grandes lagos americanos ..... (mezclas de especies herbívoras y carnívoras)	De 0,09 a 0,82
Lagos africanos .....	De 0,16 a 25,20
Pequeñas lagunas norteamericanas (especies carnívoras) .	De 4,50 a 16,80
Mares de Europa Central (especie herbívora, carpa) .....	De 11,20 a 39,00
<b>II. Piscicultura (suministro de fertilizantes y/o alimento).</b>	
China (especies herbívoras) .....	De 112 a 1.540
Estados Unidos (salmónidos, carnívoros) .....	227

CUADRO VII b

	Tundra	Taiga	Bosque caducifolio	Estepas
Biomasa vegetal .....	$n \times 10^3$	$n \times 10^3$	$n \times 10^3$	$n \times 10^2$
Herbívoros .....	$n \times 10^{-1}$	$n \times 10$	$n \times 10^0$	$n \times 10^0$
Carnívoros .....	$n \times 10^{-2}$	$n \times 10^{-2}$	$n \times 10^{-2}$	$n \times 10^{-2}$

La biomasa animal parece más cuantiosa en los medios límnic y oceánico. Es particularmente abundante en lo que respecta a los diversos invertebrados zooplanctónicos. Esto se traduce en la existencia de pirámides ecológicas inversas (fig. 1.30).

Hay que tener cuidado en no aplicar las mismas conclusiones y razonamientos para la biomasa y la productividad. Aunque en las biocenosis marinas y lacustres pueden observarse productividades secundarias a veces elevadas, la biomasa de los productores fitoplanctónicos puede ser pequeña. El reciclaje rápido de esta última, es decir la gran velocidad de crecimiento y reproducción de los diferentes organismos fitoplanctónicos, asegura una producción neta suficiente para alimentar una biomasa animal relativamente elevada.

A la inversa, a pesar de la gran biomasa de los bosques, su producción neta es pequeña. La confusión frecuente entre estos dos conceptos ha conducido a veces a terribles errores en la explotación de los recursos naturales.

Aunque una biocenosis rica y productiva puede albergar una masa y número de organismos superiores a los de una comunidad menos productiva, esto no constituye desde luego una regla general.

Efectivamente, el concepto productividad hace intervenir el factor tiempo. La biomasa existente en un ecosistema en un momento dado puede ser muy elevada sin que la productividad sea a la vez superior a la de otra comunidad de menor biomasa, pero con tasas de crecimiento y reproducción en sus especies constituyentes, mucho más elevadas.

Un bosque de robles pluricentenarios encierra una biomasa treinta veces más grande que la de un campo de maíz. Pero en el bosque la productividad es pequeña o incluso nula, pues toda la producción primaria neta es consumida por heterótrofos, sobre todo desintegradores cuyas mismas poblaciones han alcanzado también su densidad máxima y ya no son capaces de crecer más. No hay pues aumento de la biomasa en ese bosque. La respiración de la comunidad consume la totalidad de la materia orgánica producida. Por el contrario, en el cultivo la productividad es elevada y una gran parte de la producción primaria neta está a disposición del hombre.

Es probable que la tendencia de nuestra especie hacia la simplificación de los ecosistemas naturales nazca de un sentido más o menos consciente a favor de la modificación de las biocenosis en búsqueda de una mayor productividad.

El estudio del parámetro Q (productividad primaria neta/biomasa) total muestra que éste disminuye con la creciente complejidad biocénica de los ecosistemas, es decir a medida que se consideran comunidades con diversidad específica y densidad de redes tróficas más elevadas.

Este coeficiente Q alcanza un valor máximo en la tundra y ecosistemas subárticos (pocas especies, gran simplificación de las cadenas tróficas). Por el contrario, se hace mínimo en el bosque umbrófilo tropical cuyas biocenosis son de extremada complejidad (multitud de especies y redes tróficas).

También en el medio marino, el coeficiente Q está comprendido entre 5 y 10 en el caso del fitoplancton pelágico, y solamente entre 2 y 3 en los arrecifes de coral que representan la máxima complejidad y diversidad entre los ecosistemas oceánicos.

Para tener en cuenta las grandes diferencias entre los valores relativos a las biomasa y productividades, LAMOTTE (1969) propuso modificar la representación de las pirámides ecológicas, sugiriendo dibujar el flujo de energía en cada nivel trófico en forma de rectángulos de altura proporcional al tiempo que ha sido necesario para la acumulación de la biomasa representada. Se consigue así un esquema sintético de los aspectos dinámicos y estáticos de la estructura trófica de los ecosistemas (fig. 1.39).

Antes de cerrar este capítulo, es indispensable precisar cómo en un medio determinado, la productividad y la biomasa pueden variar en función del tiempo, al producirse una sucesión de comunidades. Tenemos el ejemplo de un campo abandonado y observaremos la siguiente sucesión: el agroecosistema (*ager*) será reemplazado, después de dos o tres años por una pradera subespontánea (*pastizal* o *saltus*), que a su

vez será lentamente invadido de plantas leñosas y arbustivas. Finalmente, después de un lapso de tiempo variable (veinte a cien años), un bosque (*sylva*) ocupará el antiguo campo abandonado de la actividad agrícola humana. Los bosques, que representan en nuestras latitudes,

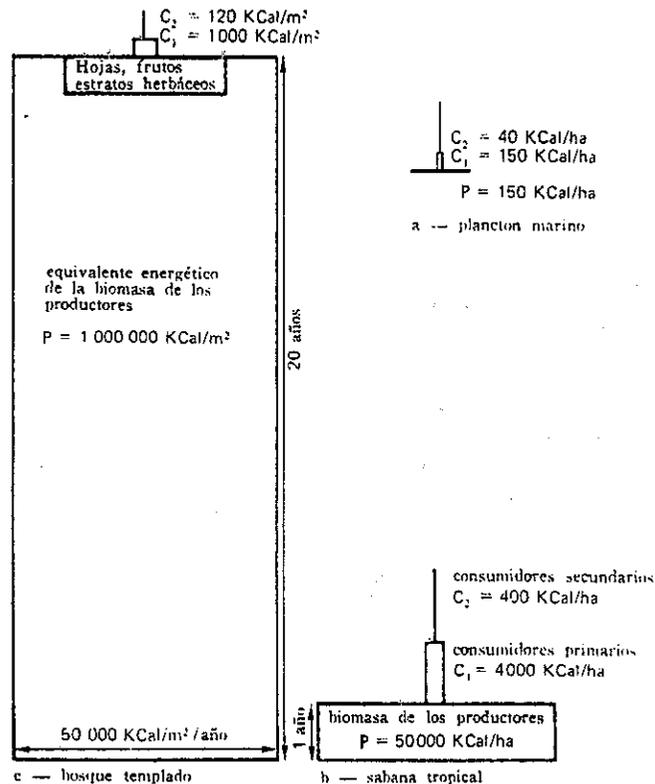


Fig. 1.39.—Representación sintética de los aspectos estáticos y dinámicos de la estructura trófica de tres ecosistemas: a) Medio marino pelágico. b) Sabana tropical. c) Bosque caducifolio templado. Según LAMOTTE, C. R. *Ac. Sc., Paris*, 268, 1969, serie D, pág. 2953.

generalmente, las formaciones vegetales climácicas, necesitan más de un siglo para alcanzar su pleno desarrollo (ecosistema maduro) (figura 1.40). A lo largo de la sucesión (15):

Ager → Saltus → Sylva

(15) Tal sucesión recibe el nombre de *progresiva*, puesto que las biocenosis que se van sucediendo son cada vez más ricas y diversas.

Atributos	Fases iniciales	Fases maduras
<b>Energéticos y estructurales.</b>		
1. Producción bruta/respiración (P/R) .....	Mayor o menor que 1.	Alrededor de 1.
2. Producción bruta/biomasa (P/B) .....	Alta.	Baja.
3. Producción neta .....	Alta.	Baja.
4. Cadenas tróficas .....	Lineales, predominantemente herbívoras.	Entrelazadas, predominantemente detritívoras.
5. Materia orgánica total .....	Poca.	Mucha.
6. Nutrientes inorgánicos .....	Extrabióticos.	Intrabióticos.
7. Diversidad de especies .....	Baja.	Alta.
8. Diversidad bioquímica .....	Baja.	Alta.
9. Estratificación y heterogeneidad espacial .....	Pobremente organizada.	Bien organizada.
<b>Históricos.</b>		
10. Grado de especialización de nichos .....	Incipiente.	Finamente conseguida.
11. Tamaño de organismos .....	Pequeño.	Grande.
12. Ciclos vitales .....	Cortos, simples.	Largos, complejos.
<b>Relacionados con los ciclos nutrientes.</b>		
13. Ciclos minerales .....	Abiertos.	Cerrados.
14. Intercambios de nutrientes .....	Rápida.	Lenta.
15. Papel de los detritus en la regeneración de nutrientes.	Poco importante.	Muy importante.
<b>Relacionados con la presión de selección.</b>		
16. Formas de crecimiento .....	Exponencial.	Control por retroalimentación.
17. Producción .....	En cantidad.	En calidad.
<b>Relacionados con la homeostasis del ecosistema.</b>		
18. Simbiosis interna .....	Poco desarrollada.	Desarrollada.
19. Conservación de nutrientes .....	Pobre.	Buena.
20. Estabilidad .....	Pobre.	Buena.
21. Entropía .....	Alta.	Baja.
22. Información .....	Baja.	Alta.

N. DE LOS T.—Hemos considerado de interés el introducir este cuadro, modificado de ODUM (1969), en el que se resumen los principales atributos variables a lo largo de un proceso de sucesión ecológica.

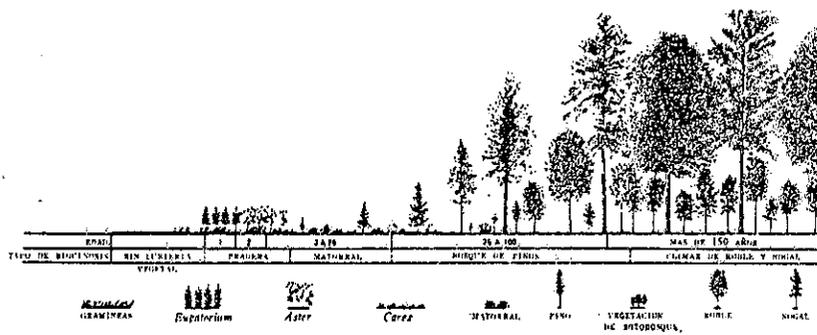


Fig. 1.40.—Ejemplo de sucesión: la recolonización de un campo agrícola abandonado, por la vegetación natural, conduce a una sucesión de biocenosis cada vez más diversas y de más elevada biomasa (serie progresiva) hasta una situación climática. Se representa el caso de un ecosistema clímax de América septentrional (bosque caducifolio de robles y nogales blancos del género *Carya*). Según WOODWELL, *Scientific American*, septiembre 1971.

se observa que la biomasa vegetal, y también la de los desintegradores y fauna endógena, va aumentando con el paso del tiempo, mientras que la productividad alcanza un máximo en las etapas iniciales para luego ir disminuyendo paulatinamente. El coeficiente Q presenta pues una tendencia neta de descenso, en función del tiempo. La relación productividad bruta/respiración que es superior a 1 en las biocenosis pioneras tiende a la unidad cuando el ecosistema se aproxima a la madurez. Es en la climax cuando, por el contrario, la biomasa y flujo energético alcanzan sus valores máximos.

## CAPITULO II

### LOS FACTORES DE DEGRADACION DE LA BIOSFERA: SU NATURALEZA, SU IMPORTANCIA

La homeostasis de la biosfera no estuvo nunca tan amenazada por ninguna de las especies vivientes a lo largo de los tiempos biológicos como hasta en época reciente, cuando se diferenció el peor de los organismos destructores que el universo haya conocido. Nos referimos, evidentemente, al género *Homo*, aparecido hacia los finales de la era terciaria. Los fósiles más antiguos son los del *Homo habilis* del torrente Olduwaï, en Tanzania, que cuentan con alrededor de un millón setecientos mil años. Sin embargo, transcurrieron más de un millón de años antes de que nuestros lejanos antepasados *paleántropos* evolucionaran lo suficiente y alcanzaran una densidad de población importante en relación a los otros mamíferos y antes de que ejercieran una influencia perturbadora real sobre las biocenosis.

Con el *Homo sapiens* apareció, hace algunos cientos de miles de años, la primera especie animal cuyo impacto sobre la biosfera era una fuente potencial de desequilibrio, suficiente para comprometer su persistencia. Desde entonces, *el progreso incesante de la tecnología*, asociado a un vertiginoso *crecimiento demográfico*, ejercieron sobre el medio natural una acción destructora sin igual en la historia de la tierra. El hombre aparece pues como el único responsable de la degradación de la biosfera, la cual según dicen ecólogos y paleontólogos no ha alcanzado todavía el apogeo de su evolución.

Paralelamente al desarrollo de la razón y de los otros progresos biológicos asociados a la hominización, nuestra especie ha puesto a punto nuevos métodos de explotación de la naturaleza, nuevas herramientas, tecnologías cada vez más perfectas que le han permitido alterar, a distinta escala, la superficie del globo y esto deliberadamente, al contrario de las especies animales que pudieron haberle precedido en esta vía. Los progresos de la inteligencia de los hombres primitivos, los *archantropos*, seguidos por los del *Homo sapiens* han sido acompa-