

ENERGIA; TRANSFORMACION DE LA ENERGIA, CONSERVACION Y UTILIZACION

1.1 Ecología y energética

La ecología es aquella rama de la ciencia que trata de las relaciones entre los seres vivos y su medio físico, así como las relaciones con todos los demás seres vivos de dicho medio. Los organismos y el medio físico en el que viven forman lo que por conveniencia llamamos un ecosistema. Así, la ecología se puede considerar como el estudio de las relaciones entre los ecosistemas o, como prefiere Odum (1959), "el estudio de la estructura y función de la Naturaleza". En el contexto de este libro, la energética trata de las transformaciones de energía que ocurren dentro de los ecosistemas.

Antes de examinar los aspectos ecológicos de la energética es necesario considerar el concepto de energía, así como las leyes que gobiernan los cambios energéticos.

1.2 Trabajo y energía

Energía es la capacidad de hacer trabajo y aunque se han reconocido diversas formas de energía, las de mayor importancia para los seres vivos son las energías mecánica, química, radiante y calorífica.

La energía mecánica tiene dos formas, cinética y potencial. La energía cinética o energía libre se puede describir como la energía "útil" que posee un cuerpo en virtud de su funcionamiento y se mide por la cantidad de trabajo hecha para llevar el cuerpo al estado de reposo. La energía potencial es energía almacenada, útil sólo en potencia hasta su conversión en forma cinética o libre, en la que ya está disponible para efectuar un trabajo. La transformación de la energía potencial en energía cinética supone un movimiento.

Todos los organismos tienen que trabajar para vivir, teniendo, por tanto, necesidad de una fuente de energía potencial que pueda ser utilizada. Esta fuente se encuentra en la energía química de los alimentos. Los agregados de átomos en la materia se pueden disponer en diferentes grupos y entonces se libera, mediante el movimiento de dichos átomos, la energía química. La combustión (oxidación) del carbón en un horno, o del alimento mediante procesos respiratorios, libera energía que se puede utilizar para efectuar un trabajo. Ambos procesos ilustran la transformación de energía química en energía mecánica.

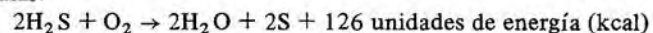
El sol, una enorme esfera incandescente de gas, libera energía por medio de las transformaciones nucleares de hidrógeno a helio y la vida sobre la tierra depende de esa energía. La radiación solar es energía en forma de ondas electromagnéticas que implican un cambio rítmico entre energía potencial y energía cinética.

El calor es una forma muy especial de energía que resulta de los movimientos al azar de las moléculas, las cuales poseen, en virtud de su movimiento, energía cinética. Se produce cuando se transforman todas las demás formas de energía (que existen como consecuencia de movimientos no al azar) y se produce el trabajo. Todo trabajo, incluyendo el crecimiento y la reproducción de los organismos vivos, representa la transformación de la energía y finalmente implica producción de calor. Por ejemplo, cuando un animal respira, libera la energía potencial de la glucosa, de modo que aproximadamente los dos tercios de ella se convierten en energía mecánica utilizada para el trabajo (actividad y crecimiento) y una tercera parte se libera en forma de calor. Hay ejemplos de trabajo en que el calor es absorbido (procesos endergónicos); la unidad de enfriamiento de un refrigerador y la fijación del nitrógeno atmosférico por ciertas bacterias son ejemplos ilustrativos, pero estos procesos no son energéticamente autosuficientes. Para dirigir un proceso endergónico se necesita la presencia de una fuente exterior de energía derivada de un proceso exergónico. La fijación de nitrógeno, por ejemplo, va siempre acompañada de la descomposición exotérmica de sustancias orgánicas. La energía calorífica liberada por un proceso exergónico nunca es utilizada con eficiencia completa por el proceso endergónico y, de este modo, siempre que se produce un trabajo existe tendencia hacia la producción de calor. En los procesos naturales, los cambios de una forma de energía a otra (excepto a calor) son normalmente incompletos porque el movimiento, que ya indicamos era necesario para las transformaciones de energía, implica fricción y producción de calor.

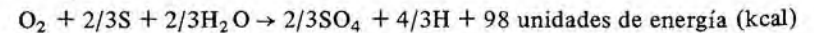
1.3 Fuentes de energía

Sobre la tierra la fuente primaria de alimentación animal es la vida vegetal, la cual actúa como almacén de energía potencial. Pero, ¿cuáles son las fuentes de energía de los vegetales? Los hongos, muchas bacterias y unas pocas fanerógamas, por ejemplo la atrapamoscas de Venus, tienen requerimientos alimenticios semejantes a los animales y utilizan materia orgánica con una alta energía potencial obtenida de los tejidos de otros organismos. Las plantas y animales que obtienen su alimento de este modo se llaman en conjunto heterótrofos. Todos los demás organismos son autótrofos. Estos son independientes de las fuentes externas de materiales orgánicos, fabricando su propio cuerpo a partir de sustancias químicas inorgánicas con la ayuda de la energía que absorben del medio. Unas pocas bacterias, muchas algas cianofíceas y todas las plantas verdes son autótrofas.

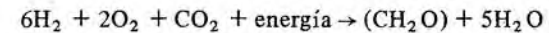
La energía utilizada por el alga cianofícea *Beggiatoa* en la síntesis de sustancias orgánicas se produce mediante procesos de oxidación. El ácido sulfhídrico es oxidado a azufre elemental que se deposita en el interior de las células:



Cuando el ácido sulfhídrico se ha consumido, el azufre es oxidado posteriormente a sulfato:

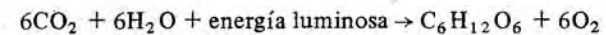


La energía liberada se utiliza para reducir el dióxido de carbono a sustancias bioorgánicas, siendo la ecuación total:



Beggiatoa es así capaz de crecer en completa ausencia de sustancias orgánicas, siendo su fuente energética la escasa energía potencial química de las sustancias inorgánicas. Los autótrofos que utilizan como fuente de energía materiales dotados de una baja energía potencial química decimos que son quimioautótrofos o quimiosintéticos.

La inmensa mayoría de los autótrofos, sin embargo, poseen el pigmento verde clorofila y en su presencia, siempre que esté disponible una fuente de energía radiante, las materias orgánicas se pueden sintetizar a partir de agua y dióxido de carbono, esto se conoce como fotosíntesis:



No se sabe hasta qué punto los autótrofos quimiosintéticos son una fuente importante de alimentación para los heterótrofos, pero se acepta generalmente que su contribución es insignificante comparada con la de las plantas fotosintetizadoras que pueden considerarse como la mayor fuente de alimentación, y por consiguiente de energía, de los heterótrofos.

1.4 Leyes que rigen las transformaciones energéticas

Todas las formas de energía son interconvertibles, teniendo lugar las conversiones de acuerdo con rigurosas leyes de intercambio. Estas leyes son las de la termodinámica.

La Primera Ley de la Termodinámica se conoce también con el nombre de Ley de la Conservación de la Energía. En el presente contexto, la definición más útil de esta ley es:

La energía ni se crea ni se destruye, solamente se transforma.

Así, cuando ocurre un cambio de cualquier clase en un sistema cerrado (donde la cantidad de materia es fija pero la energía puede entrar o salir) hay un aumento o disminución de la energía interna (E) del propio sistema, se desprende o se absorbe calor (Q) y se produce trabajo (T), por tanto:

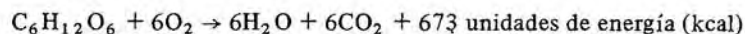
$$\Delta E = Q + T$$

disminución de la energía inter- na del sistema	=	calor libe- rado por el sistema	+	trabajo hecho por el sistema
---	---	---------------------------------------	---	---------------------------------

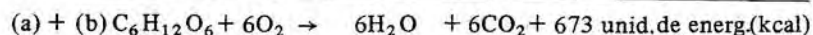
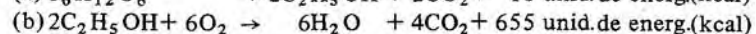
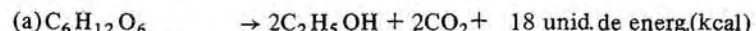
donde el símbolo griego delta (Δ) representa el cambio en cantidad.

La Primera Ley de la Termodinámica incluye la ley más específica de la Suma Constante de los Calores, que es de gran importancia para los biólogos interesados en las transformaciones energéticas. Establece que la cantidad total de calor producido o absorbido en una reacción química que se lleva a cabo por partes es igual a la cantidad total de calor desprendido o consumido cuando la reacción se lleva a cabo directamente. Un buen ejemplo biológico es la oxidación de la glucosa a anhídrido carbónico y agua.

1. Reacción directa (combustión)



2. Reacción en dos partes (fermentación)



Por tanto, no importa el camino que siga una reacción en particular ya que la cantidad total de calor liberado o absorbido es siempre la misma.

La Primera Ley de la Termodinámica reconoce la interconvertibilidad de todas las formas de la energía, pero no predice cómo concluirán dichas conversiones. Como ya hemos visto, todas las transformaciones energéticas, excepto las transformaciones a calor, son incompletas. La razón de ello radica en la verdadera naturaleza del calor, el cual es una propiedad de las moléculas que se mueven al azar. Por el contrario, todas las demás formas de energía resultan de una disposición ordenada, no azarosa, de las partículas elementales de la materia. Porter (1965) ha manifestado que la condición natural es el desorden porque el orden se ajusta a una demanda preconcebida, y puesto que el calor es la única forma de energía debida al desorden o movimiento al azar, es la energía de más probable aparición.

La Segunda Ley de la Termodinámica está directamente relacionada con la conversión de todas las formas de la energía en calor y la definición más útil para los estudiantes de ecología energética es:

Los procesos implicados en las transformaciones de energía no ocurren espontáneamente a no ser que se produzca una degradación de energía desde una forma no azarosa a otra azarosa.

1.5 La caloría y otras unidades de energía

El progreso en el estudio de la energía y de las transformaciones energéticas queda coartado sin un método de medida. En el siglo XVIII se vio que la energía potencial se podía medir fácilmente por la sencilla multiplicación Peso Levantado X Altura Alcanzada. El trabajo hecho para levantar un peso de un gramo en contra de la gravedad a una altura de un centímetro es de 981 ergios y diez millones de ergios (10^7) son un julio.

Sobre la misma época el calor fue medido con precisión en términos de la elevación de la temperatura ocurrida cuando el calor era absorbido por una masa de agua, así Energía Calorífica = Masa de Agua X Elevación de Temperatura. La cantidad de calor requerida para elevar la temperatura de un gramo de agua un grado centígrado (de $14,5^\circ C$ a $15,5^\circ C$) se llama una caloría (cal) y mil calorías (10^3) constituyen una kilocaloría (kcal o cal). Cada forma de energía tiene su propia unidad de medida, pero si se comparan las diferentes formas de energía es necesario conocer las relaciones de las diversas unidades entre sí. La relación directa entre la energía mecánica y la calorífica no fue descubierta hasta mediados del siglo XIX cuando Joule determinó el equivalente mecánico del calor y mostró que $4,2 \times 10^7$ ergios eran equivalentes a una caloría (o $4,2$ julios = 1 caloría). La energía química puede también medirse en unidades de calor por medio de una bomba calorimétrica. Un peso conocido de la sustancia en cuestión se quema completamente en un recipiente metálico aislado y se mide la cantidad de calor producido en la bomba calorimétrica, calculándose el valor calorífico de la sustancia. Dado que todas las formas de la energía se pueden convertir completamente en calor, pero no completamente en cualquier otra forma, la caloría resulta especialmente útil con fines comparativos. La ecología energética, que es el estudio del transporte de energía y de las transformaciones energéticas de una forma a otra dentro de los ecosistemas, utiliza la caloría, o la kilocaloría, como unidad básica de medida.

1.6 Transformaciones energéticas en la naturaleza

El ecólogo interesado en la energética estudia en primer lugar la cantidad de energía incidente por unidad de superficie del ecosistema y la eficiencia con la cual esta energía es transformada por los organismos en otras formas.

Una impresión general de la energética del ecosistema se puede obtener mediante el estudio de la eficiencia con que los autótrofos de un ecosistema convierten la energía solar en energía química del protoplasma vegetal y la eficiencia con la que ésta es utilizada por todos los heterótrofos. Por otra parte, el estudio se puede restringir a algunas especies vegetales y animales en particular, dando con eso una estima del papel representado por las especies clave en la facilitación del flujo energético dentro del ecosistema.

La cantidad de energía solar que alcanza la atmósfera de la Tierra es aproximadamente de $15,3 \times 10^8$ cal/m²/año. La mayor parte de ella es difundida por partículas de polvo, o se utiliza en la evaporación de agua. La cantidad media de energía radiante por unidad de superficie y por unidad de tiempo disponible para las plantas varía con la localización geográfica; en Inglaterra la cifra es del orden de $2,5 \times 10^8$ cal/m²/año; en Michigan, U.S.A., $4,7 \times 10^8$ cal/m²/año y en Georgia, U.S.A., $6,0 \times 10^8$

cal/m²/año. Nada menos que del 95 al 99 por ciento de esta energía es inmediatamente perdida por las plantas en forma de calor sensible y calor de evaporación. El restante 1 a 5 por ciento se utiliza en la fotosíntesis y se transforma en energía química de los tejidos vegetales.

La síntesis de las sustancias vegetales por los autótrofos se llama producción primaria y la cantidad total de energía química almacenada por ellos por unidad de superficie y por unidad de tiempo se llama productividad primaria bruta o producción primaria bruta. Sin embargo, la producción primaria bruta no representa el alimento potencialmente disponible para los heterótrofos. En la síntesis de materia orgánica los autótrofos tienen que desempeñar un trabajo, y la energía necesaria se obtiene de la descomposición (oxidación) de sustancias orgánicas en el proceso de la respiración. La producción primaria bruta menos la respiración representa por tanto el alimento potencialmente disponible para los heterótrofos y se llama producción primaria neta. En la naturaleza, la producción primaria neta oscila entre el 80 y el 90 por ciento de la producción primaria bruta. La figura 1-1 muestra los resultados obtenidos por **Golley** (1960) para la utilización de energía solar por la vegetación de pratenses perennes de un viejo prado de Michigan, U.S.A.

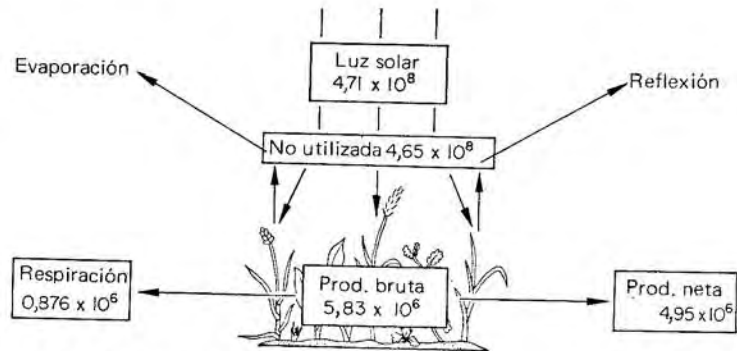


Figura 1-1 El destino de la energía solar incidente en una comunidad vegetal de pratenses perennes en un campo abandonado de Michigan, U.S.A. Todas las medidas en cal/m²/año. (De los datos de **Golley**, 1960.)

La transformación de energía solar en energía química por las plantas se ajusta a las leyes de la termodinámica:

$$\begin{array}{l} \text{Energía solar} \\ \text{asimilada por} \\ \text{la(s) planta(s)} \end{array} = \begin{array}{l} \text{Energía química de} \\ \text{crecimiento de la(s) planta(s)} \\ \text{(incluyendo semillas,} \\ \text{exudados, etc.)} \end{array} + \begin{array}{l} \text{Energía calorífica} \\ \text{de la} \\ \text{respiración} \end{array}$$

En general, la materia orgánica vegetal no se acumula de año en año (una excepción es la deposición de turba) y probablemente existe un equilibrio dinámico entre la producción primaria neta de las plantas y la cantidad de alimento asimilado por los heterótrofos. En particular, los heterótrofos no asimilan todo el alimento que consumen. En los herbívoros alrededor del 90 por ciento del alimento ingerido puede no ser asimilado y es expulsado del cuerpo en forma de heces. En los carnívoros alrededor del 75 por ciento del alimento comido puede ser asimilado (**Phillipson**, 1960b), aunque son más normales fracciones entre el 30 y el 50 por ciento. Así pues, de acuerdo con las leyes de la termodinámica, podemos enunciar para un heterótrofo:

$$\begin{array}{l} \text{Energía química} \\ \text{ingerida por} \\ \text{heterótrofo(s)} \end{array} = \begin{array}{l} \text{Energía química} \\ \text{asimilada por} \\ \text{heterótrofo(s)} \end{array} + \begin{array}{l} \text{Energía química de las} \\ \text{heces producidas por} \\ \text{heterótrofo(s)} \end{array}$$

y

$$\begin{array}{l} \text{Energía química} \\ \text{asimilada por} \\ \text{heterótrofo(s)} \end{array} = \begin{array}{l} \text{Energía química} \\ \text{de crecimiento de} \\ \text{heterótrofo(s)} \\ \text{(incluyendo} \\ \text{reproducción y} \\ \text{productos de} \\ \text{excreción)} \end{array} + \begin{array}{l} \text{Energía calorífica} \\ \text{de respiración} \end{array}$$

El almacenamiento de energía en los tejidos de heterótrofos se llama producción secundaria en contraste con la producción primaria de los autótrofos. Los excrementos y los tejidos corporales de los heterótrofos sirven eventualmente como material alimenticio para otros heterótrofos. En cada transmisión de energía se libera calor. El resultado es conforme a las leyes de la termodinámica y se puede expresar:

$$\text{Energía solar que entra en el sistema} = \text{Energía calorífica que sale del sistema}$$

Nuestro interés está en saber lo que le ocurre a la energía desde que entra en el sistema hasta que sale de él. La marcha efectiva de los sistemas ecológicos depende de la transmisión de la energía de organismo a organismo y los transportes de energía en este sentido constituyen las cadenas alimentarias, las cuales serán estudiadas en el siguiente capítulo.

REDES ALIMENTARIAS Y NIVELES TROFICOS

2.1 Cadenas alimentarias

Es indudable que una planta puede ser comida por un animal que, a su vez, es comido por otro y esta misma criatura a su vez puede ser comida por un tercer animal y así sucesivamente. Una sucesión tal de acontecimientos se llama cadena alimentaria, o cadena trófica.

En el mar abierto las plantas que llevan a cabo la fotosíntesis son las microscópicas algas verdes que flotan libremente; principalmente diatomeas y flagelados. Entre los muchos animales que utilizan estas plantas como alimento está el pequeño crustáceo conocido con el nombre de *Calanus finmarchicus*. Este crustáceo copépodo constituye parte importante en la dieta de los arenques adultos, con lo que podemos escribir la sencilla cadena alimentaria:

Chaetoceros decipiens (diatomea) → *Calanus finmarchicus* (un copépodo)
→ *Clupea harengus* (arenque)

Las diatomeas también forman la base de algunas cadenas alimentarias en los hábitats dulceacuícolas; por ejemplo la diatomea *Navicula viridula*, junto con otras especies, forma un mucilago sobre las rocas y guijarros de los arroyos y corrientes. Esta diatomea puede ser comida por la larva de la mosca de mayo *Baetis rhodani*, la cual a su vez puede ser comida por las larvas de la mosca de la paja *Rhyacophila* sp. Podemos representar esta cadena alimentaria como sigue:

Navicula viridula (una diatomea) → *Baetis rhodani* (mosca de mayo)
→ *Rhyacophila* sp. (mosca de la paja)

En el medio terrestre la vegetación macroscópica es la fuente de alimentación más obvia para los heterótrofos. La hierba pratense *Festuca ovina* servirá como un ejemplo de tal asimilación de energía solar. *Microtus agrestis* (la ratilla agreste) puede explotar a *Festuca* como fuente de alimento, siendo a su vez comido por la comadreja (*Mustela mustela*). Por tanto:

Festuca ovina (una pratense) → *Microtus agrestis* (ratilla agreste)
→ *Mustela* (comadreja)

Estas tres cadenas alimentarias tienen un número de rasgos en común, puesto que cada una consta de tres eslabones, todas ellas tienen relaciones lineales y se les puede aplicar la expresión generalizada:

Planta → Herbívoro → Carnívoro

2.2 Redes alimentarias

En la naturaleza, las relaciones tróficas de las plantas y los animales son raramente, si alguna vez llegan a serlo, tan sencillas como los ejemplos de cadenas alimentarias mencionados.

La complejidad de estas relaciones tróficas se puede ilustrar fácilmente considerando con mayor detalle la cadena *Chaetoceros* → *Calanus* → *Clupea*, ya mencionada. Claro está que el copépodo se alimentará de una amplia variedad de especies de diatomeas y flagelados. Del mismo modo el copépodo *Calanus*, aunque forma el 21 por ciento de la dieta de un arenque adulto, también es comido por otros organismos diferentes del arenque; por ejemplo forma el 70 por ciento de la dieta de las larvas de un lanzón, *Ammodytes* spp., las cuales constituyen por sí mismas el 40 por ciento de la dieta de un arenque adulto (véase Fraser, 1962).

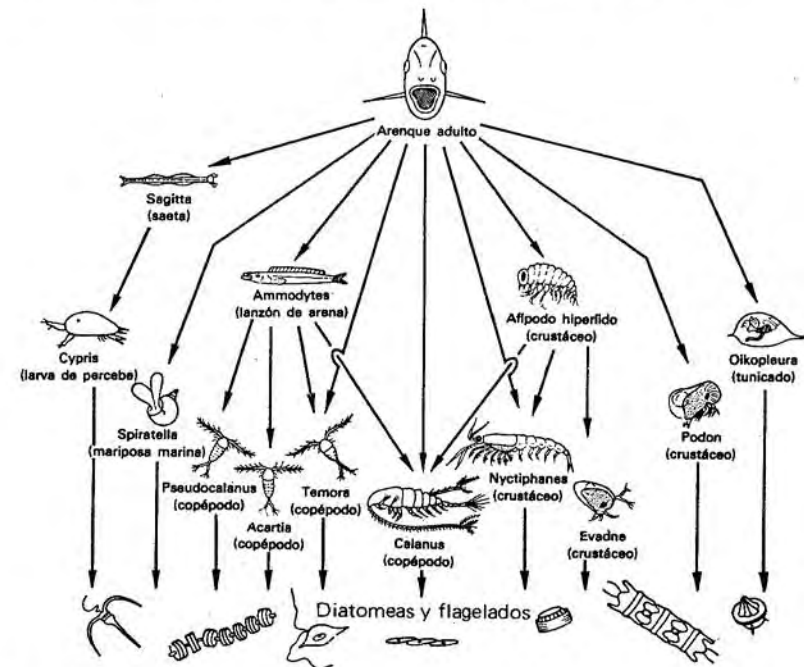


Figura 2-1 Las relaciones alimenticias del arenque adulto. (Basado en Hardy, 1924 y 1959; cortesía de Collins.)

La figura 2-1, basada en el trabajo de Hardy (1924), muestra la complejidad de las relaciones tróficas de un arenque adulto. No hay duda que la sencilla cadena alimentaria con la que empezamos no es un sistema lineal aislado sino que tiene conexiones con un gran número de cadenas alimentarias. Esta interconexión de las relaciones alimenticias de los organismos

nos lleva a pensar en una red y a expresarla en forma esquemática, y por eso describimos esta compleja situación como una *red trófica* más que como una cadena trófica. Es obvio que en una cadena trófica pueden haber más de tres eslabones y entonces la expresión generalizada planta → herbívoro → carnívoro tiene que ampliarse a planta → herbívoro → carnívoro₁ → carnívoro₂ → carnívoro_n. Elton (1927) puso de manifiesto que hay un límite superior para el número de eslabones de cualquier cadena trófica y señaló que este número rara vez pasa de cinco. Una cadena alimentaria de este tipo puede verse volviendo, una vez más, a la red trófica del arenque. Teniendo en cuenta que el arenque puede ser comido por un ave marina, por ejemplo el cormorán (*Phalacrocorax aristotelis*), podemos escribir:

Chaetoceros → *Calanus* → *Ammodytes* → *Clupea* → *Phalacrocorax*
(Planta) (Herbívoro) (Carnívoro₁) (Carnívoro₂) (Carnívoro₃)

La red trófica representada en la figura 2-1 fue construida para mostrar los organismos que forman parte, directa o indirectamente, de la dieta del arenque adulto, ya que si se introducen todos los organismos encontrados en el ambiente del arenque, resulta entonces una red demasiado compleja. El descubrimiento y la descripción de una red trófica en cualquier hábitat dado es una tarea enorme.

2.3 Siguiendo la pista de las cadenas y redes alimentarias

Se ha empleado cierto número de métodos diferentes en la determinación de cadenas alimentarias y redes tróficas. En algunos casos, como primera aproximación, bastará con la observación directa. Así, por ejemplo, podemos ver que ciertos áfidos están limitados a ciertas especies de plantas y también podemos ver que muchos de estos áfidos son comidos por las larvas de mariquita. No obstante, los áfidos pueden también ser comidos por un pequeño pájaro, que a su vez puede ser apresado por un halcón. En este caso la observación es claramente insatisfactoria, pues nunca sabemos con certeza si hemos visto todos los eslabones posibles de la red trófica. Una segunda aproximación consiste en capturar representantes de todas las especies que viven en un determinado hábitat y analizar sus contenidos intestinales. Suponiendo que se examine un número bastante grande de individuos de cada especie, se puede establecer con alguna certeza qué animales se alimentan de qué otros. El análisis intestinal requiere que el investigador esté bien versado en la catalogación de las especies, no sólo de organismos enteros, sino de cada una de sus partes por separado. Aunque es posible identificar las partes duras tales como epidermis vegetales, valvas de diatomeas y elementos esqueléticos de diversos animales, ¿cómo podemos identificar jugos vegetales o fluidos del cuerpo de animal o animales sin elementos esqueléticos duros? Aun suponiendo que esto se pueda llevar a cabo, tenemos que recordar que los fluidos y tejidos blandos son digeridos más fácilmente que los elementos más duros, por lo que

pueden ser comidos y asimilados tan deprisa que raramente podrían aparecer como componentes de una dieta.

Recientemente se han empleado métodos que superan las objeciones planteadas en relación con los contenidos intestinales. Dempster (1960) estudió los depredadores del escarabajo *Phytodecta olivacea* utilizando la prueba de la precipitina. En este caso se inocularon conejos enjaulados con un extracto celular del escarabajo; como podía esperarse se produjeron anticuerpos en el suero sanguíneo de los conejos. Se extrajeron unos 50 ml de sangre de cada conejo, separando células sanguíneas y lípidos para obtener suero esterilizado, congelado en seco y almacenado. Siguiendo la producción de antisueros se obtuvo y se identificó en el laboratorio una muestra de los posibles depredadores del escarabajo. Se hicieron frotis de estos animales por aplastamiento del animal entero o de su tubo digestivo sobre papel de filtro, secándolos rápidamente sobre pentóxido de fósforo; los frotis fueron bañados durante 24 horas en disolución normal salina, centrifugados, utilizando para la prueba los líquidos claros sobrenadantes. La prueba fue hecha llevando un pequeño volumen (0,02 ml) del extracto a una serie de tubos capilares, seguido de un volumen igual de antisuero que había sido reconstituido con agua destilada. Tras un período de 2 horas a la temperatura ambiente se examinaron los tubos; la presencia de *Phytodecta* en el alimento se demostró por la formación de un precipitado blanco de antígeno y anticuerpo en la interfase de los dos líquidos. Mediante este método se descubrió que diez especies de depredadores se alimentan regularmente del escarabajo.

Podría pensarse que tal método es tedioso, pero tenemos que señalar que incluso cuando un animal presa posee exoesqueleto, éste puede no ser identificable en el contenido intestinal. Este punto está bien ilustrado en el trabajo de Reynoldson y colaboradores (Reynoldson y Young, 1963; Young, Morris y Reynoldson, 1964). El análisis del contenido intestinal de la planaria *Dendrocoelum lacteum* sugirió que su principal alimento en la naturaleza eran gusanos oligoquetos, identificados por la presencia de setas no digeridas en el tubo digestivo. Sin embargo, experimentos de laboratorio indicaron que *Asellus* (una especie de cochinilla de la humedad) era comido con preferencia a los gusanos oligoquetos, aunque sólo se ingerían los fluidos corporales y los tejidos blandos. La aparente paradoja se resolvió llevando a cabo prueba de precipitina en *Dendrocoelum* recién capturados. Un conejo con suero anti-*Asellus* utilizado conjuntamente con frotis de *Dendrocoelum* demostró sin duda que esta planaria se alimenta básicamente de cochinillas de la humedad en la naturaleza.

Un cuarto método que ha sido utilizado para seguir la pista de las relaciones alimenticias de varios organismos hace uso de los isótopos radiactivos. Odum y Kuenzler (1963) aplicaron esta técnica al estudio de una cadena alimentaria terrestre. Se utilizó el fósforo 32 para "marcar" cierto número de individuos de una sola especie vegetal rociando el follaje. Después del "marcado" se tomaron muestras, a intervalos regulares, de

animales que vivían en la vecindad de las plantas y se contrastaron las cantidades de fósforo 32 encontradas en cada una de las especies animales. Todo animal que presentaba radiactividad tenía que depender directa o indirectamente de las plantas "etiquetadas" en lo tocante a su fuente inicial de alimentación. Los animales que más activamente consumían material vegetal, según se demostraba por su rápida elevación de radiactividad, fueron pequeñas formas tales como el grillo *Oecanthus* y la hormiga *Dorymyrmex*. Seguían a ellos otros herbívoros de mayor tamaño, tales como la langosta *Melanoplus* y finalmente depredadores como las arañas, cuya depredación sobre los herbívoros enriquecía su grado de radiactividad. No hay duda de que un método que "marque" la fuente primaria de alimentación y permita la transferencia de este material para ser detectado puede ser de gran valor en la determinación de las cadenas alimentarias.

2.4 Pirámides ecológicas

Cuanto mayor es nuestro conocimiento de una red trófica en particular, mayor es su complejidad. La representación esquemática se hace tan

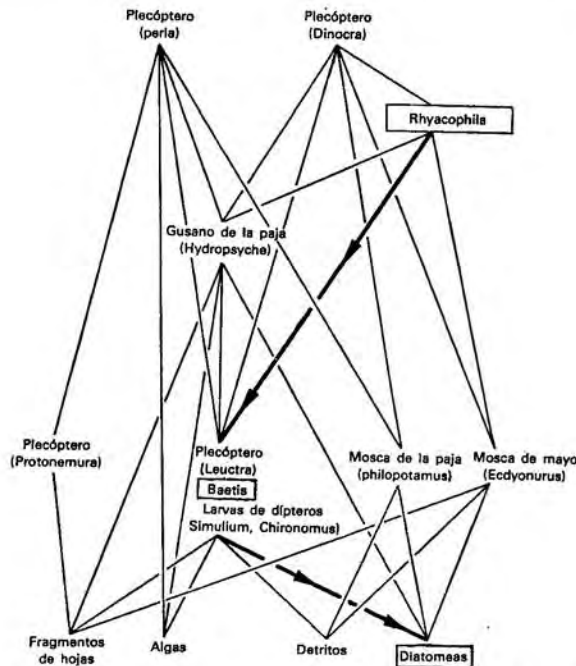


Figura 2-2 Parte de la red trófica de un arroyo de agua dulce en Gales. (Basado en Jones, 1949; cortesía de J. Anim. Ecol.)

complicada que llega a ser muy difícil descubrir las relaciones individuales e incluso retener una apreciación del sistema en conjunto. Por consiguiente, es difícil obtener representaciones generalizadas o modelos de redes tróficas, aun después de haber hecho investigaciones detalladas.

En la figura 2-2 se da un modelo simplificado para parte de la red trófica de una corriente de agua dulce, que incluye nuestro primer ejemplo de cadena alimentaria *Navicula* → *Baetis* → *Rhyacophila*. En esta figura, basada en el trabajo de Jones (1949), se han agrupado los animales con similares hábitos alimenticios y parecidos depredadores. A pesar de la agrupación el modelo es aún complejo a causa de las muchas relaciones interconectadas. Además, es difícil comparar la misma red trófica en dos situaciones diferentes, puesto que en cada caso se hallan implicadas diferentes especies. No obstante, *Elton* (1927) señala que "... los animales situados en la base de la cadena alimentaria son relativamente abundantes, mientras que los que se encuentran en el extremo son relativamente menores en número, habiendo una disminución progresiva entre los dos extremos". Esta *pirámide de números*, como ha sido llamada, se encuentra en las comunidades animales de todo el mundo y la amplia presencia de dicho fenómeno suministra un denominador común que permite la comparación de diferentes comunidades. Para propósitos comparativos generales es permisible ignorar la composición específica de las redes tróficas y reunir aquellos organismos con similares hábitos alimenticios. El procedimiento generalmente aceptado en la construcción de una pirámide de números es agrupar y contar todos los autótrofos y llamarlos *productores primarios*; luego los organismos situados un paso más allá de los productores primarios en la red trófica, es decir los herbívoros, son también agrupados y contados, llamándoles *consumidores primarios*. Los organismos situados a dos o tres escalones de los productores primarios se tratan similarmente. Estos carnívoros se llaman *consumidores secundarios* y *consumidores terciarios* respectivamente. Otra posible nomenclatura es productores, herbívoros, carnívoros y carnívoros superiores. La figura 2-3 indica esquemáticamente los principales tipos de pirámides de números que pueden encontrarse en la

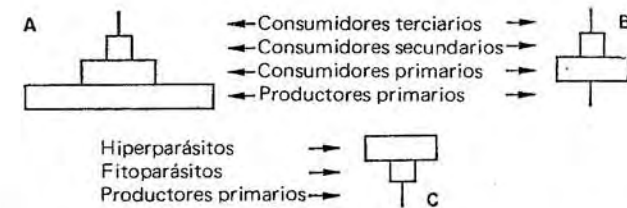


Figura 2-3 Pirámides de números. A, cuando los productores primarios son pequeños; B, cuando los productores primarios son grandes; C, red trófica planta/parásito

naturaleza. En la figura 2-3A los productores primarios son pequeños y como tienen que mantener a los herbívoros relativamente mayores que los devoran, necesariamente tienen que ser numerosos. En la figura 2-3B los productores primarios son grandes, árboles por ejemplo, con lo que un individuo vegetal puede mantener a muchos herbívoros; no obstante, sobre el nivel de productores hay una pirámide normal. Las pirámides de números invertidas sólo aparecen cuando se consideran redes tróficas de parásitos. Esta situación se representa en la figura 2-3C.

La información contenida en una pirámide de números nos permite establecer el número de herbívoros soportado por un número dado de plantas y así sucesivamente. No obstante, existen dificultades concomitantes con esta aproximación. Si tenemos que comparar dos ecosistemas diferentes considerando cuantos son los animales que puede soportar cierto número de plantas en cada sistema, no resulta muy informativo relacionar una diatomea con un árbol o un elefante con una rata de agua. Esta dificultad ha sido parcialmente superada utilizando el peso (biomasa) de los organismos en vez de sus números. Si se sigue este procedimiento, la estructura resultante se llama *pirámide de biomasa*. Se dan ejemplos en la figura 2-4. Se pueden construir dos formas de pirámides de biomasa. Si los productores mantienen a los herbívoros y los herbívoros a los carnívoros, parece que deberíamos esperar una pirámide normal, pero ¿cómo puede mantener un peso inferior de productores a un peso mayor de consumidores? No obstante, la pirámide de biomasa para el Canal de la Mancha sugiere que esto puede ocurrir. Por fortuna esta paradoja aparente puede explicarse fácilmente.

Los datos empleados para la construcción de pirámides de biomasa y de números se recogen por muestreo de la fauna y la flora averiguando los números y/o los pesos de los diferentes tipos tróficos. Estos resultados se expresan por ejemplo en forma de números por metro cuadrado o en

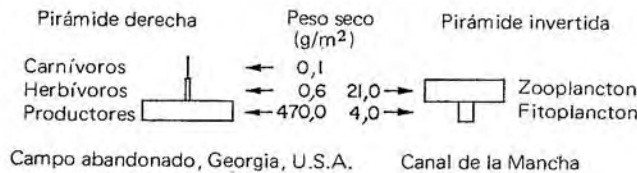


Figura 2-4 Pirámides de biomasa. Una pirámide derecha para un viejo campo de Georgia, U.S.A. y otra pirámide invertida para el Canal de la Mancha. (De Odum, 1959; cortesía de W. B. Saunders, Philadelphia.)

forma de peso por metro cúbico. A partir de esta información se construye la pirámide apropiada. Pero el período de muestreo es de duración limitada, pudiendo ser de varios minutos en el caso de muestrear algas microscópicas o de una semana más o menos si se muestrea un bosque. Por eso las

pirámides de números sólo indican la cantidad de material presente en un período de tiempo muy corto. La cantidad de material presente en un determinado instante se conoce con el nombre de *biomasa actual*, no dando indicación de la cantidad total de material producido ni de la velocidad con que este material se produce. Un ejemplo sencillo aclarará este aspecto. Sabemos que muchos árboles pueden vivir cien años o más y también sabemos que muchas algas microscópicas viven solamente unos días. Ambos vegetales tienen que reproducirse con el fin de que la especie a la que pertenecen sobreviva; sin embargo, un árbol puede necesitar seis años para producir sus primeras semillas mientras que un alga microscópica puede emplear menos de un día para reproducirse a sí misma. Así, un árbol de cinco años de edad puede estar todavía creciendo sin haber fructificado mientras que un alga microscópica puede haber dado lugar a millones de descendientes en el mismo período, el peso total de los cuales iguala o excede al del árbol. Una estima de la biomasa actual de los árboles es una medida de los materiales que se han acumulado en un largo período de tiempo mientras que una estima de la biomasa actual del alga es una medida de los materiales orgánicos acumulados en un período muy corto de tiempo. En ninguno de los dos casos se ha tenido en cuenta la tasa de acumulación. No hay duda de que la tasa de producción (productividad) es, más que la biomasa actual, el principal carácter distintivo en el estudio del funcionamiento de los ecosistemas.

Las pirámides de números y de biomasa tienen, por lo tanto, sus limitaciones. Aunque nos informan de la cantidad de materia orgánica presente en un momento dado, no nos indican las tasas de renovación ("turnover time").

Si volvemos a nuestros primeros ejemplos de pirámides de biomasa, comprobaremos que la cantidad total de materia vegetal producida anualmente en el Canal de la Mancha sobrepasa con creces la cantidad indicada por la biomasa actual.

Un tercer tipo de pirámide ecológica supera muchas de las objeciones planteadas en relación con las pirámides de números y de biomasa. Se trata de la *pirámide de energía* indicada en la figura 2-5 donde cada

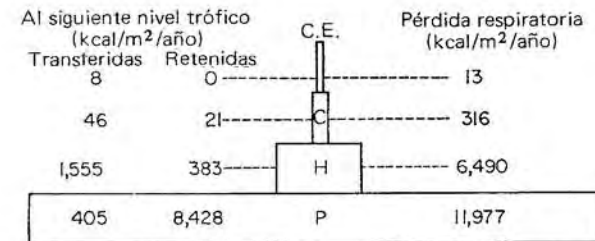


Figura 2-5 Pirámide de energía para Silver Springs, Florida, U.S.A. (Basado en Odum, 1957; por cortesía de Ecol. Monogr.)

peldaño representa la cantidad total de energía utilizada siguiendo los diferentes tipos de alimentación en un metro cuadrado, a lo largo de un periodo dado de tiempo (un año). Este método de expresar los datos tiene muchas ventajas y supera las dificultades encontradas con la pirámide de números donde se expresaban individuos pertenecientes a organismos tan dispares como los narcisos y las ballenas mediante la misma unidad l. También se evitan las dificultades encontradas en las pirámides de biomasa donde se podía, por ejemplo, igualar 1 g del molusco *Ensis* (valor calorífico sin la concha 3500 cal/g de peso seco aproximadamente) con 1 g del crustáceo copépodo *Calanus hyperboreus* (aproximadamente 7400 cal/g de peso seco).

Por lo que se ha escrito arriba debería quedar claro que la energía proporciona un concepto unificado, un medio de expresar la productividad de un individuo o de todos los organismos de un ecosistema. Además, el concepto permite comparaciones de la productividad de regiones tan diferentes como el desierto y el bosque tropical o los picos montañosos y las cuencas oceánicas.

2.5 El aspecto trófico-dinámico

Hasta que Lindemann (1942) desarrolló su concepto, ahora clásico, de la dinámica de la comunidad, no se suscitó amplio interés por la medida de la velocidad de transmisión de energía dentro de los ecosistemas. La figura 2-6 muestra el concepto de Lindemann en su forma más simple. Aquellos organismos con similares hábitos alimenticios han sido agrupados como en una pirámide ecológica y cada agrupación, o nivel alimenticio, se llama *nivel trófico*. El contenido en energía (biomasa actual) de cualquier nivel trófico se designa por medio de la letra griega mayúscula lambda (Λ). En un ecosistema, no obstante, hay más de un nivel trófico y por eso se emplea un subíndice para saber a cual de los niveles tróficos nos referimos; Λ_1 representa los productores, Λ_2 los herbívoros y así sucesivamente. En términos generales, Λ_n se emplea para indicar cualquiera de aquellos niveles; por ejemplo, si Λ_n se aplica a los herbívoros Λ_{n-1} significará productores y Λ_{n+1} carnívoros.

Considerando un nivel trófico cualquiera (Λ_n) sabemos que la energía está continuamente entrando y saliendo de él; en otras palabras, hay un aspecto funcional o trófico-dinámico del ecosistema del mismo modo que hay un aspecto descriptivo o estructural. Así como nos podemos referir a la biomasa actual de cualquier nivel trófico mediante el símbolo Λ_n , también podemos designar el aporte de energía por unidad de tiempo desde Λ_{n-1} a Λ_n mediante la lambda minúscula (λ_n). Debido al trabajo hecho por los organismos que constituyen Λ_n , parte de la energía que reciben (λ_n) se disipa en forma de calor. Esta pérdida de energía calorífica por unidad de tiempo (R) más la energía (λ_{n+1}) pasada por unidad de tiempo al siguiente nivel trófico (Λ_{n+1}) se simboliza como λ_n' . Así λ_2' representa

el calor perdido por unidad de tiempo desde Λ_2/R_2 más la energía potencial pasada a Λ_3 , llamada λ_3 .

Siguiendo la nomenclatura de Lindemann, es ahora posible escribir una ecuación generalizada expresando la tasa de cambio del contenido en energía de cada nivel trófico (Λ_n):

$$\frac{\delta \Lambda_n}{\delta t} = \lambda_n + \lambda_n'$$

Esto es simplemente un modo de expresar en símbolos matemáticos que la tasa de cambio del contenido en energía de una biomasa actual es igual a la tasa de absorción de energía de esta biomasa menos la tasa de pérdida de energía desde la misma. Menos es la palabra correcta en la frase precedente ya que por definición λ_n' es siempre negativa.

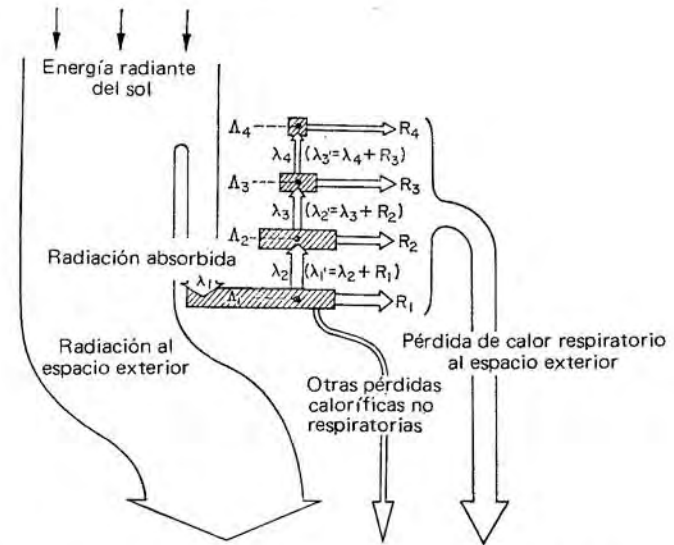


Figura 2-6 Representación esquemática del concepto de la dinámica de la comunidad de Lindemann (1942).

La formulación trófico-dinámica plantea cierto número de cuestiones importantes. Λ_n , como ya se ha dicho, representa el contenido en energía de la biomasa actual de un nivel trófico; podemos preguntarnos si Λ_n/Λ_{n-1} es una constante. Por ejemplo, ¿es igual Λ_2/Λ_1 en un bosque tropical que en el océano abierto? O bien, en un desierto ¿es igual Λ_2/Λ_1 que Λ_3/Λ_2 ? Más importante todavía es el hecho de que λ_n representa la producción neta de un nivel trófico y como tal es una medida de la energía disponible para el nivel trófico inmediato superior. ¿Con qué eficiencia se

transmite la energía entre los niveles tróficos? ¿Es λ_n/λ_{n-1} , o como lo expresa Slobodkin (1962), λ_j/λ_i una constante? Contestar a dichas cuestiones es importante no sólo desde el punto de vista académico para descubrir cuáles son los principios básicos, si los hay, que guían el funcionamiento de los ecosistemas, sino también para sugerir al hombre cómo puede dirigir la potencialidad de los ecosistemas en su propio beneficio.

2.6 Estudios de laboratorio y eficiencia ecológica

Hemos visto que los ecosistemas naturales son unidades complejas y que el estudio del aspecto trófico-dinámico de un ecosistema complejo en la naturaleza es, por consiguiente, una tarea formidable. La situación se puede simplificar mediante el estudio de ecosistemas "fabricados en el laboratorio". Esta aproximación se justifica si uno se siente desde un principio interesado en la teoría ecológica y desea levantar hipótesis predictivas que puedan ser probadas posteriormente mediante observaciones de campo. La aproximación de laboratorio ha sido seguida por Slobodkin (1959) y colaboradores en América.

El primer ecosistema de laboratorio de Slobodkin contenía tres especies: el productor *Chlamydomonas reinhardi*, el consumidor primario *Daphnia pulex* y el papel de consumidor secundario fue desempeñado por el experimentador *Homo sapiens*. Este ecosistema se utilizó con el fin de decidir si hay o no constancia en las razones de las productividades netas de un organismo presa (λ_i) y el animal que lo utiliza como alimento (λ_j). En el experimento de *Chlamydomonas/Daphnia/Homo*, λ_i es el número de calorías de *Chlamydomonas* consumidas por *Daphnia* en la unidad de tiempo, y λ_j el número de calorías de *Daphnia* "consumidas" por unidad de tiempo por el experimentador.

Inicialmente el procedimiento experimental consiste en aumentar el suministro de alimento (*C. reinhardi*) en un cultivo puro sobre placas de agar y disponer de 27 poblaciones de *D. pulex* en recipientes de 50 ml. Las poblaciones se dividieron en cinco grupos y a cada uno de ellos se dio una ración alimenticia determinada cada cuatro días. Las poblaciones del Grupo 1 recibieron una ración alimenticia cada cuatro días, las del Grupo 2 dos raciones y así sucesivamente hasta el Grupo 5 que recibió cinco raciones alimenticias cada cuatro días. Cada ración alimenticia consistió en un volumen fijo de cultivo de *C. reinhardi* del cual se sabía, según anteriores observaciones, que contenía un promedio de 1,53 mg de peso seco de células de *Chlamydomonas*. El valor calorífico de *C. reinhardi*, determinado por la bomba calorimétrica, fue de 5,289 cal/g de peso seco, con lo que cada ración alimenticia tenía un valor calorífico de 8,1 calorías. En el supuesto de que todo el alimento dado a cada población de *Daphnia* fuese comido, se puede calcular el valor calorífico del alimento ingerido cada cuatro días. Por tanto, se conocía el valor de λ_i para cada uno de los ecosistemas de laboratorio.

Cada vez que se dio alimento, se hizo un muestreo de las poblaciones de *Daphnia* y se midieron las longitudes de *Daphnia* de distintos tamaños. Por la bomba calorimétrica se sabía que los animales de 0,7, 1,3 y 1,88 mm de longitud tenían valores caloríficos de 4,05, 4,124 y 5,075 kcal/g de peso seco respectivamente; así fue posible calcular el contenido calorífico de cada una de las poblaciones de *Daphnia*. Dentro de cada uno de los cinco grupos experimentales se guardó al menos una población como control, no habiendo allí más interferencia que la causada por alimentación y muestreo, de manera que el tamaño de la población se ajustó al nivel alimenticio. La figura 2-7A muestra que en las poblaciones de control hubo una relación lineal entre el contenido en energía del alimento consumido y el contenido en energía de la población.

Las poblaciones que no se usaron como controles fueron sometidas a la depredación. El hombre actuó como depredador extrayendo animales de las poblaciones experimentales cada cuatro días, siendo el número de animales extraídos un porcentaje fijo de los jóvenes recién nacidos cada período de cuatro días. El número de recién nacidos fue averiguado fácilmente por la diferencia entre estimaciones consecutivas de la población. En algunas poblaciones sólo los animales jóvenes fueron extraídos y en otras los adultos; aquí consideraremos solamente las poblaciones de las que se extrajeron adultos. Se trataba de aquéllas a las que se dieron una, tres y cinco raciones alimenticias cada cuatro días. De las cuatro poblaciones alimentadas con una ración cada cuatro días, una fue sujeta a un nivel de depredación del 25 por ciento y las otras tres a una depredación del 50, 75 y 90 por ciento respectivamente. Las poblaciones con niveles alimenticios 3 y 5 se trataron de un modo similar. En todos los casos la producción para el depredador (hombre) corresponde a λ_j , y de este modo somos ahora capaces de estudiar las relaciones del número de calorías de *Chlamydomonas* consumido en la unidad de tiempo por *Daphnia* (λ_i) y la producción de *Daphnia* "consumida" en la unidad de tiempo por el hombre (λ_j).

Dado que la población total de *Daphnia* y el número de jóvenes producido guarda relación lineal con el alimento suministrado (Richman, 1958), se podría esperar que la producción más elevada de *Daphnia* ocurriera a un nivel alimenticio 5 y a una tasa de depredación del 90 por ciento; la figura 2-7B muestra que esto es así, en general. No obstante, si consideramos la producción en términos de rendimiento por unidad de suministro de alimento en cuatro días, veremos en la figura 2-7C que las poblaciones con nivel alimenticio 1 dan la producción óptima. ¿Significa esto que las poblaciones de *Daphnia* explotan menos eficientemente su comida a dosis alimenticias más altas?

La eficiencia con la que es explotada una fuente alimenticia por una población depredadora se puede expresar en forma de tanto por ciento aplicando la fórmula:

$$\frac{\text{calorías de la presa consumidas por el depredador}}{\text{calorías de alimento suministrado a la presa}} \times \frac{100}{1}$$

Esta eficiencia se llama eficiencia de la cadena alimentaria. La figura 2-7D muestra la eficiencia de la cadena alimentaria representada frente a la tasa de depredación para cada uno de los ecosistemas experimentales *Chlamydomonas/Daphnia/Hombre*. Es evidente que por encima de un nivel de depredación del 25 por ciento, las poblaciones de *Daphnia* no explotan su fuente alimentaria de un modo tan eficiente como lo hacen a niveles más bajos. Enseguida se descubrió que esta eficiencia más baja se debía al hecho de que las *Daphnia* remanentes en la población tras aplicar una cierta tasa de depredación (25 por ciento en el caso del nivel alimenticio 5, y 50 por ciento y 75 por ciento en el caso de niveles alimenticios 3 y 1 respectivamente) no eran lo suficientemente numerosas para consumir todas las algas suministradas. Las poblaciones estaban siendo "sobreeplotadas", es decir, eran sometidas a una depredación demasiado intensa para

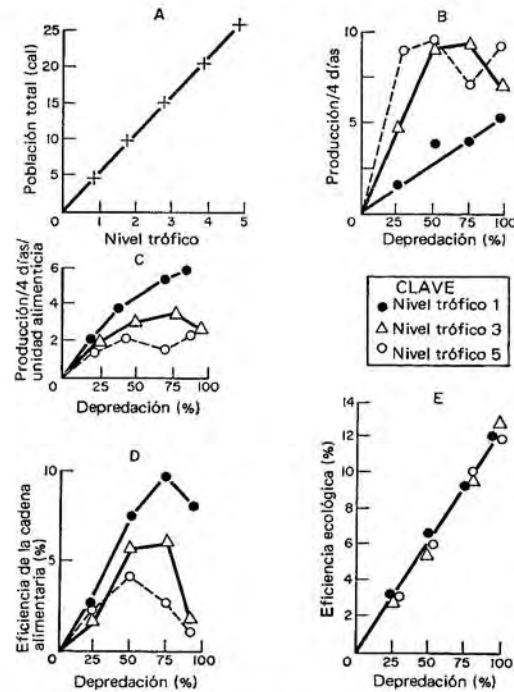


Figura 2-7 Resultados de los estudios de laboratorio sobre la eficiencia ecológica de las poblaciones de *Daphnia* mantenidas a diferentes niveles alimenticios. A, relación entre el contenido de energía del alimento consumido y el contenido de energía de la población; B, producción de *Daphnia* adultas en cuatro días cuando se las somete a diferentes niveles de depredación; C, producción de *Daphnia* adultas en cuatro días por unidad de alimento suministrado cuando se las somete a diferentes niveles de depredación; D, eficiencia de la cadena alimentaria y nivel de depredación; E, eficiencia ecológica y nivel de depredación. (Según datos de Slobodkin, 1959; por cortesía de Ecology.)

que la eficiencia de la cadena alimentaria pudiera ser máxima. Una eficiencia máxima de la cadena alimentaria implica, claro está, que el alimento de la presa es explotado con máximas ventajas por el depredador.

Hay un momento en que la producción para un depredador es tal que la población restante de la presa puede consumir exactamente todo el alimento disponible, con lo que la eficiencia de la cadena alimentaria será máxima. No obstante, estamos ahora considerando un caso especial de la razón:

$$\frac{\text{calorías de la presa consumidas por el depredador}}{\text{calorías de alimento suministrado a la presa}}$$

en que el alimento suministrado es equivalente al alimento consumido, con lo que podemos escribir:

$$\frac{\text{calorías de la presa consumidas por el depredador}}{\text{calorías de alimento consumido por la presa}} \times \frac{100}{1}$$

Esta razón se llama *eficiencia ecológica bruta* y resulta equivalente a λ_j/λ_i .

En los ecosistemas *Chlamydomonas/Daphnia/Hombre* fue posible calcular el contenido calorífico del alimento realmente consumido por las *Daphnia* y, por tanto, la eficiencia ecológica bruta. Los resultados se indican en la figura 2-7E, y es obvio que la diferencia existente entre las eficiencias con que las poblaciones de *Daphnia* explotan, a diferentes niveles, su fuente de nutrición desaparece en el momento en que aquellas poblaciones son lo bastante grandes para consumir todo el alimento suministrado. También resulta aparente que en estos "ecosistemas de laboratorio", la máxima eficiencia ecológica bruta alcanzable es del orden del 13 por ciento.

Como ya se ha dicho anteriormente, un máximo en la eficiencia ecológica bruta implica que el alimento de la presa se está explotando para el máximo provecho del depredador, pero las eficiencias más altas de la cadena alimentaria se alcanzan cuando todo el alimento de las presas es consumido, es decir, cuando la eficiencia de la cadena alimentaria iguala a la eficiencia ecológica bruta. Podemos, por consiguiente, sustituir la eficiencia ecológica bruta por la eficiencia de la cadena alimentaria en la anterior explicación. Queda por averiguar si una cifra cercana al 13 por ciento es representativa de la eficiencia ecológica bruta para todos los ecosistemas, tanto los fabricados por el hombre como los naturales.

Slobodkin (1962, 1964), trabajando con un ecosistema de laboratorio integrado por *Artemia* (camarón)/*Hydra oligactis*/Hombre mostró que la máxima eficiencia ecológica bruta de la población de *Hydra* era aproximadamente del 7 por ciento y sugirió que en los ecosistemas naturales el valor más probable para la eficiencia ecológica bruta es del orden del 10 por ciento. Ello parece indicar que en los ecosistemas naturales λ_j/λ_i es una constante y tiene un valor de aproximadamente el 10 por ciento. Volveremos a considerar este aspecto en el capítulo 3 cuando ya se hayan presentado datos referentes al flujo de energía en los ecosistemas naturales.