



C A P Í T U L O 6

LOS ECOSISTEMAS

Asela del Carmen Rodriguez-Varela

Edgar Peláez-Rodríguez

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia, el ser humano ha dependido del ambiente que le rodea para obtener los recursos necesarios para su supervivencia. Durante siglos, existió un equilibrio implícito entre sus necesidades y la disponibilidad de dichos recursos. Sin embargo, este balance se ha visto profundamente alterado, poniendo en riesgo no solo la permanencia de numerosas especies, sino también la propia viabilidad de la humanidad. Sin estrategias eficaces de manejo y conservación, resulta difícil concebir un sistema de aprovechamiento sostenible a largo plazo.

Para alcanzar dicho objetivo, es imprescindible comprender de manera clara los componentes de los sistemas naturales, así como su estructura y funcionamiento. Solo así es posible determinar el grado de modificación que pueden soportar, establecer estrategias de restauración y conservación, y diseñar tasas de explotación que permitan un uso óptimo sin comprometer su regeneración.

El estudio formal y sistemático de los sistemas naturales cobró especial relevancia a inicios del siglo XX. Fue en este periodo cuando el concepto de **ecosistema** se consolidó como una de las unidades fundamentales en los niveles de organización ecológica y como la base estructural de la biósfera. Este enfoque integrador ha permitido entender que los ecosistemas no son simples conjuntos de organismos y factores físicos, sino redes complejas de interacciones que sostienen la vida en el planeta.

A partir de esta perspectiva, resulta esencial profundizar en los elementos que conforman un ecosistema, las interacciones que determinan su dinámica y las funciones que desempeñan en la regulación de los procesos naturales. Comprender estas relaciones es la base para desarrollar estrategias de conservación y uso racional de los recursos, garantizando su permanencia para las generaciones futuras.

ORIGEN DEL CONCEPTO

Desde sus orígenes, el ser humano ha habitado los lugares con mayor disponibilidad de recursos naturales, sin llegar a comprender plenamente los patrones de distribución de las especies. Los naturalistas de los siglos XVII y XVIII fueron los primeros en observar dichos patrones, aunque su enfoque era principalmente espacial y estático. Solo a comienzos del siglo XX se incorporaron los aspectos temporales en el análisis de la distribución y dinámica de las comunidades biológicas (Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

En 1916, Frederic Clements propuso el concepto de sucesión ecológica, en el cual señaló que tanto la composición de las especies como la estructura de la comunidad cambian a lo largo del tiempo. Clements concebía las comunidades como superorganismos formados por poblaciones de plantas y animales que interactúan y responden de manera integrada a los gradientes ambientales (Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

Esta visión contrastó con la propuesta individualista de Henry Gleason (1926), quien sostuvo que las comunidades son el resultado de la coincidencia espacial de especies con distribuciones independientes. Es decir, que cada especie posee un patrón individual de distribución, y las comunidades no son más que la superposición de dichas distribuciones (Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

Ambas perspectivas enfatizaban distintos aspectos: Clements priorizaba la dinámica temporal, mientras Gleason se centraba en los patrones espaciales. Sin embargo, ninguno de los dos alcanzó un modelo ecológico que integrara espacio y tiempo de manera simultánea (O'Neill et al., 1986 citado en Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

El equilibrio entre estas posturas comenzó a lograrse en 1935, cuando el botánico británico Arthur G. Tansley propuso el término ecosistema para designar la unidad integral conformada por una comunidad biótica y su ambiente físico, en interacción constante. Para Tansley, la distribución de las especies y su ensamblaje estaban fuertemente influidos por el ambiente asociado, de modo que la comunidad y el medio no podían entenderse por separado (Tansley, 1935).

Pocos años después, Raymond Lindeman (1942) amplió esta visión e introdujo el enfoque dinámico y funcional al estudio de los ecosistemas, definiéndolos como *"sistemas compuestos por procesos físico-químico-biológicos activos en una unidad espacio-temporal de cualquier magnitud"*. Lindeman sentó así las bases de la ecología de sistemas, al resaltar el flujo de energía entre niveles tróficos y el papel de la materia en los ciclos biogeoquímicos.

Un análisis más detallado sobre la evolución del concepto de ecosistema y su influencia en el pensamiento ecológico puede consultarse en Golley (1993).

SIGNIFICADO DEL TÉRMINO

Etimológicamente, el término ecosistema proviene del griego *oikos* (casa, hogar) y del latín *systema* (conjunto o procedimiento), lo que literalmente significa “el sistema de nuestra casa” (Ashby, 1977; Silva, 2017). De esta manera, Tansley (1935) acuñó el concepto que unifica la visión biológica y física de los sistemas naturales.

De acuerdo con Jørgensen (2009), un ecosistema puede definirse como un conjunto de organismos de diferentes especies que interactúan con su medio dentro de un espacio y tiempo determinados. Aunque esta definición se asemeja al concepto de comunidad ecológica, el ecosistema se distingue porque además de la biota incluye los factores abióticos, los flujos de energía y los ciclos de materia que caracterizan a la biosfera (Paruelo y Batista, 2006).

En términos termodinámicos, un ecosistema es un sistema abierto que intercambia energía y materia con su entorno. Está compuesto por elementos bióticos (organismos vivos) y abióticos (factores físicos y químicos) que interactúan formando un todo coherente y autorregulado (Lévêque, 2003; Odum y Barrett, 2006; Chapin et al., 2011).

Los ecosistemas, producto de una larga evolución, reflejan los procesos de adaptación de las especies a sus ambientes, y su estudio integra disciplinas como la geoquímica, la hidrología y las ciencias atmosféricas (Yu et al., 2021).

La discusión sobre los ecosistemas también refleja las tensiones históricas entre los enfoques holísticos y reduccionistas en ecología. El enfoque organísmico, representado por Clements, concebía a las comunidades como sistemas cibernéticos autorregulados, mientras que el enfoque individualista, de Gleason, las consideraba asociaciones fortuitas de especies con distribuciones independientes (Jørgensen, 2009). Esta dicotomía se resolvió parcialmente con el concepto de ecosistema, que integra tanto los componentes biológicos como los físicos dentro de un sistema funcional y mensurable (Odum y Barrett, 2006).

En un contexto más contemporáneo, Scheiner y Willig (2008) propusieron una Teoría General de la Ecología en la revista *Theoretical Ecology*, en la cual el dominio de la ecología se define como el estudio de los patrones espaciales y temporales de la distribución y abundancia de los organismos, junto con sus causas y consecuencias. Estos autores sintetizan siete principios fundamentales:

- a) La distribución de los organismos en el espacio y el tiempo es heterogénea.
- b) Los organismos interactúan con su ambiente biótico y abiótico.
- c) Las distribuciones y las interacciones dependen de contingencias históricas.
- d) Las condiciones ambientales son heterogéneas en espacio y tiempo.
- e) Los recursos son finitos y heterogéneos.
- f) Todos los organismos son mortales.
- g) Las propiedades ecológicas de las especies son producto de la evolución.

Estos principios sustentan la comprensión moderna de los ecosistemas como entidades dinámicas, autorreguladas y energéticamente abiertas, donde ocurren la transferencia de energía entre niveles tróficos, el ciclo del agua y los ciclos biogeoquímicos fundamentales para la vida en el planeta.

COMPONENTES DEL ECOSISTEMA

1. Introducción general: escalas, enfoques y niveles de análisis

El estudio de los ecosistemas requiere comprender la interacción entre los organismos vivos y su entorno en distintas escalas de tiempo y espacio. Los procesos ecológicos no ocurren de manera uniforme, sino que se expresan a diferentes niveles de organización biológica, desde el individuo hasta la biosfera, y bajo múltiples dimensiones espaciales y temporales (Chapin et al., 2002).

Para abordar esta complejidad, la ecología utiliza tres enfoques complementarios: el poblacional, que se centra en la dinámica de una sola especie; el comunitario, que analiza la estructura y composición de los conjuntos de especies que coexisten; y el ecosistémico, que integra la interacción entre los componentes bióticos y abióticos mediante el flujo de energía y el reciclaje de materia (Lugo y Morris, 1982; O'Neill et al., 1986).

En este último enfoque, los ecosistemas son concebidos como sistemas abiertos, caracterizados por intercambios constantes de energía y materia con su entorno, y por procesos autorregulados que determinan su estructura y funcionamiento.

2. El enfoque funcional del ecosistema: la contribución de Lindeman

El origen formal del concepto moderno de ecosistema se atribuye a Raymond Lindeman (1942), quien propuso analizar los lagos como unidades tróficas en las que la energía fluye a través de diferentes niveles: productores, consumidores y

descomponedores. Esta perspectiva sentó las bases del enfoque funcional, al destacar que la productividad y la transferencia de energía constituyen los procesos centrales que sostienen la organización ecológica.

Lindeman mostró que los ecosistemas no solo están compuestos por organismos y su ambiente físico, sino también por las interacciones energéticas y materiales que los vinculan. Su modelo permitió integrar la ecología en un marco cuantitativo, relacionando las tasas de producción y descomposición con la eficiencia ecológica, y estableció el vínculo entre estructura, función y sucesión ecológica.

3. Componentes estructurales del ecosistema

Desde un punto de vista estructural, todo ecosistema está conformado por dos grandes subsistemas interrelacionados: la biocenosis y el biotopo (Figura 6.1).

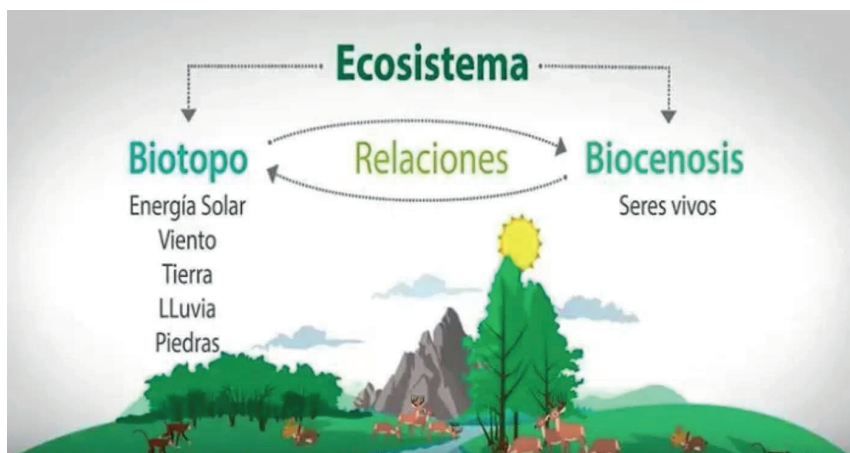


Figura 6.1. Ilustración de los elementos bióticos y abióticos de un ecosistema.

La biocenosis incluye a los organismos vivos (productores, consumidores y descomponedores) que interactúan mediante redes tróficas y relaciones ecológicas como la competencia, depredación, simbiosis o mutualismo. Por su parte, el biotopo corresponde al conjunto de factores físicos y químicos del medio, como la temperatura, la luz, el pH, la salinidad, la humedad y la disponibilidad de nutrientes, que determinan las condiciones ambientales donde se desarrollan las comunidades (Jørgensen, 2009; Hong et al., 2005) (Figura 6.2).

Ambos componentes conforman la base estructural sobre la cual se manifiestan los procesos ecológicos. La estructura refleja la disposición y abundancia relativa de los organismos, así como la heterogeneidad espacial del hábitat, mientras que la función está dada por los flujos de energía, el movimiento de materia y la interacción dinámica entre los subsistemas.

Componentes de los ecosistemas



Figura 6.2. Concepción de los componentes de los ecosistemas (Tomado de Krebs, 2014).

4. Componentes funcionales del ecosistema

Los componentes funcionales del ecosistema se refieren a los procesos que aseguran su mantenimiento y desarrollo: el flujo de energía, el ciclo de los nutrientes y el ciclo del agua. Estos procesos determinan la productividad primaria, la transferencia trófica y la descomposición, constituyendo los mecanismos que permiten la transformación y reutilización de la materia en sistemas abiertos (Atlas y Bartha, 2002; Escobar y Maass, 2008).

El funcionamiento del ecosistema depende también de las escalas espaciales y temporales en las que ocurren estos procesos. Por ejemplo, la fotosíntesis y la respiración son procesos de corta duración, mientras que la formación de suelos o los cambios en la composición de especies pueden tardar siglos. La comprensión de esta dinámica multiescalar es esencial para interpretar la estabilidad, resiliencia y capacidad de respuesta de los ecosistemas ante perturbaciones naturales o antropogénicas (Figura 6.3).

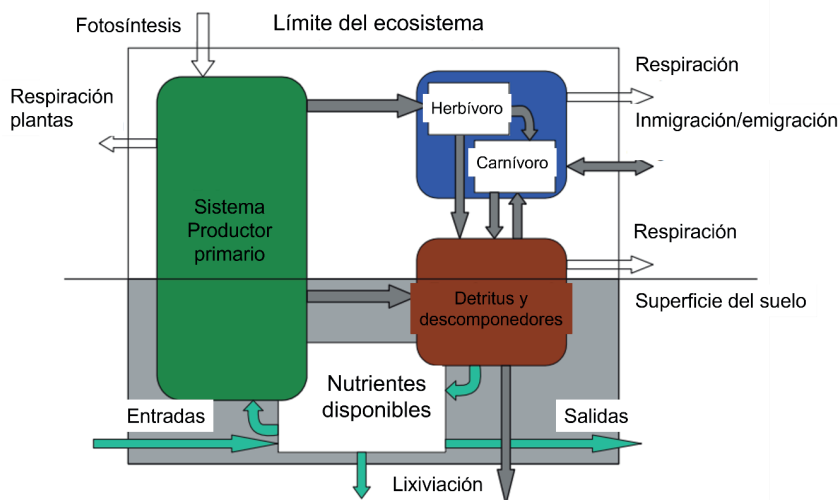


Figura 6.3. Ejemplo de las entradas y salidas de energía (flechas blancas), biomasa (líneas negras) y agua (líneas verde agua). (Tomado y modificado de Jørgensen, 2009).

5. Propiedades emergentes y jerarquía ecológica

La interacción continua entre los componentes estructurales y funcionales genera propiedades emergentes, como la estabilidad, la resiliencia y la productividad, que no pueden explicarse únicamente a partir de las partes individuales. Desde esta perspectiva, los ecosistemas presentan una organización jerárquica, donde cada nivel (población, comunidad, ecosistema y biosfera) se integra en un sistema mayor con propiedades nuevas y complejas (Odum y Barrett, 2006; Bermúdez, 2015).

En la dimensión espacial, la estructura ecosistémica se organiza tanto horizontalmente (biocenosis–biotopo) como verticalmente (niveles biológicos), configurando un entramado de relaciones que define la integridad ecológica.

Comprender estos componentes y sus interacciones permite no solo interpretar el funcionamiento de los sistemas naturales, sino también aplicar principios ecológicos al manejo sostenible de los recursos y la conservación de la biodiversidad.

Propiedades del ecosistema

Las propiedades emergentes de los ecosistemas son características que no pueden predecirse simplemente a partir del análisis aislado de sus componentes. Surgen de la interacción entre los elementos bióticos y abióticos que conforman el sistema, dando lugar a nuevas cualidades colectivas que reflejan su organización, estabilidad y funcionamiento (Odum y Barrett, 2006; Pérez-Vázquez, 2020). Comprender estas

propiedades es esencial para apreciar cómo los ecosistemas operan como unidades complejas y dinámicas, en las que la totalidad es más que la suma de sus partes.

De acuerdo con la Teoría General de Sistemas, propuesta por Ludwig von Bertalanffy entre las décadas de 1930 y 1960, las propiedades emergentes son resultado de la interacción entre los componentes o subsistemas, y constituyen cualidades nuevas que solo aparecen en el nivel de organización del sistema (Bertalanffy, 1968; Odum y Barrett, 2006). En el contexto ecológico, dichas propiedades se manifiestan como los patrones resultantes del flujo de energía, la circulación de materia y los procesos de autorregulación (Reuter et al., 2005). Entre las propiedades clásicamente asociadas a los ecosistemas se incluyen la productividad, la estabilidad, la diversidad, la estructura trófica y la dinámica de los ciclos biogeoquímicos (Miller y Spoolman, 2012; Pérez-Vázquez, 2020).

En este texto se retoma la propuesta de Maass y Martínez-Yrizar (1990), complementada con aportaciones de diversos autores, para describir las principales propiedades de los ecosistemas, que se presentan a continuación.

Son sistemas

Por definición, un sistema es un conjunto de elementos interrelacionados que funcionan como un todo. Un ecosistema es, por tanto, un sistema ecológico en el que los componentes bióticos y abióticos interactúan mediante flujos de energía y materia, generando una organización funcional y estructural específica. El término “ecosistema” proviene precisamente de la contracción de sistema ecológico, enfatizando la interdependencia entre sus partes.

Son sistemas abiertos

Los ecosistemas son sistemas abiertos, ya que mantienen entradas y salidas constantes de materia y energía. Lo que constituye una salida para un sistema puede representar una entrada para otro colindante. Además, los ecosistemas carecen de fronteras fijas; se transforman gradualmente según los gradientes ambientales que los conectan.

Lugo y Morris (1982) clasifican los sistemas ecológicos de acuerdo con su grado de apertura: algunos intercambian energía radiante pero no materia (por ejemplo, el Sol y la Tierra), otros intercambian ambos (como manglares y estuarios), y algunos intercambian materia, pero no energía radiante, como los ecosistemas de cuevas. Esta apertura garantiza el intercambio continuo entre sistemas vecinos, manteniendo la funcionalidad del conjunto (Jørgensen et al., 1999) (Figura 6.4).

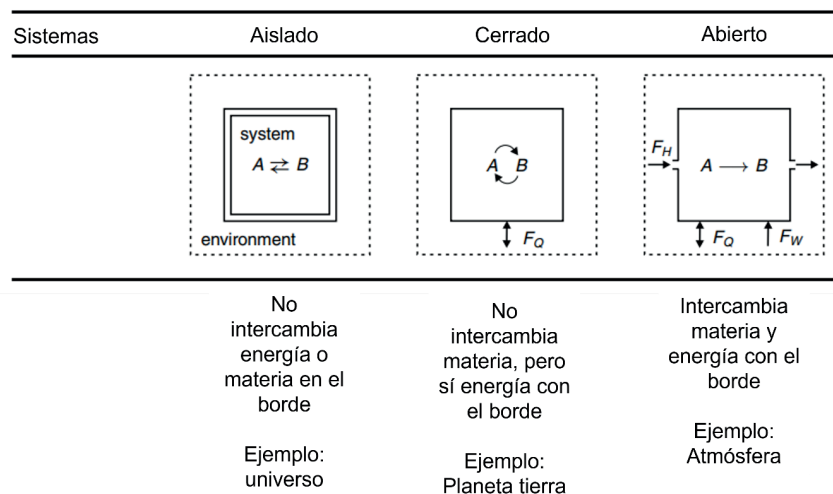


Figura 6.4. Descripción gráfica de un sistema abierto (Tomado y editado de Schaub y Turek, 2011).

Presentan componentes bióticos y abióticos

Todo ecosistema está constituido por componentes bióticos: los seres vivos que forman la biocenosis, y componentes abióticos: el medio físico o biotopo.

Los factores bióticos incluyen productores, consumidores y descomponedores; mientras que los abióticos comprenden el suelo, el agua, la atmósfera y los minerales. Algunos elementos, como el humus o la hojarasca, representan componentes de origen orgánico, mientras que otros, como las arcillas y las rocas, son de origen inorgánico. La interacción entre ambos tipos de componentes determina la estructura y el funcionamiento de cada ecosistema (Hong et al., 2005; Jørgensen, 2009).

Presentan mecanismos de retroalimentación

Los mecanismos de retroalimentación (feedback) son interacciones recíprocas entre los elementos del sistema que regulan su comportamiento. Cada componente puede existir en diferentes estados, y el estado resultante se determina por sus interacciones con los demás elementos.

Existen dos tipos principales de retroalimentación (Margalef, 1968, citado en Maass y Martínez-Yrizar, 1990):

- Retroalimentación negativa (estabilizadora): mantiene la constancia del sistema frente a perturbaciones, favoreciendo la homeostasis y el equilibrio dinámico.

- Retroalimentación positiva (desestabilizadora): amplifica los cambios y promueve la transformación del sistema, hasta alcanzar un nuevo estado de estabilidad.

La ausencia de mecanismos estabilizadores puede conducir al colapso del sistema, mientras que la existencia de mecanismos positivos garantiza su dinamismo, crecimiento y desarrollo (Stone y Weisburd, 1992).

Presentan interacciones

Los ecosistemas no poseen un controlador central, por lo que su funcionamiento depende de una red compleja de interacciones entre los organismos y su ambiente. Se distinguen dos subsistemas superpuestos (Odum, 1986, citado en Maass y Martínez-Yrizar, 1990):

- Un subsistema trófico o alimenticio, en el que fluyen la energía y la materia a través de las cadenas y redes tróficas.
- Un subsistema informacional, que regula dichos flujos mediante señales físicas y químicas (por ejemplo, sonidos, olores, hormonas o campos magnéticos) que coordinan los procesos ecológicos.

Estas interacciones permiten fenómenos como la germinación inducida por fuego, la migración estacional de aves según la duración del día o la delimitación de territorios por feromonas. La interconexión continua con sistemas vecinos refuerza el carácter abierto y autorregulado de los ecosistemas (Patten y Odum, 1981, citado en Maass y Martínez-Yrizar, 1990; Smith y Smith, 2001).

Mantienen una Estructura jerárquica

Los ecosistemas están estructurados jerárquicamente, lo que significa que los procesos ecológicos ocurren en distintos niveles de organización, desde genes y organismos hasta comunidades y biosfera y en diversas escalas espacio-temporales.

La teoría jerárquica de los ecosistemas propone analizar cada nivel de manera integrada, reconociendo que las propiedades emergentes de los niveles superiores no pueden explicarse únicamente por las de los inferiores (García, 2011). Esta organización jerárquica facilita la comprensión del orden, la estructura y las relaciones que gobiernan la complejidad ecológica (O'Neill et al., 1986).

Cambian en el tiempo

Los ecosistemas son dinámicos y están en constante transformación. La biota refleja el ambiente físico donde se desarrolla, y los cambios en el medio producen modificaciones en las comunidades biológicas. A su vez, los organismos influyen activamente sobre el entorno, generando un proceso continuo de acción y reacción.

Este proceso, conocido como sucesión ecológica, describe las variaciones en la composición y estructura del ecosistema a lo largo del tiempo (Patten, 1975, citado en Maass y Martínez-Yrizar, 1990; Flores-Garnica et al., 2020). Aunque el término “evolución ecológica” puede emplearse de manera metafórica, debe recordarse que la evolución genética actúa sobre individuos y poblaciones, no sobre sistemas (Pomeroy et al., 1988, citado en Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

Poseen propiedades emergentes

Conforme los componentes del ecosistema se combinan en sistemas más complejos, surgen propiedades emergentes que no pueden atribuirse a los elementos individuales. Estas propiedades reflejan la organización sistémica del ecosistema y explican fenómenos como la productividad, la resiliencia, la diversidad biológica y la autorregulación.

Un ejemplo clásico es el del agua: sus propiedades químicas difieren radicalmente de las del oxígeno y el hidrógeno por separado. De manera análoga, los ecosistemas adquieren nuevas características a partir de la integración funcional de sus componentes (Odum, 1986, citado en Maass y Martínez-Yrizar, 1990). Cada nivel de organización ecológica posee sus propias propiedades emergentes, que serán analizadas con mayor detalle en las siguientes secciones.

La materia en un ecosistema

Todas las entradas biológicas requieren materia para su construcción y energía para realizar sus actividades o un trabajo (Phillipson, 1975). De manera general según Kato (1989), la biósfera es autosuficiente en términos de materia aunque no de energía, por lo que puede pensarse que la materia sigue un ciclo cerrado y más o menos cíclico, ya que un elemento circula en el ambiente de diversas formas orgánicas o inorgánicas, hasta que al ser incorporado por un ser vivo se integra al ciclo alimenticio pasando por varios organismos denominados globalmente pozas de intercambio, para ser posteriormente devuelto al ambiente denominado poza de depósito, donde cubre otro trayecto para iniciar nuevamente el ciclo (Figura 6.5).

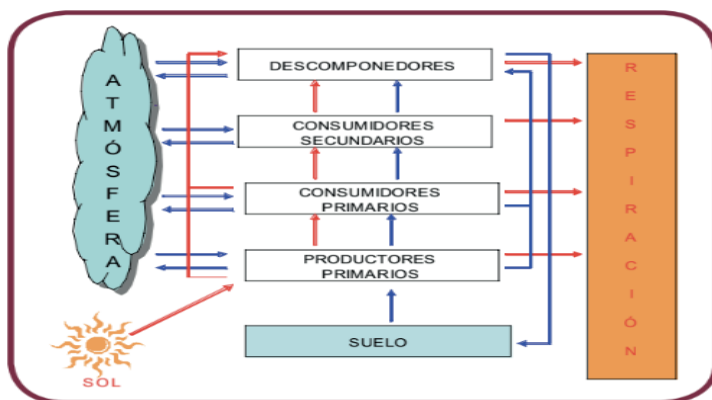


Figura 4.3

Esquema del movimiento de materia y energía en un ecosistema terrestre. Se observa que mientras la materia (flechas azules) se mueve a través de ciclos, la energía (flechas rojas) fluye una sola vez a través del ecosistema.

Figura 6.5. Ciclo de la materia. La materia en un ecosistema en un sistema cíclico cerrado (Tomado de Carabias et al. 2009).

Si este ciclo de materia se da a escala regional o supra-regional se denominan ciclos biogeoquímicos y cada uno tiene características particulares debido a los diferentes tiempos de residencia que permanecen en las pozas (Kato, 1989). Uno de los primeros investigadores que intentaron determinar la estructura de los ecosistemas a través de la definición de ciclos de materia, en este caso alimentarios fue realizado por Elton en 1927 al medir intercambios de materia (nitrógeno) entre los componentes tróficos, pero nunca consideró los requerimientos alimentarios en términos de calorías y flujos energéticos (Colinvaux, 1993).

Ciclos biogeoquímicos

El estudio de los ecosistemas requiere comprender los procesos que regulan los almacenes (depósitos) y flujos (movimientos) de materiales y energía entre sus componentes bióticos y abióticos. Desde la perspectiva de la ecología de ecosistemas, el objetivo central es explicar cómo estos flujos determinan la estructura, funcionalidad y productividad ecológica, permitiendo predecir la magnitud y dirección de los intercambios de materia y energía en el tiempo (Gurevitch et al., 2002). Los principales flujos y reservorios de una sustancia dentro de un sistema se conocen colectivamente como un ciclo, de modo que pueden representarse ciclos globales como el del

agua o ciclos locales como el del nitrógeno o el fósforo en un ecosistema forestal. La mayoría de los nutrientes esenciales para los organismos se reciclan mediante procesos biogeoquímicos, en los que intervienen reacciones tanto biológicas como químicas (Gurevitch et al., 2002).

Fundamentos de la biogeoquímica

Los ciclos biogeoquímicos, también denominados ciclos de nutrientes, describen el movimiento y transformación de los elementos químicos a través de diferentes compartimentos del planeta, atmósfera, hidrosfera, litosfera y biosfera (Carabias et al., 2009; Ha y Schleiger, 2024). Estos procesos garantizan la disponibilidad continua de elementos esenciales para las plantas, los animales y los microorganismos, sosteniendo la productividad y estabilidad ecológica (Figura 6.6).

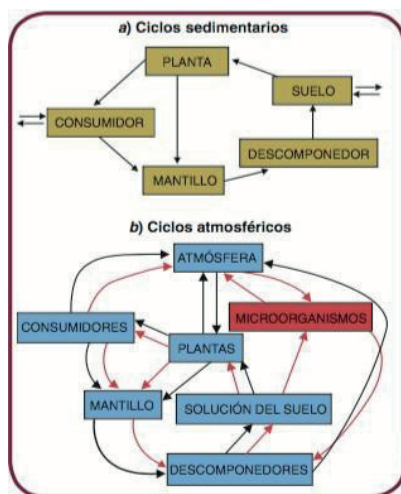


Figura 6.6. Ciclos biogeoquímicos generales (Tomado de Carabias et al., 2009).

La biogeoquímica, término acuñado por Vladimir Vernadsky en *The Biosphere* (1926), se consolidó como el campo que integra la biología, geología y química para estudiar las interacciones que vinculan los procesos abióticos con la vida (Barton y Northup, 2011; Madsen, 2011). Esta disciplina examina la composición química de la biosfera a través de los ciclos de nutrientes relevantes para la actividad biológica, los cuales mantienen el equilibrio químico global y permiten la persistencia de los ecosistemas. La biogeoquímica tiene, además, una dimensión aplicada, al servir como base para el manejo sostenible de ecosistemas y el aprovechamiento biotecnológico de los microorganismos, sustentado en avances de la genómica, genética y bioquímica enzimática (Madsen, 2011).

Tipos y dinámica de los ciclos biogeoquímicos

Los ciclos biogeoquímicos pueden clasificarse en dos tipos principales: atmosféricos y sedimentarios (Carabias et al., 2009).

Los ciclos atmosféricos o globales, también llamados gaseosos, implican la circulación de elementos en forma gaseosa a través de la biosfera, impulsados por corrientes de aire y procesos climáticos. En ellos se incluyen el agua, el carbono y el nitrógeno, cuyos movimientos son relativamente rápidos y conectan la atmósfera con los organismos vivos y los cuerpos de agua. En contraste, los ciclos sedimentarios o locales se caracterizan por el movimiento de elementos que permanecen confinados en el suelo o en los sedimentos, sin pasar por la atmósfera. Ejemplos representativos son los ciclos del calcio, fósforo, cloro y potasio, cuyo reciclaje ocurre principalmente por procesos de meteorización y descomposición.

La biosfera es una mezcla compleja y químicamente desequilibrada de materiales reducidos y oxidados. Este desequilibrio, originado hace aproximadamente 4 mil millones de años por el flujo constante de calor y materiales desde el núcleo terrestre, se mantiene gracias al ciclo de las rocas, que recicla los elementos entre zonas de subducción y surgimiento. La capa litosférica, aunque rica en elementos, constituye un reservorio de disponibilidad limitada para la biota. De ahí la relevancia de los procesos biogeoquímicos que liberan o fijan estos elementos, cerrando los circuitos de materia entre los subsistemas planetarios (Barton y Northup, 2011; Madsen, 2011).

Procesos de transformación y papel de los microorganismos

Los ciclos biogeoquímicos implican tanto transformaciones físicas (solubilización, precipitación, volatilización, fijación) como químicas y biológicas (biosíntesis, oxidación-reducción, biodegradación) (Atlas y Bartha, 2002). En conjunto, estos procesos permiten el movimiento de los nutrientes desde un compartimento a otro, como del suelo a la atmósfera o a los cuerpos de agua.

Los microorganismos desempeñan un papel esencial en estas transformaciones. Bacterias y arqueas poseen una gran diversidad metabólica y fisiológica que les permite intervenir en la mineralización, fijación, reducción y oxidación de nutrientes, asegurando la continuidad de los ciclos (Atlas y Bartha, 2002; Madsen, 2011). Los microorganismos heterótrofos obtienen energía al degradar compuestos orgánicos, mientras que los quimiolitótrofos la derivan de compuestos inorgánicos, como azufre y nitrógeno. Asimismo, algunas transformaciones ocurren de manera abiótica, como la fijación de nitrógeno atmosférico por descargas eléctricas, que produce óxidos de nitrógeno (Paul, 2015).

Desde una perspectiva ecosistémica, los procesos microbianos determinan la productividad potencial de un ecosistema, ya que regulan la disponibilidad de nutrientes para las plantas y, en consecuencia, para los consumidores superiores (Atlas y Bartha, 2002; Bowman, 2017). La descomposición de materia orgánica y el reciclado de nutrientes enlazan los mecanismos de regulación trófica tipo top-down y bottom-up, asegurando el cierre del ciclo energético (Leroux y Loreau, 2015).

Elementos biogénicos y velocidad de reciclaje

La biogeoquímica parte del principio de que la composición química de la vida refleja la del Universo. Seis elementos, hidrógeno, carbono, nitrógeno, oxígeno, fósforo y azufre son considerados biogénicos y constituyen aproximadamente el 95% de la masa viva (Schlesinger y Bernhardt, 2020). Además, al menos 25 elementos adicionales son esenciales para una o más formas de vida. La abundancia cósmica de los elementos es muy diferente a la abundancia de los elementos en los organismos y aunque todos ellos presentan una composición química muy similar, no tienen las mismas cantidades y requerimientos, por lo que se dice que la vida es un conjunto de muchos elementos en solución (Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Abundancia relativa de los principales elementos. Datos como porcentaje en peso seco (tomado de Colinvaux, 1993).

ELEMENTO	HUMANO ADULTO	ALFALFA	ATMÓSFERA SOLAR	TIERRA TOTAL	CORTEZA TERRESTRE	AGUA MARINA
Hidrógeno	6.60	5.54	53.0	traza	0.14	10.8
Helio	-	-	42.0	traza	0.00000003	5.0×10^{-11}
Boro	-	-	traza	traza	0.0003	0.0005
Carbón	48.43	45.37	0.012	traza	0.03	0.003
Nitrógeno	12.85	3.30	0.031	traza	0.005	0.00005
Oxígeno	23.70	41.04	4.7	28.0	46.6	87.5
Sodio	0.65	0.16	0.0024	0.14	2.8	1.05
Magnesio	-	-	0.043	17.0	2.1	0.13
Aluminio	-	-	0.0031	0.4	8.1	0.000001
Sílice	-	-	0.029	13.0	27.7	0.0003
Fósforo	1.58	0.28	traza	0.03	0.12	0.000007
Azufre	1.60	0.44	0.014	2.7	0.05	0.09
Cloro	0.45	0.28	traza	traza	0.02	1.90
Potasio	0.55	0.91	0.00033	0.07	2.6	0.04
Calcio	3.45	2.31	0.0036	0.61	3.6	0.04
Vanadio	-	-	0.000031	traza	0.02	0.0000002
Manganeso	0.10	0.33	0.00086	0.09	0.10	0.0000002

Hierro	-	-	0.167	35.0	5.0	0.000001
Cobalto	-	-	0.00034	0.20	0.002	0.00000005
Níquel	-	-	0.0029	2.7	0.01	0.0000002
Cobre	-	-	0.000058	traza	0.01	0.0000003
Zinc	-	-	0.00021	traza	0.01	0.000001
Molibdeno	-	-	traza	traza	0.0015	0.000001
Iodo	-	-	traza	traza	0.00003	0.000006

La velocidad de reciclaje de cada elemento es proporcional a su abundancia en la biomasa. Los elementos biogénicos se reciclan rápidamente, mientras que los elementos secundarios (Mg, K, Na, halógenos) y los traza (B, Co, Cr, Cu, Mo, Ni, Se, Sn, V, Zn) presentan ciclos más lentos. Algunos elementos traza como Fe, Mn, Ca y Si tienen, sin embargo, reciclajes intensos debido a su papel estructural en esqueletos y exoesqueletos de organismos marinos y terrestres (Barton y Northup, 2011). Incluso elementos no esenciales o tóxicos, como el mercurio o el cesio, participan en procesos de reciclaje mediante transformaciones microbianas, como la metilación biológica (Atlas y Bartha, 2002).

Relevancia ecológica y ambiental

Cada ciclo biogeoquímico es un sistema dinámico de entrada, almacenamiento y salida de nutrientes, donde los procesos de meteorización, lixiviación, escorrentía y descomposición determinan la redistribución de materiales (Bosco et al., 2004). En los ecosistemas terrestres, estos procesos se organizan jerárquicamente en ciclos geoquímicos (externos) y bioquímicos (internos o de retranslocación), que aseguran la circulación de los nutrientes desde la roca madre hasta la biomasa y de regreso al suelo (Winckler et al., 1999; Oxford-Complutense, 2000).

El conocimiento de los ciclos biogeoquímicos es esencial para entender la homeostasis ecosistémica, pues garantizan el equilibrio funcional y la permanencia de los sistemas naturales (Dajoz y Leiva, 2003). Estos ciclos mantienen los flujos de energía y materia que sostienen la vida, al mismo tiempo que amortiguan los impactos de disturbios naturales y antropogénicos.

Sin embargo, las actividades humanas han alterado significativamente la velocidad y magnitud de estos ciclos. La industrialización y el uso intensivo de fertilizantes han duplicado el flujo global de nitrógeno desde la época preindustrial (Galloway et al., 2008), modificando la estructura trófica, la composición de comunidades y la capacidad de resiliencia de los ecosistemas.

En suma, los ciclos biogeoquímicos constituyen la base funcional de los ecosistemas al integrar la materia viva y no viva en un flujo continuo de energía y nutrientes. Estos procesos no solo sostienen la productividad primaria y la diversidad biológica, sino que también regulan el clima, la composición atmosférica y la estabilidad del planeta. Su comprensión es esencial para el manejo y conservación de los ecosistemas, así como para prever los efectos del cambio global sobre la biosfera.

Ciclo hidrológico

El ciclo del agua o ciclo hidrológico constituye uno de los procesos más fundamentales para el mantenimiento de la vida en la Tierra. A través de él, el agua circula de manera continua entre la hidrosfera, la atmósfera, la litosfera y la biosfera, modificando su estado físico (sólido, líquido o gaseoso) y asegurando el equilibrio térmico y ecológico del planeta (PNUMA, 2010) (Figura 6.7). Comprender sus mecanismos y dinámicas es esencial para interpretar la regulación climática, la productividad biológica y la conectividad entre los ecosistemas acuáticos y terrestres.

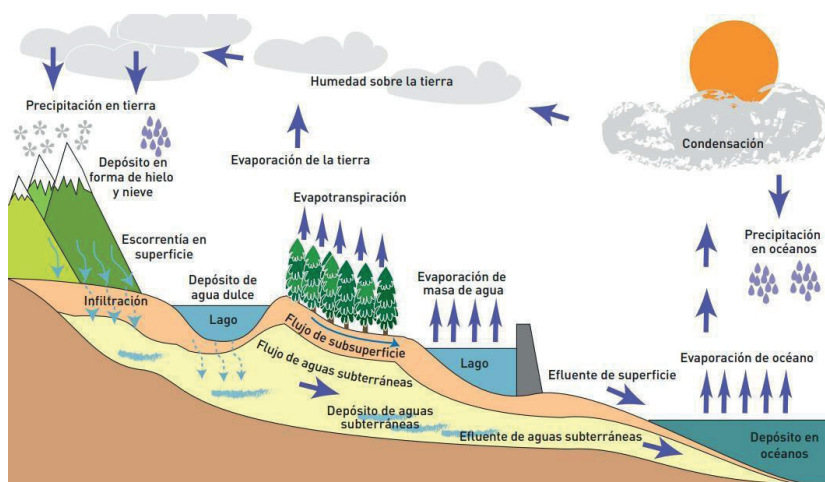


Figura 6.7. Ciclo del agua. Tomado de PNUMA (2010).

Distribución y reservorios del agua en la Tierra

De acuerdo con Gurevitch et al. (2002) y Carabias et al. (2009), el agua se distribuye de forma desigual entre cinco grandes reservorios:

1. Océanos y mares, que contienen cerca del 97% del agua del planeta.

2. Glaciares y casquetes polares, que almacenan alrededor del 2% en estado sólido.
3. Aguas subterráneas, localizadas en acuíferos que regulan la disponibilidad de agua dulce.
4. Aguas continentales superficiales, como ríos, lagos, lagunas y humedales.
5. Atmósfera, que contiene una pequeña fracción en forma de vapor, pero de gran importancia ecológica.

Adicionalmente, una parte del agua se encuentra atrapada en las capas profundas de la litosfera, incorporándose lentamente a la biosfera mediante procesos geotérmicos y emanaciones volcánicas (Figura 6.8).

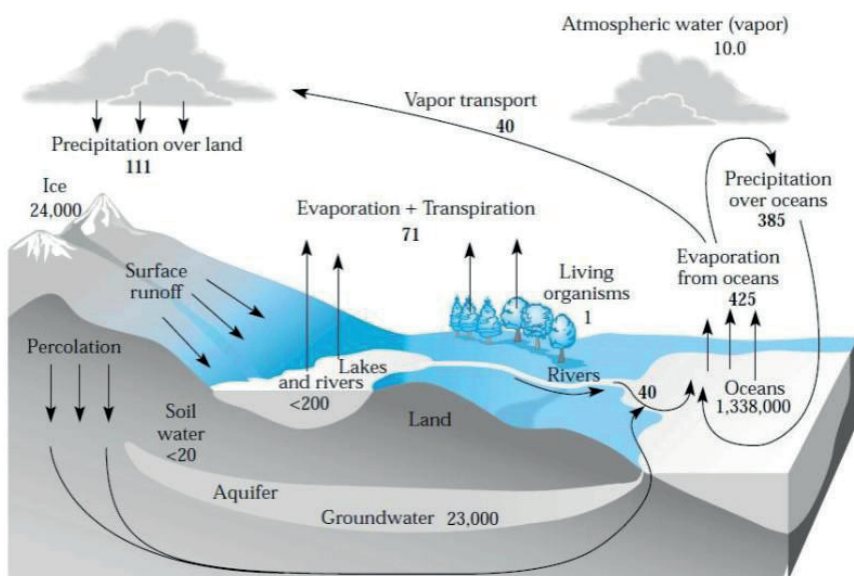


Figura 6.8. Ciclo global del agua (Tomado de Gurevitch et al., 2002).

Volumen y porcentaje de estos reservorios se observan en la Tabla 6.2.

Tabla 6.2. Reservorios de agua en la biósfera. Volumen y porcentaje de los reservorios de agua presentes en la Tierra (Tomado de Colinvaux, 1993).

RESERVORIO	VOLUMEN DE AGUA (x 10 ⁶ km ³)	% TOTAL
Océanos	1322.0	97.21
Glaciares	29.2	2.15
Agua subterránea	8.4	0.62
Aguas negras	0.067	0.005
Lagos	0.125	0.009
Mares internos y lagos salinos	0.104	0.008
Ríos y arroyos	0.001	0.0001
Atmósfera (nubes y vapor)	0.013	0.001

El vapor de agua atmosférico y la humedad del aire

El aire atmosférico nunca está completamente seco, sino que siempre contiene cierta proporción de vapor de agua proveniente principalmente de la evaporación oceánica (Cifuentes et al., 1986). La humedad atmosférica varía de un punto a otro del planeta: alcanza sus valores máximos sobre las regiones ecuatoriales oceánicas, mientras que presenta los mínimos en los desiertos, donde el agua superficial es escasa.

Los vientos desempeñan un papel fundamental, ya que mezclan las capas de aire seco y húmedo, transportando el vapor de agua lejos de su lugar de origen y dando lugar a masas de aire con diferente contenido de humedad. Este intercambio constituye la base de la circulación general atmosférica, la cual redistribuye el vapor de agua a escala global (Figura 6.9).

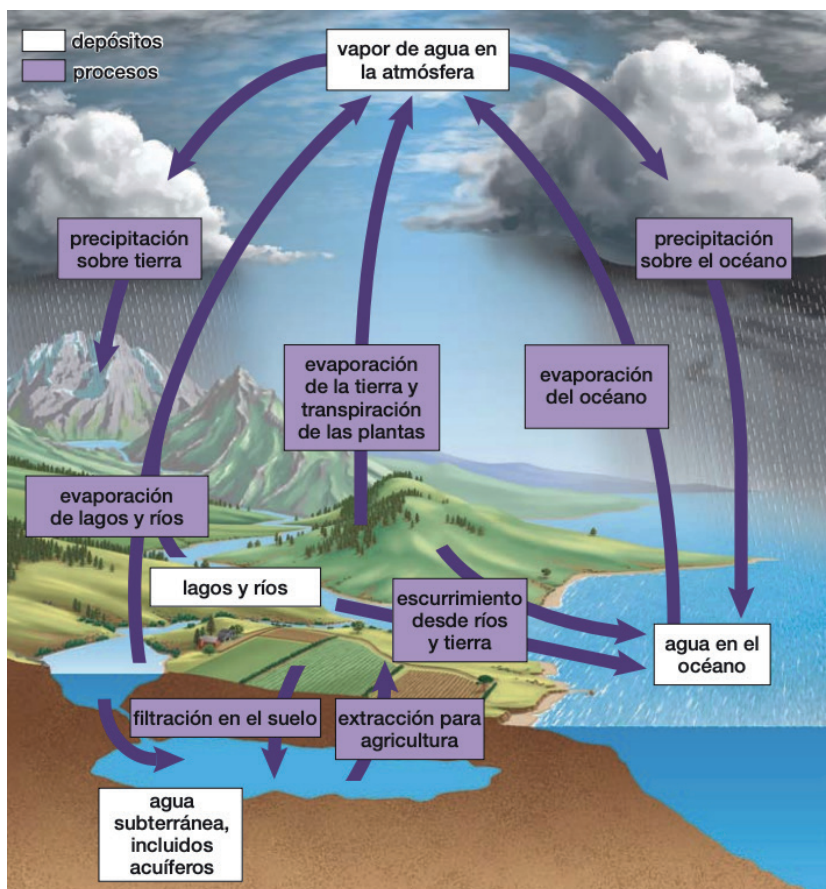


Figura 6.9. Ciclo global del agua (Tomado de Audesirk et al. 2013).

Etapas del ciclo hidrológico

El ciclo del agua comprende, de manera general, cinco etapas interconectadas (PNUMA, 2010):

1. Evaporación y transpiración

La evaporación es el proceso mediante el cual el agua superficial se transforma en vapor por acción de la energía solar. Este fenómeno es más intenso cuanto mayor es la temperatura, la radiación solar y la agitación del aire (Cifuentes et al., 1986). Así, las regiones ecuatoriales de los océanos pueden evaporar hasta dos metros de agua al año, mientras que en el Mar Mediterráneo la cifra alcanza aproximadamente 1.5 metros. En contraste, en las zonas polares la evaporación es mínima.

Además de las diferencias latitudinales, la evaporación también presenta variaciones longitudinales; por ejemplo, sobre la Corriente del Golfo, en el Atlántico occidental, la evaporación es casi el doble de la registrada frente a Europa, a la misma latitud (Cifuentes et al., 1986). Se estima que el promedio anual de evaporación de todos los océanos es de 97.3 cm de espesor.

Este proceso no solo impulsa el ciclo hidrológico, sino que también modera la temperatura superficial de los océanos, pues el cambio de fase del agua absorbe una gran cantidad de energía solar. La evaporación, además, aumenta la salinidad marina, ya que concentra las sales disueltas, contrarrestando el efecto diluyente de la precipitación (Cifuentes et al., 1986).

La transpiración vegetal, por su parte, libera agua hacia la atmósfera a través de los estomas de las hojas. En conjunto, la evapotranspiración constituye la principal fuente de vapor de agua atmosférico (Carabias et al., 2009). Las plantas, y en menor medida los animales y los seres humanos, tienen así la capacidad de modificar local y globalmente el ciclo del agua (Gurevitch et al., 2002) (Figura 6.10).

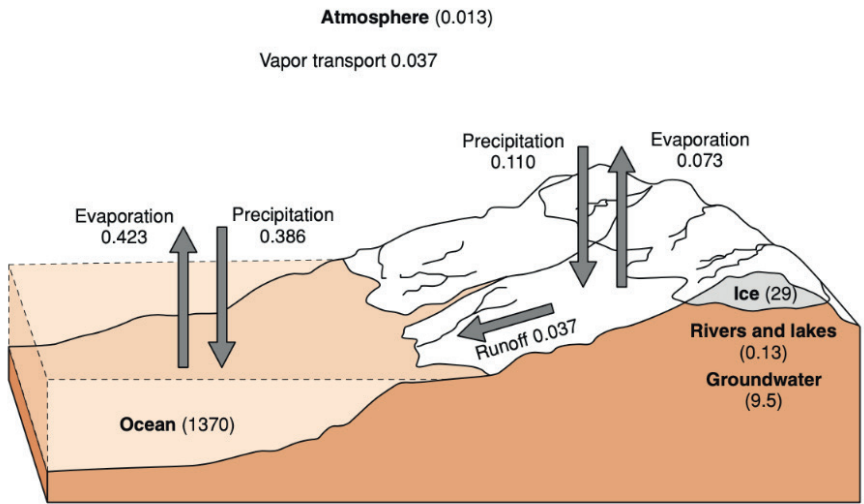


Figura 6.10. Ciclo hidrológico.

2. Condensación y formación de nubes

Al ascender en la atmósfera, el vapor de agua se enfría y condensa en diminutas gotas que forman las nubes. Este fenómeno ocurre cuando las masas de aire húmedo marítimo entran en contacto con masas de aire frío de origen continental (Cifuentes et al., 1986). Las nubes pueden alcanzar un espesor aproximado de un kilómetro, formando un “mar de nubes” perceptible desde altitudes elevadas.

La niebla representa otra forma de condensación, cuando las masas de aire saturadas de humedad contactan con la superficie fría de la tierra o del mar, reduciendo la visibilidad. Este fenómeno es común en zonas costeras o en valles durante noches frías tras días cálidos.

3. Precipitación

A medida que las gotas en las nubes se agrupan y aumentan su peso, caen por efecto de la gravedad, generando lluvia, nieve o granizo según las condiciones térmicas. Se calcula una precipitación media global de 89.7 cm por año, con un diámetro promedio de gotas de 2 mm (Cifuentes et al., 1986). Las lluvias más intensas suelen tener gotas de mayor tamaño y duración más breve.

La topografía influye de manera decisiva: las montañas obligan a ascender las masas de aire húmedo, lo que causa su enfriamiento y la consecuente condensación y precipitación (efecto orográfico). No obstante, existen zonas con alta nubosidad, pero escasa lluvia, generando condiciones de sequía.

La precipitación oceánica varía también según la latitud y la extensión de cada océano, siendo mayor en el Pacífico, intermedia en el Índico y menor en el Atlántico. En general, alcanza su máximo en las zonas subecuatoriales de ambos hemisferios (Cifuentes et al., 1986).

4. Escorrentía y circulación superficial

El agua que alcanza la superficie terrestre puede escurrir sobre el terreno formando arroyos, ríos y torrentes que transportan sedimentos y solutos hacia el mar. Se estima que la red fluvial mundial tiene una longitud conjunta superior a 130,000 km, y que las corrientes principales descargan aproximadamente 13,000 millones de m³ de agua por hora hacia los océanos (Cifuentes et al., 1986). Durante este trayecto, el agua disuelve minerales y arrastra materiales que se sedimentan posteriormente en los fondos oceánicos, reintegrándose al ciclo.

5. Infiltración y almacenamiento subterráneo

Una fracción del agua precipitada se infiltra en el suelo, alimentando los acuíferos que constituyen reservas naturales de agua dulce. Estos depósitos subterráneos emergen a la superficie a través de manantiales, de los cuales se abastecen plantas, animales y seres humanos (Cifuentes et al., 1986). Otra parte del agua infiltrada vuelve a la atmósfera mediante evaporación o transpiración, cerrando el ciclo (Figura 6.11).

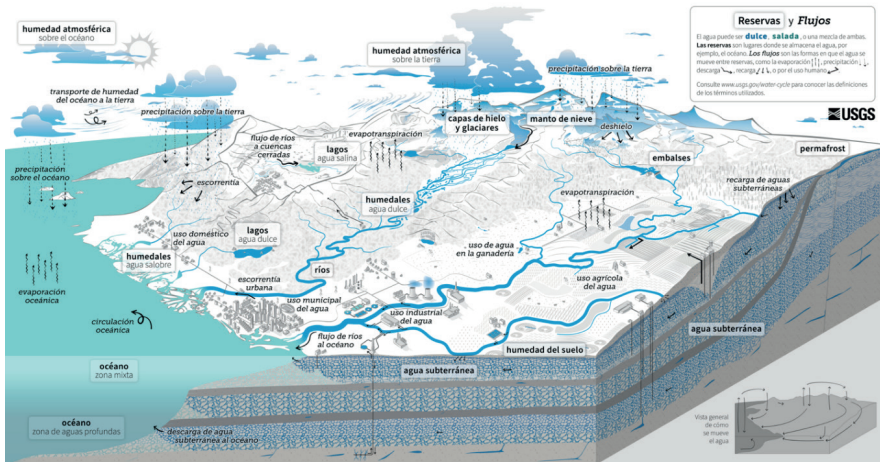


Figura 6.11. Ciclo hidrológico. Principales mecanismos y rutas en tierra y agua (Tomado de *United States Geological Survey*, 2019).

Intercambio global de agua y balance energético

Se calcula que alrededor de 10 billones de toneladas de vapor de agua se mueven constantemente en la atmósfera por acción del viento; de ellas, un billón precipita sobre la Tierra cada día, mientras que otro billón se evapora nuevamente desde los océanos (Cifuentes et al., 1986). Esto implica que el tiempo de renovación del vapor atmosférico es de aproximadamente 10 días, lo que refleja la alta dinámica del sistema hidrológico global.

Variabilidad regional y papel ecológico de la vegetación

El ciclo del agua no es homogéneo en todas las regiones. Por ejemplo, en la Cuenca del Amazonas, entre un cuarto y la mitad de la precipitación proviene de la evapotranspiración del propio bosque, demostrando la capacidad autorreguladora de los ecosistemas tropicales (Eltahir y Bras, 1994). La pérdida de cobertura vegetal altera profundamente este equilibrio, reduciendo la humedad atmosférica, aumentando la escorrentía superficial y afectando los regímenes de precipitación locales.

Importancia ecológica y climática del ciclo hidrológico

El ciclo hidrológico constituye el motor físico y biogeoquímico de la biosfera, ya que:

- Regula la disponibilidad de agua dulce para los ecosistemas y las sociedades humanas.
- Controla la temperatura y la humedad del planeta mediante los flujos de energía latente.
- Transporta nutrientes, sedimentos y materia orgánica, promoviendo la productividad y fertilidad de los suelos.
- Influye en la estructura y dinámica de los ecosistemas acuáticos y terrestres.

Cualquier alteración de este ciclo, ya sea por cambio climático, deforestación, urbanización o sobreexplotación de acuíferos, modifica los patrones de precipitación y evapotranspiración, con impactos directos sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (Carabias et al., 2009).

Ciclo del Nitrógeno

El nitrógeno constituye el elemento más abundante de la atmósfera terrestre, representando aproximadamente el 78 % de sus gases. Este reservorio atmosférico funciona como una gran fuente potencial de nitrógeno para los organismos capaces de fijarlo biológicamente (Krebs, 1994). A pesar de su abundancia, el nitrógeno atmosférico se encuentra en forma diatómica (N_2), una molécula con un triple enlace covalente sumamente estable, lo que la hace inaccesible para la mayoría de los organismos vivos (Carabias et al., 2009). Solo ciertos microorganismos especializados pueden romper dicho enlace y convertir el nitrógeno en formas químicas asimilables, desempeñando así un papel fundamental en la productividad de los ecosistemas.

El nitrógeno es un componente esencial de proteínas, aminoácidos, clorofila, ácidos nucleicos y coenzimas, por lo que resulta indispensable para el crecimiento y desarrollo de plantas, animales y microorganismos (Emmel, 1975; Smith, 1990). Sin embargo, su disponibilidad biológica en los ecosistemas naturales suele ser baja, convirtiéndose en un factor limitante para la productividad primaria (Binkley, 1993). Casi todo el nitrógeno aprovechable por las plantas proviene de la actividad bacteriana y algal del suelo, mediante la transformación del nitrógeno molecular (N_2) en compuestos reducidos u oxidados (Figura 6.12) (Colinvaux, 1993).

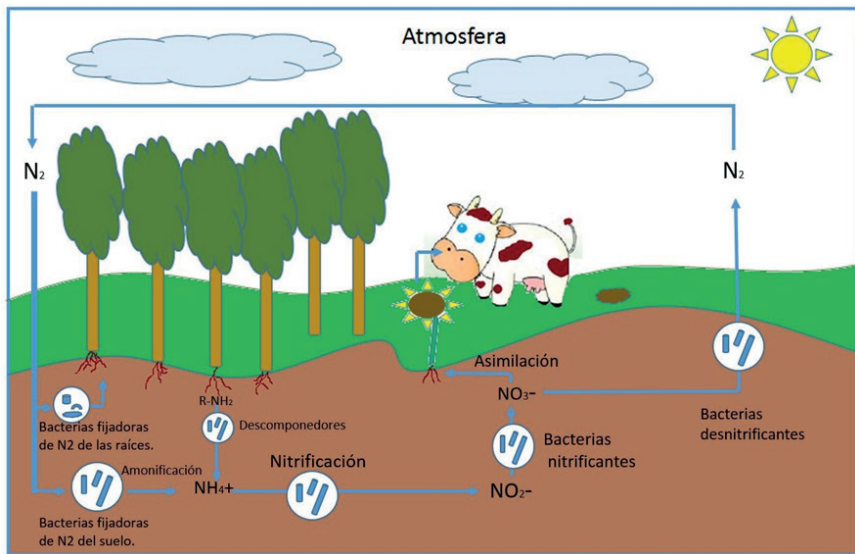


Figura 6.12. Resumen gráfico del ciclo del nitrógeno (Tomado de Roji, 2016).

Reservorios y dinámica general del ciclo

El ciclo del nitrógeno comprende la circulación de este elemento entre la atmósfera, la biosfera, la hidrosfera y la litosfera, mediante una serie de procesos microbianos y fisicoquímicos. Los principales reservorios incluyen la atmósfera (en forma de N_2), el suelo y los sedimentos (donde se acumulan nitratos, nitritos y amonio), y la biomasa viva y muerta (conteniendo nitrógeno orgánico). El ciclo es complejo y depende de la interacción entre organismos fijadores, nitrificantes y desnitrificantes, que capturan, transforman y liberan el nitrógeno de nuevo a la atmósfera (Corrales-Ramírez et al., 2017) (Figura 6.13).

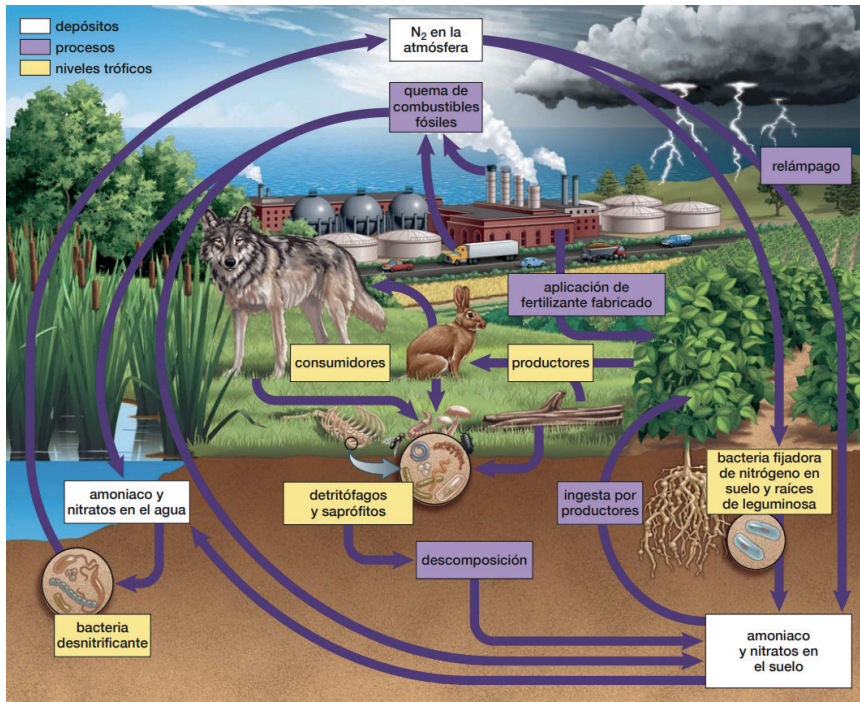


Figura 6.13. Resumen gráfico del ciclo del nitrógeno (Tomado de Audesirk et al. 2013).

Etapas principales del ciclo

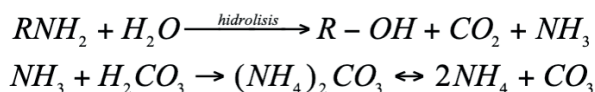
1. Fijación del nitrógeno

La fijación del nitrógeno es el proceso mediante el cual el nitrógeno atmosférico (N_2) se transforma en amonio (NH_4^+) o nitratos (NO_3^-), formas químicas que las plantas pueden asimilar. Existen tres mecanismos principales de fijación (Ha y Schleiger, 2024):

- **a) Fijación atmosférica o abiótica:** La energía de los rayos descompone las moléculas de N_2 , permitiendo que los átomos se combinen con oxígeno para formar óxidos de nitrógeno. Estos se disuelven en el agua de lluvia, generando nitratos que se incorporan al suelo. Se estima que este mecanismo aporta entre 5 % y 8 % del nitrógeno total fijado anualmente.

- **b) Fijación industrial:** Bajo condiciones de alta presión y temperatura ($\approx 600^\circ C$), el nitrógeno se combina con hidrógeno para formar amoníaco (NH_3) mediante el proceso Haber-Bosch. Este amoníaco se utiliza como fertilizante o se transforma en urea y nitrato de amonio (NH_4NO_3), siendo hoy una fuente dominante de nitrógeno reactivo en los ecosistemas agrícolas (Ha y Schleiger, 2024).

• **c) Fijación biológica:** Llevada a cabo por bacterias y cianobacterias, tanto de vida libre como en simbiosis con plantas (especialmente leguminosas). Microorganismos como *Rhizobium*, *Azotobacter* y *Clostridium* fijan el nitrógeno y lo transforman en amonio, el cual se incorpora en compuestos orgánicos como aminoácidos y proteínas (Colinvaux, 1993; Carabias et al., 2009). En ambientes semiacuáticos, las cianobacterias desempeñan un papel crucial en la fertilidad de los arrozales y humedales tropicales.



2. Amonificación o mineralización

La amonificación consiste en la conversión del nitrógeno orgánico, procedente de la descomposición de restos vegetales y animales, en amoníaco (NH_3) o ion amonio (NH_4^+). Este proceso es llevado a cabo por microorganismos descomponedores, que degradan proteínas, aminoácidos, ácidos nucleicos y otros compuestos nitrogenados (Colinvaux, 1993).

El amonio resultante puede:

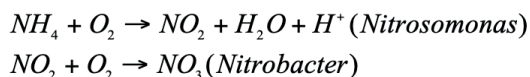
- Ser absorbido directamente por algunas plantas,
- Fijarse temporalmente a las arcillas del suelo, o
- Perderse por volatilización, especialmente en suelos alcalinos o mal drenados.

Aunque el amoníaco es tóxico para muchos vegetales, constituye un paso indispensable para la continuidad del ciclo (Krebs, 1994).

3. Nitrificación

La nitrificación es un proceso biológico aeróbico mediante el cual el amonio (NH_4^+) se oxida a nitrito (NO_2^-) y posteriormente a nitrato (NO_3^-), gracias a la acción sucesiva de bacterias quimioautótrofas como *Nitrosomonas* y *Nitrobacter*. Los nitratos generados representan la forma más asimilable de nitrógeno para las plantas, y su disponibilidad depende de factores edáficos como la aireación, humedad, pH y temperatura (óptima entre 26 °C y 32 °C) (Colinvaux, 1993).

Sin embargo, los nitratos son altamente solubles, por lo que se pierden con facilidad mediante lixiviación, especialmente en suelos húmedos o en ecosistemas agrícolas con uso intensivo de fertilizantes. Durante este proceso también puede liberarse óxido nitroso (N_2O), un gas de efecto invernadero con alto potencial de calentamiento global (Valverde et al., 2005).

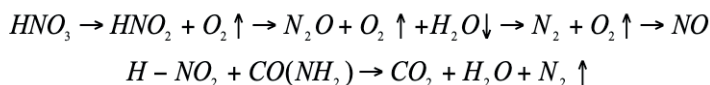


4. Asimilación

Las plantas asimilan el nitrógeno en forma de nitratos (NO_3^-) o amonio (NH_4^+), que son incorporados en aminoácidos, proteínas y ácidos nucleicos. Los consumidores obtienen nitrógeno al alimentarse de plantas u otros animales, transfiriendo así este elemento a lo largo de las redes tróficas (Emmel, 1975; Smith, 1990).

5. Desnitrificación

Finalmente, el nitrógeno retorna a la atmósfera mediante el proceso de desnitrificación, en el cual bacterias anaerobias, principalmente *Pseudomonas* y *Actinomyces*, reducen los nitratos (NO_3^-) a compuestos gaseosos como N_2 y N_2O (Corrales-Ramírez et al., 2017). Este proceso cierra el ciclo y regula la disponibilidad global de nitrógeno en los ecosistemas.



Importancia ecológica y alteraciones antrópicas

El ciclo del nitrógeno es esencial para mantener la productividad primaria y la estabilidad trófica de los ecosistemas terrestres y acuáticos. En los ambientes marinos, los compuestos nitrogenados generados por bacterias o por descomposición tienden a acumularse en los sedimentos del fondo oceánico. Con el tiempo geológico, estos pueden reincorporarse a la superficie terrestre por procesos de levantamiento tectónico, contribuyendo al reciclaje a largo plazo del nitrógeno (Ha y Schleiger, 2024) (Figura 6.14).

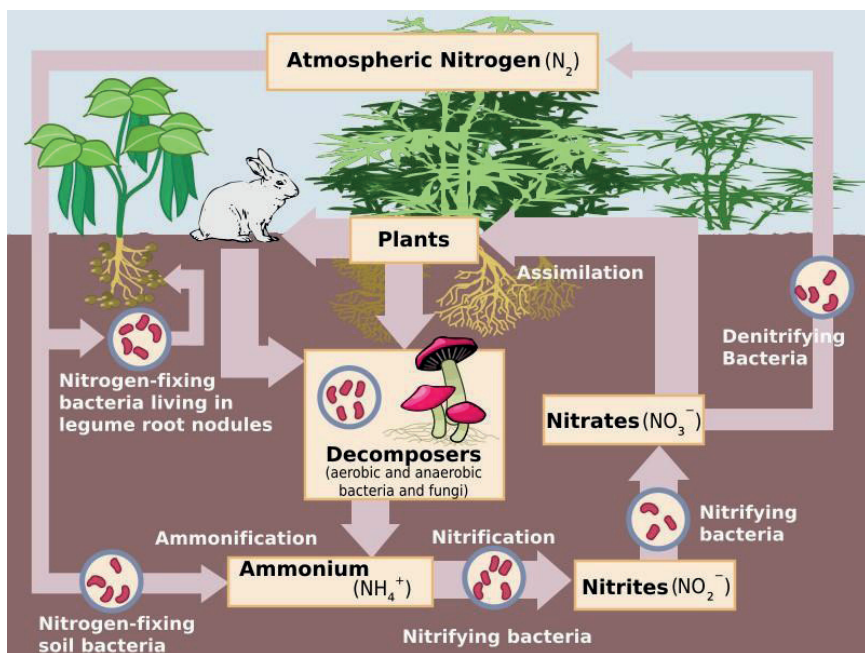


Figura 6.14. En el ciclo del nitrógeno, las bacterias fijadoras de nitrógeno en el suelo o en los nódulos de las raíces de las leguminosas convierten el gas nitrógeno (N_2) de la atmósfera en ion amonio (NH_4^+) (Tomado de Ha y Schleiger 2024).

No obstante, la intervención humana ha modificado profundamente este equilibrio natural. El uso extensivo de fertilizantes nitrogenados industriales, la quema de combustibles fósiles y las emisiones ganaderas han incrementado la cantidad de nitrógeno reactivo en la biosfera, lo que provoca eutrofización de ecosistemas acuáticos, acidificación de los suelos y perturbación de comunidades biológicas (Falkowski, 2000).

En síntesis, el nitrógeno circula entre los componentes bióticos y abióticos del planeta a través de una secuencia de transformaciones mediadas por microorganismos, que incluyen la fijación, amonificación, nitrificación, asimilación y desnitrificación. Su compleja dinámica convierte al nitrógeno en un elemento clave para el funcionamiento y resiliencia de los ecosistemas, así como en un indicador crítico de los impactos humanos sobre los ciclos biogeoquímicos globales (Figura 6.15).

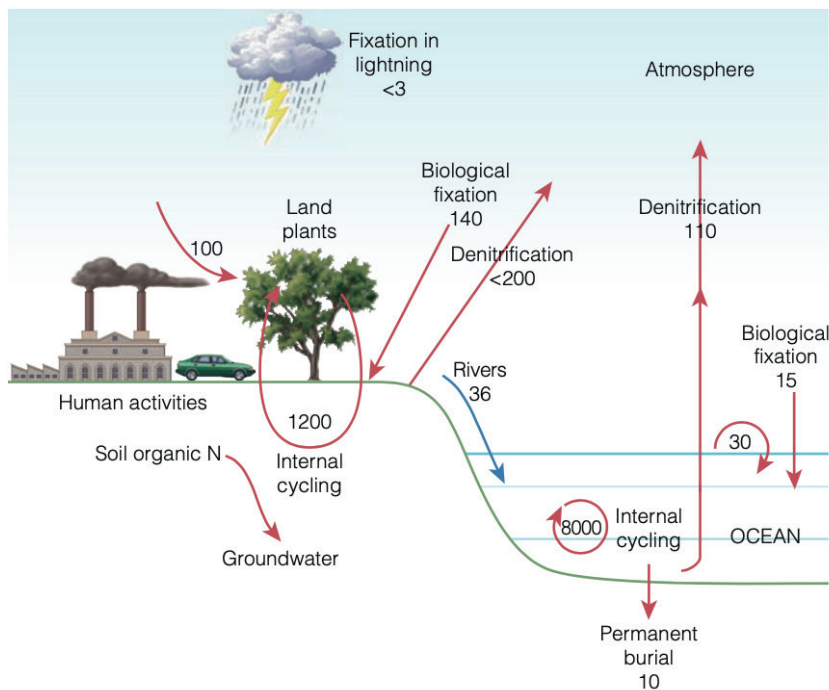


Figura 6.15. Ciclo del nitrógeno en sistemas terrestres. Principales mecanismos y rutas seguidas durante el ciclo (Tomado de Krebs, 2014).

Ciclo del fósforo

El fósforo (P) es un elemento esencial para todos los organismos vivos, ya que participa en numerosos procesos metabólicos y estructurales. Forma parte de azúcares fosforados, ácidos nucleicos, adenosín trifosfato (ATP) y fosfolípidos, entre otros compuestos que intervienen en la transferencia y almacenamiento de energía, en la replicación del material genético y en la conformación de las membranas celulares (Emmel, 1975; Smith, 1990). Debido a su papel bioquímico, el fósforo resulta clave para la productividad primaria y, en consecuencia, para la estabilidad de los ecosistemas.

A pesar de su importancia, el fósforo es un nutriente extremadamente limitado en la naturaleza. En los suelos representa apenas entre 0.01 y 0.02 %, y su disponibilidad biológica depende de su forma química y del ambiente edáfico en el que se encuentra. Este elemento se presenta principalmente como fosfatos inorgánicos (adsorbidos o precipitados) y compuestos orgánicos no descompuestos (Greenwood y Blake, 2006). En su forma más común, el fósforo biodisponible se encuentra como dihidrógeno fosfato (H_2PO_4^-) y hidrógeno fosfato (HPO_4^{2-}), que son las especies químicas absorbidas por las plantas.

Distribución y disponibilidad en el suelo

La disponibilidad del fósforo está fuertemente condicionada por el pH del suelo. En suelos muy ácidos, el fósforo tiende a precipitarse con iones de hierro (Fe) y aluminio (Al), mientras que en suelos básicos se combina con calcio (Ca), reduciendo su solubilidad y asimilación por las plantas. El intervalo óptimo de disponibilidad se encuentra entre pH 5 y 7, rango en el cual predominan las formas asimilables H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} .

Asimismo, la materia orgánica juega un papel determinante, ya que promueve la formación de quelatos, sustancias que se combinan preferentemente con metales como Fe, Mn y Al, evitando que estos inmovilicen al fósforo. Así, una mayor cantidad de materia orgánica favorece una mayor disponibilidad relativa de fósforo, aunque cabe señalar que esta no genera fósforo nuevo, sino que modula su accesibilidad (Binkley, 1993).

Reservorios y dinámica general del ciclo

El fósforo no posee una fase gaseosa estable en la atmósfera, por lo que, a diferencia del nitrógeno o el carbono, su circulación se restringe al medio litosférico, acuático y biológico. En consecuencia, su reciclaje depende casi por completo de procesos de meteorización, erosión, transporte hídrico, sedimentación y descomposición biológica (Valverde et al., 2005).

En los ecosistemas terrestres, la principal fuente de fósforo proviene de la meteorización química de rocas fosfatadas, que libera iones de fosfato (PO_4^{3-}) al suelo. Una parte de este fósforo es absorbida por las plantas, otra se fija nuevamente a los minerales del suelo, y el resto es transportado por escorrentía hacia cuerpos de agua. En los ecosistemas acuáticos, los fosfatos disueltos son utilizados por fitoplancton, algas y bacterias, entrando así a las redes tróficas acuáticas (Carabias et al., 2009).

Procesos principales del ciclo

1. Liberación geológica

El fósforo se encuentra en la corteza terrestre principalmente en minerales como apatita y otros fosfatos de calcio. A través de la erosión y meteorización, estos compuestos liberan fosfatos inorgánicos solubles que son incorporados al suelo o transportados por el agua. Sin embargo, gran parte de este fósforo liberado se secuestra rápidamente en fases minerales más recalcitrantes, limitando su disponibilidad diaria para los organismos (Westheimer, 1987).

2. Asimilación biológica

Las plantas absorben el fósforo en forma de H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} , que posteriormente se incorporan en moléculas orgánicas esenciales como ATP, ácidos nucleicos y fosfolípidos. Las plantas requieren aproximadamente entre un 10 y un 15 % de fósforo respecto al nitrógeno para mantener un metabolismo equilibrado (Binkley, 1993). Los consumidores herbívoros obtienen fósforo al alimentarse de tejidos vegetales, y este pasa luego a los carnívoros a través de las cadenas tróficas.

3. Mineralización

Tras la muerte y descomposición de plantas y animales, el fósforo orgánico regresa al suelo o al sedimento mediante la acción de microorganismos descomponedores, que lo transforman nuevamente en fosfatos inorgánicos solubles. Estas formas inorgánicas pueden ser reabsorbidas por las plantas o, si no son captadas, lixiviar-se hacia cuerpos de agua superficiales.

4. Transporte y ciclo sedimentario

Los fosfatos disueltos en el agua pueden ser transportados por los ríos hacia lagunas, estuarios y mares, donde se incorporan a las cadenas tróficas marinas. En el ambiente marino, los fosfatos terminan depositados en los sedimentos del fondo, que constituyen el mayor reservorio global de fósforo. Con el tiempo, parte de este fósforo sedimentario puede reincorporarse a los ecosistemas terrestres a través de procesos tectónicos o mediante el guano de aves marinas, que constituye una fuente natural y concentrada de fósforo para los suelos costeros (Carabias et al., 2009; Ha y Schleiger, 2024) (Figura 6.16).

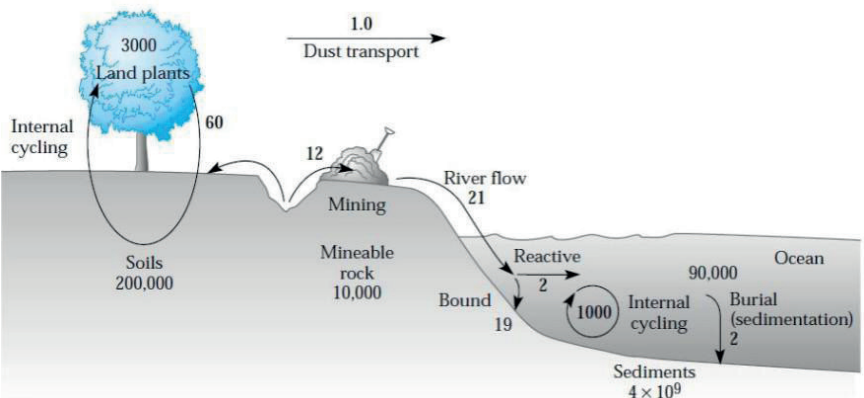


Figura 6.16. Ciclo global del fósforo (Tomado de Gurevitch et al., 2002).

Particularidades ecológicas y ejemplos biogeográficos

Existen regiones del planeta que presentan agotamiento extremo de fósforo, como la cuenca del Amazonas o las antiguas islas volcánicas de Hawái, donde la meteorización prolongada ha agotado los minerales fosfatados. En tales ecosistemas, la productividad primaria depende de la pequeña cantidad de fósforo transportada por polvo atmosférico de origen transoceánico, particularmente desde el desierto del Sahara, el cual actúa como un fertilizante natural a escala planetaria (Kurtz et al., 2001) (Figura 6.17).

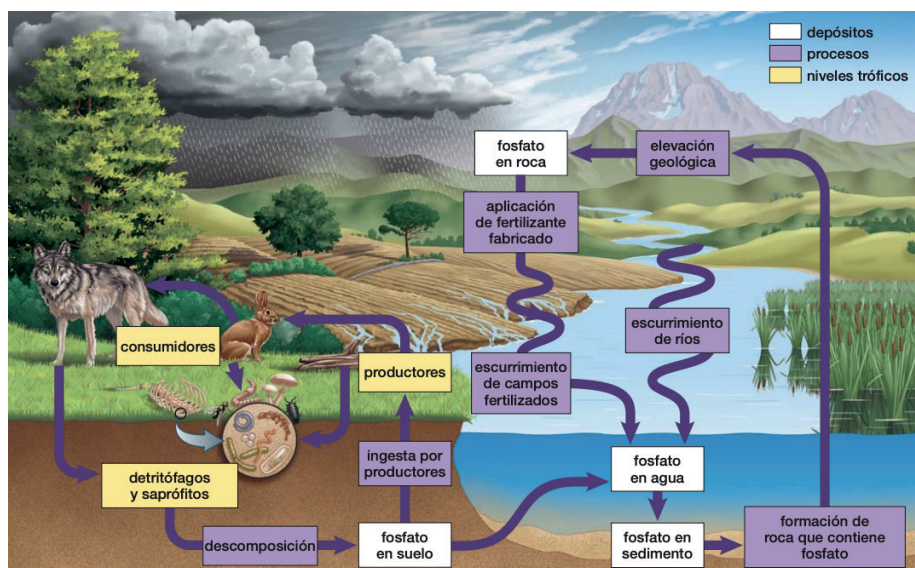


Figura 6.17. Ciclo del fósforo (Tomada de Audesirk et al. 2013).

Síntesis ecológica

El ciclo del fósforo es considerado sedimentario y relativamente simple, ya que no involucra procesos de reducción u oxidación como otros ciclos biogeoquímicos. Su dinámica se basa en dos posibilidades fundamentales:

1. Fijación rápida del fósforo en compuestos insolubles del suelo o los sedimentos.
2. Disponibilidad temporal para la absorción de las plantas y su transferencia a través de las redes tróficas.

En síntesis, el fósforo es un elemento esencial pero escaso, cuya disponibilidad regula la productividad de los ecosistemas terrestres y acuáticos. Su ciclo depende estrechamente de la interacción entre procesos geológicos y biológicos, y es altamente sensible a las condiciones del suelo, el pH, la materia orgánica y la actividad microbiana. La comprensión de su dinámica resulta fundamental para el manejo sostenible de los suelos, la conservación de los ecosistemas y la mitigación de procesos de eutrofización causados por el exceso de fósforo derivado de actividades humanas (Valverde et al., 2005) (Figura 6.18).



Figura 6.18. Ciclo del fósforo en sistemas terrestres. Rutas seguidas en el ciclo para su disponibilidad (Tomado de Rye et al. 2016, modificación del trabajo de USGS).

Ciclo del carbono

El carbono (C) es uno de los elementos más fundamentales de la Tierra y constituye el eje central de la vida. Es el principal componente estructural de los seres vivos y su ciclo está íntimamente vinculado al **flujo de energía en los ecosistemas**, a la **dinámica de la atmósfera**, y al **funcionamiento global del planeta**. La estructura electrónica del átomo de carbono, con cuatro electrones de valencia, le permite formar enlaces covalentes múltiples consigo mismo y con otros elementos, lo que da origen a una extraordinaria diversidad de compuestos orgánicos, base de la complejidad biológica y de la materia viva (Carabias et al., 2009; Bralower y Bice, 2024).

Fuera de los organismos, el carbono se encuentra en la **atmósfera como dióxido de carbono (CO₂)**, en la **hidrosfera disuelto en forma de carbonatos y bicarbonatos**, y en la **litosfera** formando rocas sedimentarias como calizas y dolomitas. En conjunto, el flujo y los reservorios de carbono a través de la biosfera, la atmósfera, la hidrosfera y la geosfera constituyen uno de los **ciclos biogeoquímicos globales más complejos e interdependientes**. Su estudio requiere integrar conocimientos de biología, química, geología y oceanografía para comprender su dinámica y las causas de sus alteraciones (Carabias et al., 2009; Bralower y Bice, 2024).

Reservorios principales y dinámica global

El carbono se distribuye en cinco grandes compartimentos de la Tierra:

1. **Organismos vivos terrestres**, que lo contienen en compuestos orgánicos;
2. **Atmósfera**, donde se encuentra principalmente como CO₂;
3. **Suelo**, en forma de materia orgánica en descomposición;
4. **Litosfera**, como combustibles fósiles y rocas carbonatadas;
5. **Océanos**, tanto disuelto como CO₂ o formando carbonatos en conchas y esqueletos de organismos marinos.

El CO₂ atmosférico es captado por **organismos fotosintéticos** (plantas, algas y bacterias) que, mediante la energía solar, el agua y el CO₂, sintetizan **moléculas orgánicas** como azúcares, lípidos y proteínas. Este proceso no solo almacena carbono en los tejidos de los organismos autótrofos, sino que también libera **oxígeno molecular (O₂)** a la atmósfera, cerrando el vínculo entre los ciclos del carbono y del oxígeno (Gurevitch et al., 2002; Carabias et al., 2009) (Figura 6.19).

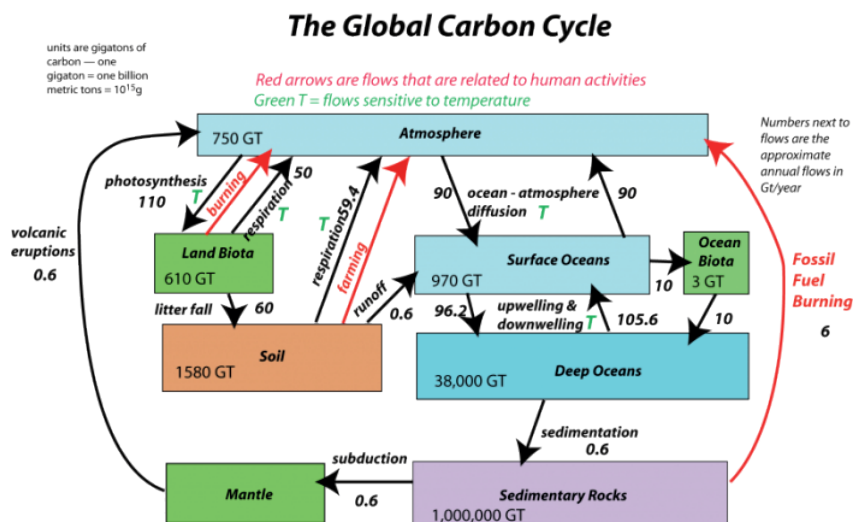


Figura 6.19. El ciclo global del carbono, mostrando los diferentes reservorios de carbono y los intercambios entre reservorios en gigatoneladas por año (Tomado de Bralower y Bice 2024).

Procesos biológicos fundamentales

1. Fotosíntesis

La fotosíntesis es el punto de partida del ciclo del carbono. Los organismos fotosintéticos capturan CO_2 atmosférico o disuelto en el agua y, con ayuda de la energía solar, lo transforman en **carbohidratos simples** (azúcares). En este proceso se libera oxígeno como subproducto. El carbono incorporado se almacena en los tejidos vegetales y sirve como base para las redes tróficas (Figura 6.20).

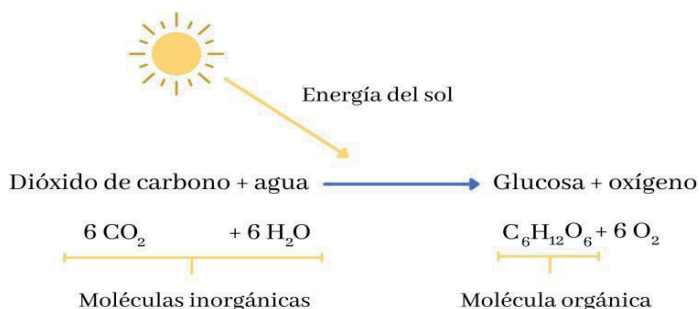


Figura 6.20. Resumen gráfico del ciclo del carbono vía fotosíntesis (Tomado de Vásquez-Tarazona, 2011).

2. Respiración celular

Tanto las plantas como los organismos consumidores utilizan parte de ese carbono durante la **respiración celular**, en la cual se oxidan los compuestos orgánicos para liberar energía, devolviendo CO_2 a la atmósfera o al agua. De esta forma, la fotosíntesis y la respiración son **procesos complementarios** que mantienen el equilibrio dinámico del ciclo (Wali et al., 2009) (Figura 6.21).

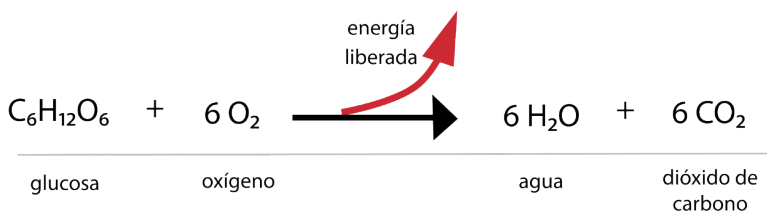


Figura 6.21. Resumen gráfico del ciclo del carbono vía respiración (Tomado de Vásquez-Tarazona, 2011).

3. Transferencia trófica y descomposición

El carbono fijado por las plantas pasa a los **consumidores primarios** (herbívoros) y luego a los **niveles tróficos superiores**. El carbono no liberado durante la respiración se transfiere al suelo o al bentos cuando los organismos mueren o excretan residuos (heces, exuvias, escamas, pelos, plumas). Los **organismos descomponedores** y **saprófagos** degradan esta materia orgánica, liberando nuevamente CO_2 y **metano** (CH_4) al ambiente (Carabias et al., 2009). La **tasa de descomposición** depende de la temperatura, la humedad, la composición química del material y el grupo taxonómico implicado (Gholz et al., 2000).

Cuando las condiciones ambientales limitan la actividad de los descomponedores, por ejemplo, en ambientes anóxicos o sedimentos profundos, el carbono puede **acumularse y quedar secuestrado** en forma de **carbón, petróleo o gas natural**, o bien depositarse en sedimentos marinos que con el tiempo forman **rocas carbonatadas**.

Intercambio entre la atmósfera y los océanos

Los océanos constituyen el **mayor reservorio activo de carbono**. El CO_2 se disuelve en el agua formando **ácido carbónico** (H_2CO_3), que a su vez se disocia en **bicarbonato** (HCO_3^-) y **carbonato** (CO_3^{2-}). Estos iones sirven de base para la formación de conchas y esqueletos calcáreos de organismos marinos. Parte del carbono es devuelto a la atmósfera por difusión o liberado durante la respiración marina, mientras que otra fracción se **entierra en los sedimentos oceánicos**, participando en el **ciclo geológico del carbono** (Valverde et al., 2005).

El intercambio de carbono entre los océanos y la atmósfera es crucial para la regulación climática. Sin embargo, el **aumento del CO₂ atmosférico** está provocando una mayor disolución de este gas en el agua, lo que genera **acidificación oceánica**, con consecuencias negativas sobre los ecosistemas marinos y la calcificación de organismos (Friedlingstein et al., 2020).

El papel de la fotosíntesis en la evolución atmosférica

Históricamente, las **bacterias fotosintéticas** fueron los primeros organismos capaces de fijar carbono mediante luz solar, hace aproximadamente **2–3 mil millones de años**. Su actividad liberó oxígeno al ambiente, transformando gradualmente la atmósfera primitiva y permitiendo el surgimiento de organismos aeróbicos. Actualmente, el oxígeno atmosférico constituye cerca del **21 %** del aire, y su presencia ha permitido la formación de la **capa de ozono (O₃)**, que protege a la biosfera de la radiación ultravioleta (Bralower y Bice, 2024).

Secuestro de carbono

El **secuestro de carbono** es el proceso por el cual el CO₂ es retirado de la atmósfera y almacenado en forma sólida o líquida, ya sea de manera **natural o artificial**. En la naturaleza, los **bosques** y los **océanos** actúan como los principales **sumideros de carbono**. Las **masas forestales** son el mecanismo más eficaz para reducir la concentración atmosférica de CO₂, y su capacidad de secuestro varía según la edad, estructura y productividad del bosque: los **bosques tropicales** presentan las tasas más altas por unidad de superficie (Law et al., 2001; Arasa-Gisbert et al., 2018).

El carbono también se almacena en el suelo y en los sedimentos marinos, donde puede permanecer **por miles o millones de años**, constituyendo un componente esencial de la estabilidad climática global (Figura 6.22).

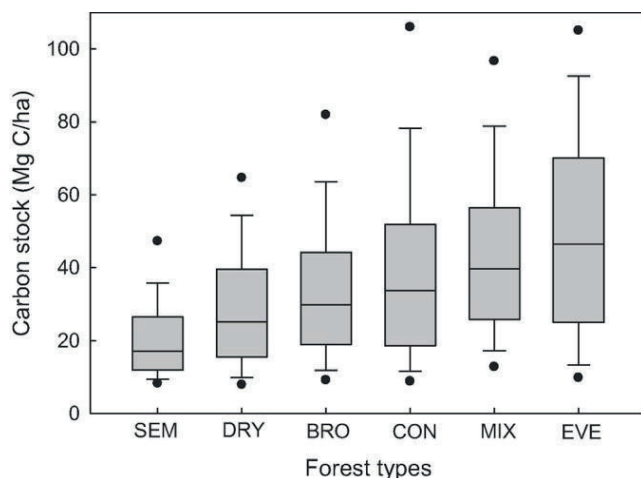


Figura 6.22. Diagrama de caja de los valores de stock de carbono en rodales de árboles (Mg C/ha) por tipo de bosque (Tomado de Arasa-Gisbert et al., 2018)

Alteraciones antropogénicas y cambio climático

Las **actividades humanas** han modificado de manera significativa el ciclo del carbono. La **quema de combustibles fósiles** (carbón, petróleo y gas natural), junto con la **deforestación y el cambio de uso del suelo**, han incrementado la emisión de CO_2 atmosférico, superando la capacidad de absorción de los sumideros naturales (Davidson y Kanter, 2014). Este exceso de gases ha intensificado el **efecto invernadero**, elevando la temperatura global y alterando los patrones climáticos del planeta (Friedlingstein et al., 2020).

Actualmente, el CO_2 representa más del **0.03 % de la atmósfera**, y cada año cerca del **0.0015 %** es consumido por la fotosíntesis (Friedlingstein et al., 2020). Sin embargo, la respiración, la descomposición y las emisiones industriales devuelven una cantidad mayor, produciendo un **desequilibrio en el balance global de carbono**. Comprender el funcionamiento y la capacidad de los **sumideros de carbono terrestres y oceánicos** es esencial para lograr la homeostasis climática y ecológica del planeta (Wali et al., 2009).

Síntesis ecológica

El **ciclo del carbono** es un proceso fundamental que interconecta la biosfera, la atmósfera, los océanos y la geosfera. Gracias a él, la vida mantiene un flujo constante de energía y materia. Sin los mecanismos naturales de reciclaje, fotosíntesis, respiración, descomposición y sedimentación, el carbono habría quedado inmovilizado en las rocas hace millones de años, imposibilitando la continuidad de la vida.

Así, el ciclo del carbono representa no solo una **base metabólica universal**, sino también un **termómetro del equilibrio ecológico global**. Su comprensión profunda permite dimensionar la relación entre los procesos biológicos, geológicos y humanos que regulan la estabilidad del sistema Tierra.

Ciclo del oxígeno

Introducción y vínculo con el carbono

El ciclo del oxígeno está íntimamente ligado al ciclo del carbono y a los procesos metabólicos básicos de la biosfera. La **fotosíntesis** es la principal fuente primaria de oxígeno en la atmósfera: durante la fijación de CO_2 , los organismos fotosintéticos liberan O_2 como subproducto. Por su parte, la **respiración celular**, la **descomposición** y la **combustión de materia orgánica** consumen O_2 y reemiten CO_2 y H_2O (Schaub y Turek, 2011). Comprender el ciclo del oxígeno exige, por tanto, analizar tanto los procesos biológicos que lo producen como aquellos que lo consumen, así como los flujos hacia y desde los compartimentos atmosférico, acuático y edáfico.

Reservorios y distribución

El **oxígeno molecular (O_2)** se concentra principalmente en la **atmósfera** ($\approx 21\%$ en volumen) y en la **hidrosfera** disuelto en aguas superficiales y profundas. También forma parte de compuestos minerales y orgánicos en la **litosfera** y en la **biomasa**. Aunque la fracción atmosférica es relativa en masa comparada con los reservorios geológicos, su presencia es crítica para la fisiología aeróbica de la mayoría de los organismos.

Procesos productores de oxígeno

Fotosíntesis oxigénica.

La fotosíntesis realizada por plantas vasculares, algas y cianobacterias transforma CO_2 y agua en materia orgánica liberando O_2 . Este proceso es el motor primario que mantiene la concentración atmosférica de oxígeno y vincula estrechamente los ciclos del C y del O. En los ecosistemas marinos, fitoplancton y cianobacterias (p. ej. *Prochlorococcus*, *Synechococcus*) tienen un papel desproporcionado en la producción primaria y, por ende, en la producción de O_2 .

Secuestro de carbono y generación neta de O_2

Cuando materia orgánica fija por fotosíntesis queda enterrada o transformada en combustibles fósiles (p. ej., en sedimentos anóxicos), ese carbono deja de reincorporarse rápidamente al ciclo y, en el balance a largo plazo, se traduce en la acumulación neta de O_2 en la atmósfera. Procesos geológicos (entierro orgánico, formación de roca carbonatada) regulan la disponibilidad de O_2 sobre escalas geológicas.

Procesos consumidores de oxígeno

Respiración aerobia

Organismos autotróficos y heterótrofos oxidan compuestos orgánicos para obtener energía, consumiendo O_2 y liberando CO_2 y H_2O . La respiración es el flujo continuo que “devuelve” carbono fijado a la atmósfera y compensa, a corto plazo, la producción fotosintética.

Descomposición y metabolismo microbiano.

La mineralización de la materia orgánica por bacterias y hongos consume oxígeno disuelto en suelos y aguas. En ambientes oxigenados la degradación es principalmente aerobia; en condiciones anóxicas predominan rutas alternativas (fermentación, respiración anaerobia) que pueden producir CH_4 u otros gases. La intensidad y la dirección de estas rutas condicionan la concentración de O_2 en sedimentos y aguas.

Combustión (natural y antropogénica)

La oxidación rápida de materia orgánica mediante fuego consume grandes cantidades de O_2 y emite CO_2 . La combustión de combustibles fósiles por actividades humanas ha aumentado la liberación de CO_2 y altera el balance de intercambio de gases entre atmósfera, biosfera y océanos (Schaub y Turek, 2011).

Dinámica en ambientes acuáticos: solubilidad, hipoxia y zonas de mínimo de oxígeno

La **solubilidad del oxígeno en el agua** depende de temperatura, salinidad y presión: aguas frías y menos salinas solubilizan más O_2 . El intercambio aire-mar, la mezcla vertical y la productividad primaria determinan la disponibilidad de oxígeno disuelto. La **eutrofización** (aporte excesivo de nutrientes) puede producir

proliferaciones algales masivas; la posterior descomposición intensa consume O_2 y origina **hipoxia o anoxia** en aguas costeras y estuarios, afectando la biodiversidad y los servicios ecosistémicos. Las **zonas de mínimo de oxígeno (OMZs)** en océanos se forman por estratificación y alta ventilación biológica y son áreas críticas para los ciclos biogeoquímicos y para la emisión de gases como N_2O .

Subciclo del ozono (O_3): formación y descomposición

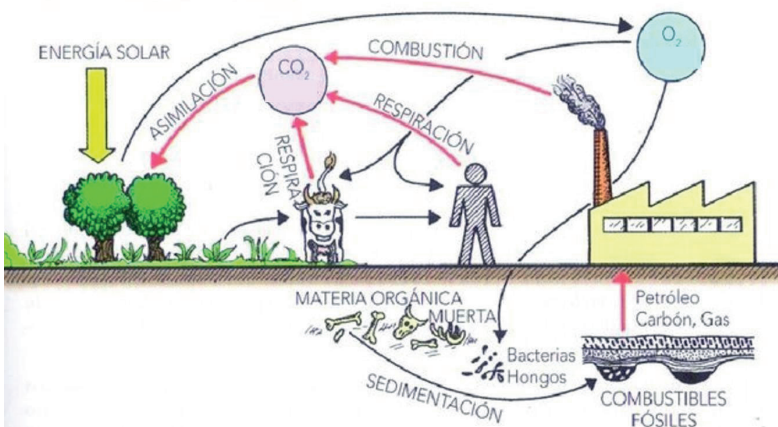
El **ozono** forma un subciclo distinto dentro del ciclo del oxígeno:

Estratosfera (capa de ozono): la radiación ultravioleta de alta energía (UV-C y UV-B) fotodisocia O_2 en átomos de oxígeno (O). Estos átomos reaccionan con O_2 para formar O_3 . La capa estratosférica de ozono absorbe gran parte de la radiación ultravioleta perjudicial, protegiendo la biosfera. La descomposición fotolítica de O_3 vuelve a generar átomos de O y O_2 , manteniendo un equilibrio dinámico.

Troposfera: en la atmósfera baja, el ozono se forma por reacciones fotoquímicas secundarias entre compuestos orgánicos volátiles (COV) y óxidos de nitrógeno (NO_x) en presencia de luz solar; este ozono troposférico actúa como contaminante y tiene efectos fitotóxicos y climáticos.

La química del ozono es compleja y sensible a variaciones en radiación, concentración de precursores químicos y circulación atmosférica (Figura 6.23).

EN AMBIENTES TERRESTRES



EN AMBIENTES ACUÁTICOS

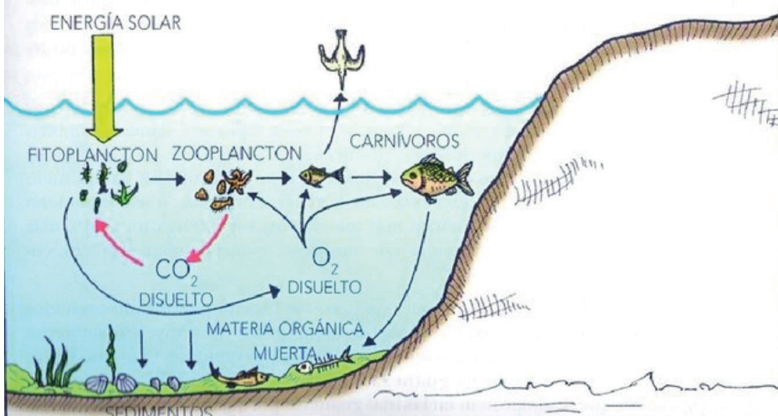


Figura 6.23. Ciclo del oxígeno.

Interacciones con otros ciclos biogeoquímicos

El ciclo del oxígeno está estrechamente entrelazado con el **ciclo del carbono** (fotosíntesis/respiración), el **ciclo del nitrógeno** (procesos redox como desnitrificación consumen O_2) y otros ciclos redox (azufre, hierro). Cambios en la producción primaria, en el enterramiento de carbono o en la emisión de gases por combustión alteran simultáneamente la disponibilidad de O_2 y la composición atmosférica.

Historia atmosférica y relevancia evolutiva

A escala geológica, la **gran oxigenación** de la atmósfera (hace ~2.4–2.0 Ga) transformó radicalmente las condiciones para la vida, permitiendo la evolución de metabolismo aeróbico y organismos de mayor complejidad. Desde entonces, la concentración de O₂ ha fluctuado, condicionada por la biosfera y procesos geológicos (Bralower y Bice, 2024). Estos cambios han tenido implicaciones profundas para la diversidad y la fisiología de los organismos.

Impactos antropogénicos y consideraciones ecológicas actuales

Las actividades humanas (combustión de combustibles fósiles, deforestación, eutrofización de aguas) han modificado flujos y tasas de intercambio de O₂ y CO₂, afectando la **capacidad de los sumideros** y promoviendo problemas ambientales como la **hipoxia costera**, el cambio climático y la pérdida de hábitats. La vigilancia de los niveles de oxígeno disuelto en ecosistemas acuáticos es una variable crítica en la gestión ambiental y en la conservación de la biodiversidad (Carabias et al., 2009).

En síntesis, el ciclo del oxígeno integra procesos físicos, químicos y biológicos que mantienen la habitabilidad del planeta: la **fotosíntesis** produce O₂; la **respiración**, la **descomposición** y la **combustión** lo consumen; y procesos geológicos y de enterramiento modulan su concentración a largo plazo. El subciclo del ozono protege a la biosfera de radiación nociva, pero la química del ozono troposférico puede generar contaminación. Comprender la compleja dinámica del oxígeno es imprescindible para interpretar la salud funcional de los ecosistemas, la evolución de la vida y las consecuencias ecológicas de la acción humana.

CICLO DEL POTASIO

Introducción y relevancia ecológica

El potasio (K) es un **macronutriente esencial** para todos los organismos vivos, especialmente para las plantas, en las que participa en una amplia gama de procesos fisiológicos, bioquímicos y ecológicos. Aunque no forma parte estructural de compuestos orgánicos como las proteínas o los ácidos nucleicos, su papel es **regulatorio**: interviene en la activación de enzimas, el mantenimiento del potencial osmótico y la turgencia celular, la fotosíntesis, la translocación de carbohidratos y la apertura y cierre de estomas (Scanlan et al., 2015).

En los ecosistemas terrestres, el potasio constituye uno de los **elementos más móviles dentro del suelo**, aunque su biodisponibilidad depende fuertemente de la mineralogía, el pH y la dinámica del agua. En la corteza terrestre, el potasio representa alrededor del **2.5 % del contenido total en forma de óxido de potasio (K₂O)**, y su concentración varía en función del material parental y de los procesos de meteorización (Fassbender Y Bornemisza, 1987).

Reservorios y formas del potasio

El potasio del sistema terrestre se encuentra distribuido principalmente en tres grandes reservorios: **la litosfera, el suelo y la biomasa**.

1. Litosfera: La mayor parte del K se encuentra formando parte de minerales silicatados, especialmente en **feldespatos (ortoclasa, microclina)**, **micas (biotita, muscovita, leucita)** y **minerales arcillosos** como **illita, vermiculita y glauconita** (Römheld y Kirkby, 2010). En estas formas, el potasio se encuentra estructuralmente fijado en la red cristalina y es **liberado lentamente** mediante procesos de **meteorización física y química**.

2. Suelo: En los suelos minerales, el K total puede dividirse en cuatro fracciones:

K estructural, contenido en los minerales primarios y secundarios, liberado solo a largo plazo.

K no intercambiable, fijado entre las capas de arcillas como la illita.

K intercambiable, adsorbido débilmente en las superficies de partículas del suelo y disponible mediante intercambio iónico.

K en solución, disuelto en la fase líquida del suelo, que constituye la **fracción directamente disponible** para la absorción por las raíces (Fassbender y Bornemisza, 1987).

Biomasa y materia orgánica: El K absorbido por las plantas se encuentra exclusivamente como **ion K^+** , ya que no forma compuestos orgánicos estables. Su movilidad dentro de los tejidos es alta, lo que facilita su redistribución según las necesidades fisiológicas. A diferencia de elementos estructurales como el nitrógeno o el fósforo, el potasio **no se inmoviliza en las estructuras celulares**, y puede ser fácilmente lixiviado de las hojas por la lluvia (Binkley, 1993).

PROCESOS DE INCORPORACIÓN Y MOVILIZACIÓN BIOGEOQUÍMICA

Absorción por las plantas

Las plantas absorben el potasio del suelo a través de sus raíces, principalmente como **ion K^+** disuelto en la solución del suelo. Esta absorción está regulada tanto por **gradientes electroquímicos** en la membrana plasmática como por el movimiento del agua hacia la rizosfera. Diversos modelos mecanicistas, como los propuestos por Tinker y Nye (2000), describen el transporte de K^+ considerando los **procesos de difusión, flujo de masa e intercambio catiónico**, todos ellos influidos por las propiedades fisicoquímicas del suelo (textura, humedad, pH y capacidad de intercambio catiónico).

Una vez dentro de la planta, el potasio desempeña un papel central en el **control osmótico**, la **activación enzimática** y el **equilibrio iónico**. Es esencial en la regulación de los **estomas**, ya que su bombeo hacia el interior o exterior de las células oclusivas provoca variaciones en la turgencia que controlan la apertura y cierre estomático (Scanlan et al., 2015). Además, participa en la **síntesis de proteínas y carbohidratos**, y contribuye a la **resistencia al estrés hídrico y salino**.

Ciclado superficial y retorno al suelo

El K incorporado por las plantas retorna al suelo a través de tres vías principales:

Caída de hojarasca y necromasa, donde el K se libera rápidamente por lixiviación y descomposición.

Excreciones animales, que devuelven el elemento en forma soluble.

Descomposición microbiana, que transforma la materia orgánica y libera K^+ nuevamente a la solución del suelo.

Este rápido reciclaje hace que el potasio sea considerado un **elemento de ciclo corto**, en contraste con el fósforo o el calcio. Su permanencia en los tejidos vivos es breve y su movilidad elevada, lo que explica su **alta tasa de recirculación en ecosistemas húmedos** y su tendencia a **perderse por lavado en ambientes lluviosos o con suelos arenosos**.

Procesos geológicos y pérdidas

El potasio liberado por meteorización o lixiviación puede:

Ser reabsorbido por las plantas o adsorbido en las arcillas del suelo, manteniendo su disponibilidad.

Ser transportado por escorrentía hacia los cuerpos de agua, donde se acumula en baja concentración en ríos y océanos.

Ser sedimentado en ambientes marinos, donde puede reincorporarse lentamente a la corteza terrestre mediante procesos de subducción y levantamiento, cerrando así su **ciclo geológico de larga duración**.

En términos globales, el ciclo del potasio incluye tanto un **componente biológico rápido** (reciclaje entre suelo, plantas y organismos) como un **componente geológico lento**, determinado por los procesos de erosión, sedimentación y tectónica.

Dinámica ecológica y consideraciones ambientales

El potasio influye en la **productividad primaria** de los ecosistemas, y su disponibilidad es un indicador clave de la **fertilidad del suelo**. En sistemas naturales, la **materia orgánica** y los **procesos de meteorización** son las principales fuentes de K disponible, mientras que, en agroecosistemas, las extracciones por cosecha pueden exceder los aportes naturales, generando **empobrecimiento de K** en los suelos.

La **pérdida de potasio por lixiviación** puede incrementar en ambientes húmedos o en suelos con baja capacidad de intercambio catiónico, afectando la nutrición vegetal y el equilibrio iónico del suelo. Además, el desequilibrio entre cationes (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y Na^+) puede alterar la estructura del suelo y la absorción de otros nutrientes esenciales.

En síntesis, el **ciclo del potasio** integra procesos **geológicos, edáficos y biológicos** que aseguran el flujo continuo de este elemento en los ecosistemas. Su dinámica rápida y su elevada movilidad lo convierten en un **regulador esencial del metabolismo vegetal** y del equilibrio iónico del suelo. La meteorización de minerales silicatados libera lentamente K^+ , que es absorbido por las raíces, redistribuido por los organismos y finalmente reincorporado al suelo a través de la descomposición. La estabilidad ecológica de los ecosistemas terrestres depende, en gran medida, de este equilibrio dinámico entre **liberación, absorción y reciclaje** del potasio.

Ciclo del calcio

El calcio (Ca) constituye uno de los elementos más abundantes y ecológicamente relevantes en la corteza terrestre, donde representa aproximadamente el 4.2 % de su composición (Fassbender y Bornemisza, 1987). Este elemento participa de manera activa en los procesos de meteorización, transporte y sedimentación, y su movilidad en los ecosistemas está estrechamente vinculada con los ciclos del carbono y del fósforo. El Ca se transfiere principalmente desde los continentes hacia los océanos a través de los ríos y aguas subterráneas, donde se incorpora al ciclo marino del calcio. Las estimaciones sobre la masa global de Ca en los continentes varían ampliamente según la metodología empleada (Taylor y McLennan, 1985; Rudnick y Gao, 2003). Sin embargo, se sabe que alrededor del 64 % de la superficie terrestre está cubierta por rocas sedimentarias, de las cuales aproximadamente un tercio corresponde a rocas carbonatadas (Hartmann y Moosdorf, 2012). Estas rocas, constituidas principalmente por carbonato cálcico (CaCO_3), representan el mayor reservorio de Ca en la superficie de la Tierra.

El calcio es el metal alcalinotérreo más abundante y el quinto elemento más común en la corteza terrestre (Rudnick y Gao, 2003). En los ecosistemas, se comporta como un elemento móvil en soluciones acuosas, lo que le permite desplazarse entre los principales reservorios geoquímicos: la litosfera, la hidrosfera y la biosfera. Dentro de la hidrosfera, los océanos, ríos y aguas subterráneas constituyen los tres principales depósitos de Ca. Los ríos y las aguas subterráneas transportan este elemento, principalmente en forma iónica (Ca^{2+}), desde los continentes hacia los océanos (Berner et al., 1983), donde alcanza concentraciones promedio de 412 mg/L (Berner y Berner, 1996). En los ecosistemas marinos y terrestres, el calcio es un nutriente esencial, presente en minerales como la calcita, dolomita, fosfatos y yeso, y cumple un papel estructural y fisiológico fundamental.

En los suelos, el Ca se encuentra en la materia orgánica y adsorbido en los sitios de intercambio catiónico, es decir, en las superficies con carga negativa que retienen cationes. Durante la descomposición de la materia orgánica por acción microbiana, el Ca se solubiliza y pasa a las soluciones del suelo, donde se encuentra disponible para las raíces de las plantas. Las fuentes externas de calcio, como la precipitación, el polvo atmosférico y el flujo superficial también contribuyen a su aporte en los ecosistemas. En suelos con pH superior a 6, el Ca tiende a precipitar en forma de sales, como carbonato de calcio (CaCO_3), que constituye un componente clave en la estructura de las paredes celulares de las plantas y en los esqueletos de los vertebrados (Binkley, 1993).

El ciclo del calcio está estrechamente relacionado con el del carbono, ya que la meteorización de los silicatos cálcicos y la precipitación del carbonato de calcio regulan el flujo de CO_2 atmosférico, actuando como un mecanismo de retroalimentación negativa que contribuye a la estabilidad climática del planeta a lo largo de la historia geológica (Walker et al., 1981; Berner y Kothavala, 2001). El balance del calcio terrestre depende de la liberación del elemento por meteorización de carbonatos y silicatos, proceso determinado por la naturaleza de la roca madre y las condiciones climáticas y biológicas (Fichter et al., 1998; Dijkstra y Smits, 2002; Dijkstra, 2003).

En el ambiente marino, el carbonato de calcio es el material estructural básico para numerosos organismos que forman conchas, esqueletos y caparazones, como moluscos, corales y algunos grupos de fitoplancton calcáreo. Estas estructuras representan los principales sumideros de Ca y C en los océanos a escalas geológicas, y constituyen un valioso registro de la evolución química del océano y del clima global (Zhang et al., 2008). La piedra caliza, compuesta principalmente por carbonato de calcio, constituye el mayor reservorio superficial de carbono en la Tierra y evidencia la interdependencia entre los ciclos del calcio, el carbono y la vida. En conjunto, el calcio actúa como un elemento integrador entre la litosfera, la hidrosfera, la biosfera y la atmósfera, siendo esencial en los procesos que sostienen la dinámica planetaria (Richter y Markewitz, 1995; NRC, 2001).

Desde un punto de vista ecológico, el calcio es crucial para el mantenimiento de la fertilidad del suelo y la actividad biológica. Cuando su contenido disminuye, la descomposición de la materia orgánica se vuelve incompleta, el suelo se acidifica y disminuye la saturación de bases, lo que afecta la disponibilidad de nutrientes y reduce la productividad del ecosistema (Navarro y Navarro, 2003). En las plantas, el Ca es absorbido principalmente como ion Ca^{2+} desde la solución del suelo y, después del potasio, constituye el mineral básico más abundante en los tejidos vegetales (Navarro y Navarro, 2003). A nivel celular, este catión participa en la regulación de múltiples procesos fisiológicos tanto en procariotas como en eucariotas. En animales, la entrada del calcio a las células desencadena eventos de señalización intracelular que regulan procesos como la contracción cardíaca y la transmisión sináptica (Lida et al., 1990).

En síntesis, el ciclo del calcio es un sistema biogeoquímico esencial y multifásico, que vincula los procesos geológicos con la actividad biológica y mantiene la estabilidad química y climática del planeta. Este elemento no solo participa en la estructura y función de los organismos, sino que también interviene de forma decisiva en la regulación del carbono global, constituyendo uno de los pilares del equilibrio ecológico terrestre y marino.

Ciclo del magnesio

El magnesio (Mg) es un elemento esencial para la biosfera y constituye uno de los componentes clave en la dinámica geoquímica del planeta. Representa aproximadamente el 1.95 % de la corteza terrestre (Fassbender y Bornemisza, 1987) y ocupa el octavo lugar entre los elementos minerales más abundantes de la Tierra (Maguire y Cowan, 2002). Su presencia se origina principalmente en los minerales silicatados del material parental, los cuales liberan magnesio durante los procesos de meteorización física y química. El contenido de Mg varía ampliamente entre los diferentes tipos de silicatos, lo que determina su disponibilidad en los ecosistemas terrestres (Scheffer y Schachtschabel, 2002).

La disponibilidad del magnesio en el suelo depende de múltiples factores, entre ellos la composición mineralógica del material parental, su grado de meteorización y las condiciones ambientales (precipitación, temperatura y pH). A ello se suman los efectos de la actividad humana, como la agricultura intensiva y la acidificación del suelo, que pueden modificar su concentración y movilidad (Scheffer y Schachtschabel, 2002; Mikkelsen, 2010). En términos generales, la cantidad de Mg presente en las rocas equivale aproximadamente a la mitad del contenido de calcio, una proporción semejante a la requerida por la mayoría de las plantas (Fassbender y Bornemisza, 1987).

El magnesio cumple un papel fisiológicamente esencial en los organismos vivos, particularmente en las plantas. Entre el 15 y el 20 % del magnesio total se encuentra formando parte de la molécula de clorofila, donde actúa como átomo central del

anillo porfirínico, indispensable para la captura de energía luminosa durante la fotosíntesis (Marschner, 2012). El resto del Mg se encuentra en formas más móviles dentro de la planta y participa como cofactor enzimático en numerosas reacciones metabólicas, incluyendo la fosforilación del ADP para la formación de ATP, proceso fundamental para la transferencia de energía química en la célula (Binkley, 1993).

Debido a su alta movilidad en el floema, el Mg puede redistribuirse hacia los tejidos jóvenes y las zonas de crecimiento activo, que funcionan como sumideros metabólicos (White y Broadley, 2008). Esta característica le permite desempeñar un papel crucial en el equilibrio nutricional y en el mantenimiento de la actividad fotosintética. Sin embargo, cuando los suelos presentan deficiencia de este elemento, como ocurre frecuentemente en suelos tropicales ácidos es necesario recurrir a enmiendas minerales para restablecer su disponibilidad (Fassbender y Bornemisza, 1987).

La deficiencia de magnesio se manifiesta principalmente en las hojas más viejas, debido a la capacidad del elemento para movilizarse hacia los tejidos jóvenes. Los síntomas típicos incluyen clorosis intervenal, reducción del crecimiento y disminución significativa del rendimiento vegetal (Bergmann, 1992; Cakmak y Yazici, 2010). Esta clorosis se asocia con la degradación progresiva de la clorofila, dado que el Mg constituye el átomo central de dicha molécula. Por esta razón, la clorosis se considera una respuesta tardía a la deficiencia de Mg, ya que su aparición implica una pérdida avanzada de pigmentos fotosintéticos (Cakmak y Yazici, 2010).

Desde una perspectiva ecosistémica, el ciclo del magnesio implica flujos continuos entre la litosfera, la biosfera y la hidrosfera. En la litosfera, el magnesio se encuentra principalmente en minerales como olivino, piroxeno, biotita y dolomita. Mediante los procesos de meteorización y disolución, el Mg es liberado en forma de ion Mg^{2+} hacia las aguas superficiales y subterráneas, siendo transportado por los ríos hacia los océanos. En la hidrosfera, este elemento constituye uno de los principales cationes disueltos, y en los ecosistemas marinos participa activamente en la formación de carbonatos magnésicos y en procesos de sedimentación química. Finalmente, mediante la absorción por las raíces, el magnesio retorna a la biosfera terrestre, donde es incorporado a los tejidos vegetales y animales.

El ciclo del magnesio, aunque menos conocido que otros ciclos biogeoquímicos, resulta esencial para la productividad primaria y la sostenibilidad ecológica. Su papel en la fotosíntesis lo convierte en un factor limitante en muchos ecosistemas, especialmente en regiones con suelos lixiviados o ácidos. Además, su interacción con otros nutrientes, como el calcio y el potasio, regula procesos de competencia catiónica y balance iónico, determinantes para la fertilidad del suelo y el desarrollo vegetal. De esta manera, el magnesio constituye un vínculo crítico entre la geosfera y la biosfera, participando activamente en el mantenimiento del metabolismo planetario y en la regulación de la vida sobre la Tierra.

Otros elementos esenciales en los ecosistemas

Además de los macronutrientes que participan activamente en los principales ciclos biogeoquímicos, existen otros elementos traza o microelementos que desempeñan funciones fisiológicas indispensables para el mantenimiento de la vida y el equilibrio ecológico de los ecosistemas. Aunque estos elementos no intervienen en ciclos específicos de magnitud comparable a los del carbono, nitrógeno o fósforo, su participación resulta fundamental en los procesos metabólicos, enzimáticos y estructurales de los organismos, especialmente de los vegetales (Smith, 1990).

Entre los microelementos más relevantes se encuentra el azufre (S), el cual forma parte integral de aminoácidos esenciales como la cisteína y la metionina, así como de numerosas coenzimas y vitaminas (tiamina y biotina), que intervienen en los procesos de respiración y fotosíntesis (Marschner, 2012). Su presencia en el suelo proviene tanto de la descomposición de materia orgánica como de la deposición atmosférica, y su disponibilidad depende en gran medida de las condiciones redox y del pH del medio (Tisdale et al., 1993).

El zinc (Zn) es otro micronutriente esencial que participa como cofactor en más de 300 enzimas, regulando la síntesis de proteínas, la producción de hormonas de crecimiento y la maduración de frutos y semillas (Broadley et al., 2007). La deficiencia de Zn en suelos tropicales o calcáreos limita el crecimiento vegetal y puede alterar las cadenas tróficas al reducir la productividad primaria.

El hierro (Fe) desempeña un papel central en los procesos de fotosíntesis y respiración celular, ya que forma parte de la estructura de citocromos, ferredoxinas y otras proteínas transportadoras de electrones. Aunque el Fe no se encuentra directamente en la molécula de clorofila, su presencia es indispensable para la síntesis de este pigmento y para el mantenimiento de la actividad fotosintética (Römheld y Marschner, 1986). La biodisponibilidad de Fe se ve afectada por el pH y las condiciones redox del suelo o del agua, siendo frecuente su precipitación en formas insolubles en ambientes alcalinos o bien su reducción y solubilización bajo condiciones anóxicas.

Por su parte, el cobre (Cu) actúa como catalizador en procesos de oxidación-reducción, siendo componente esencial de enzimas como la polifenoloxidasas, la citocromo c oxidasa y la plastocianina, involucradas en la respiración y la fotosíntesis (Marschner, 2012). Además, el Cu participa en la lignificación de las paredes celulares y en la defensa de las plantas contra el estrés oxidativo.

En conjunto, estos microelementos, aunque requeridos en cantidades mucho menores que los macronutrientes, son críticos para el metabolismo vegetal y, por extensión, para el funcionamiento integral de los ecosistemas. Su ciclado y disponibilidad dependen estrechamente de la composición mineral del suelo, de la actividad microbiana y de las condiciones físico-químicas del ambiente, factores que determinan la productividad y estabilidad ecológica de los sistemas naturales.

EL FLUJO DE ENERGÍA EN EL ECOSISTEMA

El ciclo de la materia está intrínsecamente ligado al flujo de energía; de hecho, este último es indispensable para que el primero ocurra. Sin embargo, ambos presentan características distintas: mientras que la materia sigue un ciclo cerrado dentro del ecosistema y puede ser reutilizada, la energía fluye de manera unidireccional a través de él y solo puede usarse una vez, disminuyendo progresivamente en cada transferencia. Por esta razón, los ecosistemas dependen de una fuente externa, constante y renovable de energía, fundamentalmente la solar (Kato, 1989). Mientras que la materia circula dentro del ecosistema y puede ser reutilizada, la energía es usada una sola vez cuando fluye a través de él, disminuyendo en cada paso y por lo tanto los ecosistemas dependen de una fuente externa y constante de energía (Figura 6.24).

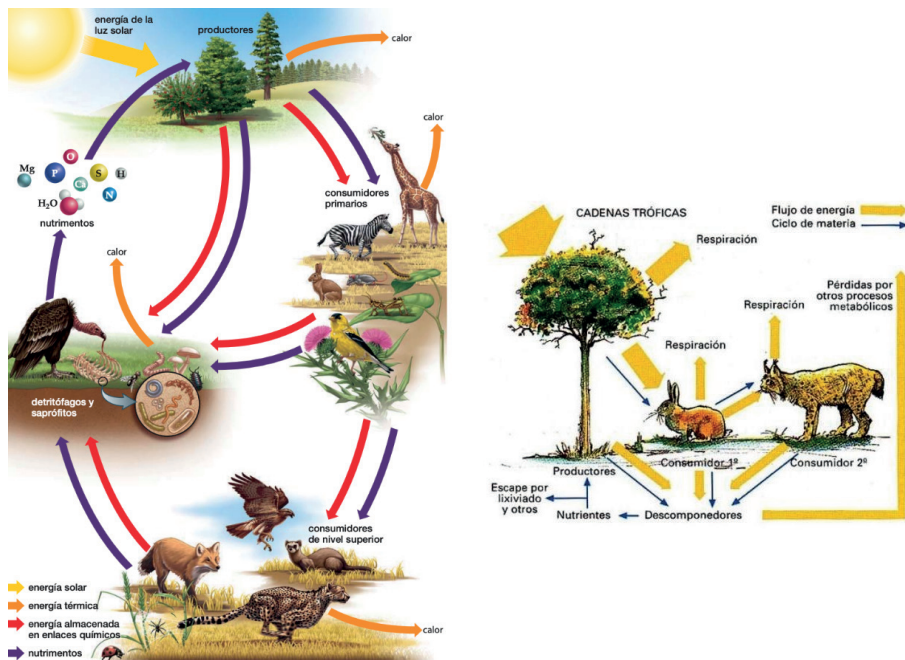


Figura 6.24. Flujo de energía. Representación esquemática del flujo de energía en un ecosistema y de su ciclo de materia. La energía viaja a través del ecosistema mientras que la materia sigue una ruta cíclica (Tomado de Audesirk et al. 2013).

La energía constituye un concepto central en ecología. De acuerdo con la Sociedad Ecológica Británica, es el tercer concepto ecológico más importante después de ecosistema y sucesión. Esto se debe a las aportaciones fundamentales de investigadores como G. E. Hutchinson, Raymond Lindeman y Howard T. Odum, quienes desarrollaron las bases teóricas y metodológicas para comprender los procesos energéticos en los ecosistemas. Sus investigaciones establecieron los cimientos de la ecología energética, disciplina que continúa siendo una piedra angular en el estudio ecológico moderno (Mansson y McGlade, 1993).

Aunque podría suponerse que el concepto de ecosistema incorpora de manera natural el de comunidad biológica, en la práctica los ecólogos de ecosistemas han centrado su atención en el estudio de los flujos de energía y ciclos de materia dentro y fuera de unidades espaciales definidas, relativamente independientes de las especies particulares que las integran (Begon et al., 2021).

Desde una perspectiva física, la energía puede definirse como la capacidad para realizar trabajo, y puede manifestarse de múltiples maneras: como calor (por ejemplo, el generado por la combustión del gas en una estufa), como energía química (almacenada en los enlaces moleculares) o como energía luminosa (como la emitida por el Sol), entre otras formas (Begon et al., 2021).

La energía se mide en unidades estandarizadas, como calorías o joules. Una caloría (cal) equivale a la cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de un gramo de agua de 14.5 a 15.5 °C, mientras que un joule (J) representa la energía requerida para levantar una masa de un gramo a una altura de 1 cm contra la gravedad terrestre. La relación entre ambas unidades es de $1 \text{ cal} = 4.184 \text{ J}$ (o, inversamente, $1 \text{ J} = 0.239 \text{ cal}$). En ecología se emplean unidades mayores, como kilocalorías (kcal) o kilojulios (kJ), y se ha estimado que los materiales biológicos contienen entre 2.0 y 6.0 kcal/g, equivalentes a 10–20 kJ/g (Carabias et al., 2009).

En la mayoría de los ecosistemas terrestres y acuáticos, la radiación solar constituye la fuente primaria de energía. Los procesos energéticos fundamentales dependen de la entrada y distribución de esta radiación. El balance entre la energía solar entrante y la radiación saliente determina la cantidad neta de energía disponible en el planeta (Chapin et al., 2002). Aproximadamente la mitad de la radiación solar de onda corta atraviesa la atmósfera, mientras que cerca del 90% de la radiación terrestre de onda larga es absorbida por ella. Solo una fracción muy pequeña, menos del 2% de la radiación solar que llega a la superficie terrestre es transformada en energía química por los organismos autótrofos fotosintéticos, base del flujo energético en los ecosistemas.

Uso de la energía por los seres vivos: la fotosíntesis

El flujo continuo de energía proveniente del Sol hacia la Tierra constituye un recurso fundamental para la vida. A nivel fisiológico y bioquímico, la energía se incorpora a los organismos principalmente en forma química, siendo esencial para sostener los procesos metabólicos y estructurales. En este sentido, puede considerarse una magnitud suficiente para describir cualquier fenómeno biológico esencial (Mansson y McGlade, 1993).

Un concepto clave que hay que entender con respecto a la energía, es que ésta *se presenta en varias formas*, debido a que va de un lugar a otro y sufre diferentes transformaciones, de tal forma que en el ecosistema se pueden encontrar varios tipos de flujo de energía y según Mansson y McGlade (1993) son:

Radiación solar (difusa y directa)

Fotosíntesis

Ingestión (principalmente energía química)

Asimilación de energía química en el alimento

Transformación química en el organismo

Egestión (energía química)

Energía liberada por la descomposición

Energía almacenada en sedimentos

Radiación de longitud de onda de la atmósfera

Radiación de longitud de onda de los organismos en el ecosistema

Radiación de longitud de onda del ambiente abiótico excluyendo la atmósfera

Salida y entrada del calor sensible de la atmósfera

Salida y entrada del calor sensible de la hidrósfera

Flujo de calor hacia la tierra

Calor de condensación

Calor de evaporización

Viento

De estos tipos de energía, la proveniente del sol (energía radiante) es de las de mayor atención; se emite en forma de ondas electromagnéticas y su cantidad energética depende de su longitud de onda ya que cada una de ellas tiene diferentes unidades de energía expresadas en equivalentes mol de energía (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. Composición de la energía. Tipos y sus unidades de energía provenientes de la energía radiante.

TIPO ENERGIA	EQUIVALENTES MOL DE ENERGIA
Infrarojo	32 Kcal
Luz roja	40 Kcal
Luz azul	64 Kcal
Ultravioleta	128 Kcal

Todas las formas de vida, incluyendo microorganismos, requieren materia para su construcción y energía para realizar sus actividades vitales, como crecimiento y metabolismo. La síntesis de biomoléculas como azúcares, aminoácidos y ácidos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos que contienen nitrógeno, azufre y carbono (N_2 , SO_4^{2-} , CO_2) demanda energía en forma de ATP, necesaria para los procesos enzimáticos y de reducción (Barton y Northup, 2011).

Una de las funciones para obtener su energía es la fotosíntesis, proceso mediante el cual se transforma la energía luminosa para sintetizar sus tejidos y transformando la energía luminosa en energía química o potencial. La ecuación general según Colinvaux (1993) y Krebs (1994) que representa este proceso puede expresarse como:



Para llevar a cabo esta reacción se requiere por lo menos 112 Kcal por mol de CO_2 por lo tanto la energía de un fotón azul o rojo por sí solo no es suficiente para llevarla a cabo, por eso se necesita de todo un sistema muy sofisticado donde intervenga el NAD y NAD-P como acarreadores de energía (química). Teóricamente se requieren 3 fotones para fijar una molécula de CO_2 sin embargo los vegetales usan 8 fotones, por lo cual *la eficiencia en el proceso fotosintético es de sólo el 35% porque el resto se pierde como entropía. A pesar de esto, las plantas son los organismos en la Tierra más eficientes* (Colinvaux, 1993).

La fotosíntesis no es la única forma de obtener energía y producir su propio alimento. La quimiosíntesis es un proceso mediante el cual ciertos microorganismos obtienen energía a partir de los enlaces químicos presentes en compuestos ricos en hidrógeno, que se encuentran comúnmente en minerales del subsuelo o en las rocas. Este fenómeno es característico de bacterias que habitan en ambientes extremos, como las ventilas hidrotermales del fondo oceánico o determinadas cuevas terrestres. No obstante, su contribución global a la biosfera es relativamente baja, representando solo alrededor del 0.1% del total de energía incorporada a los sistemas vivos (Carabias et al., 2009).

En contraste, la fotosíntesis representa el mecanismo dominante de fijación de energía en el planeta, responsable de aproximadamente el 99.9% de la energía que ingresa a la biosfera. Este proceso consiste en la captación de la energía lumínica proveniente del Sol y su conversión en energía química, mediante la síntesis de compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y un donador de hidrógeno, generalmente el agua. Existen tres grupos principales de bacterias fotosintéticas: cianobacterias (versdiazules), bacterias verdes y bacterias púrpuras. Entre los eucariotas fotosintéticos se encuentran las plantas verdes, las algas unicelulares y multicelulares (verdes, café y rojas), así como los dinoflagelados y diatomeas, todos ellos portadores de pigmentos fotosintéticos como la clorofila (Ondarza, 1991).

La principal fuente de energía de los ecosistemas es, por tanto, la radiación solar. Las plantas y microorganismos fotosintéticos, tanto terrestres como marinos, la utilizan para producir biomasa (Rabinowitch, 1956). Los organismos que elaboran compuestos orgánicos complejos, como carbohidratos, proteínas y lípidos a partir de sustancias simples presentes en el ambiente se denominan autótrofos (El-Sharkawy y Hesketh, 1965).

La fotosíntesis se lleva a cabo mediante la absorción de energía lumínica en los centros de reacción de la clorofila, donde se inicia la conversión energética (Rabinowitch, 1956; Whitmarsh, 1999). Este proceso es la base de la vida en la Tierra, ya que no solo produce los compuestos orgánicos que sirven de alimento, sino también oxígeno molecular (O_2), indispensable para la respiración aeróbica, y contribuye a reducir el exceso de dióxido de carbono (CO_2) atmosférico (Rabinowitch, 1956; Calvin, 1989; Whitmarsh, 1999).

En este contexto, los organismos autótrofos se reconocen como productores primarios en las cadenas tróficas, pues no dependen del carbono orgánico preformado como fuente de energía. Durante la fase luminosa de la fotosíntesis, el oxígeno liberado se deriva de la fotólisis del agua (Hill, 1939). La clorofila actúa como donadora de electrones (e^-), permitiendo la formación de NADPH y ATP en presencia de luz (Raven et al. 2005; Onge, 2018; Ziehe et al., 2018), los cuales se utilizan posteriormente en la fase oscura o ciclo de Calvin-Benson para la asimilación de CO_2 (Calvin y Benson, 1948; Badger y Price, 2003).

En síntesis, la fotosíntesis constituye el proceso biológico fundamental mediante el cual los organismos autótrofos convierten la energía luminosa en energía química, almacenada en forma de azúcares, lípidos y proteínas, que pueden ser fácilmente utilizadas para sustentar las funciones celulares y mantener la organización de la vida (Rabinowitch, 1956; Gest, 2002).

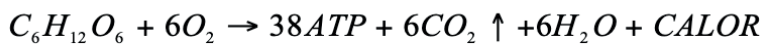
Uso de la energía por los seres vivos: la respiración

La respiración es un proceso fisiológico fundamental mediante el cual los organismos vivos obtienen la energía necesaria para realizar sus funciones vitales. En términos generales, se trata del proceso inverso a la fotosíntesis, pues en lugar de captar energía luminosa para sintetizar compuestos orgánicos, la respiración implica la oxidación de moléculas orgánicas, como la glucosa en presencia de oxígeno, con el fin de liberar la energía almacenada en sus enlaces químicos.

De acuerdo con Ondarza (1991), la respiración celular se define como el conjunto de reacciones químicas que, en presencia de oxígeno, ocurren a nivel celular y permiten a los organismos obtener la energía indispensable para sus diversas funciones fisiológicas. Este proceso libera energía en forma de adenosín trifosfato (ATP) y produce como subproductos dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O), los cuales son eliminados del organismo. A excepción de las bacterias anaerobias obligadas, prácticamente todos los seres vivos realizan algún tipo de respiración para mantener sus procesos vitales.

En los organismos aerobios, la respiración se lleva a cabo a través de una secuencia de reacciones que incluyen la glucólisis, el ciclo de Krebs y la cadena transportadora de electrones. Durante la glucólisis, la energía química contenida en la molécula de glucosa ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) se libera de manera controlada. En este proceso, la oxidación completa de un mol de glucosa, equivalente a 180 g libera aproximadamente 646 kilocalorías de energía, que las células utilizan para realizar trabajo metabólico, movimiento y mantenimiento estructural. Sin embargo, una parte significativa de esta energía se disipa en forma de calor, como consecuencia inevitable de la segunda ley de la termodinámica (Figura 6.25) (Carabias et al., 2009).

El proceso cuando la energía potencial es ingerida por los animales para ser transformada en energía química y realizar un trabajo, mediante el proceso de la respiración puede representarse, de forma general, mediante la siguiente ecuación química (Krebs, 1994):



Glucosa

oxígeno

adenosín trifosfato

bióxido de carbono

agua

calor

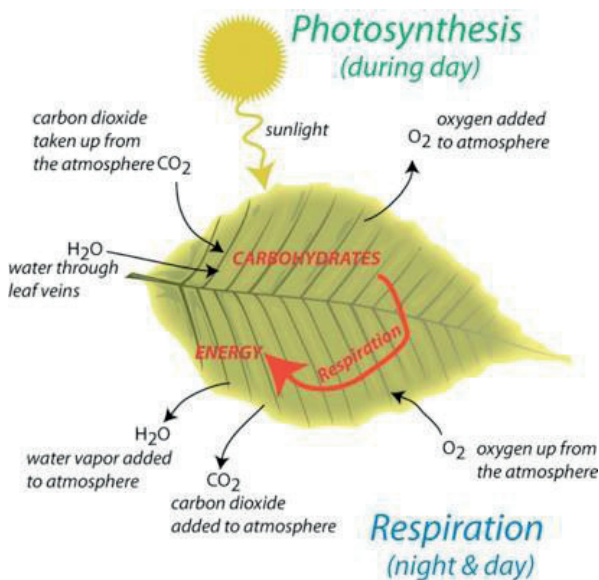


Figura 6.25. Proceso de fotosíntesis y respiración en una hoja (Tomado de Bralower y Bice 2024).

La utilización de la energía, una vez dentro de los organismos que la consumieron es utilizada como se muestra en la Figura 6.26.

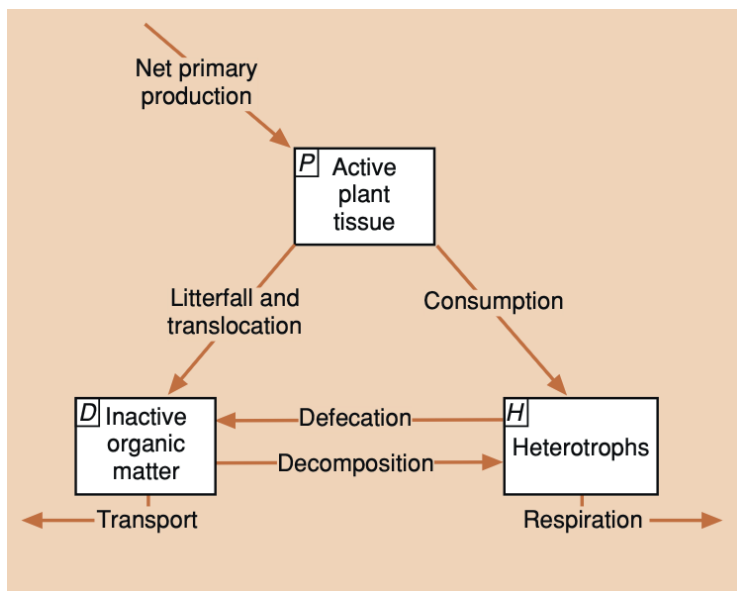


Figura 6.26. Utilización de la energía por los organismos. Cuando un organismo consume de otro la energía, dentro de él sigue varios caminos para su utilización y desecho (Tomado de Begon et al. 2006).

La energía potencial contenida en los compuestos orgánicos es ingerida por los animales y transformada en energía química utilizable a través de la respiración. Este mecanismo permite el aprovechamiento energético necesario para el mantenimiento, crecimiento, reproducción y demás funciones biológicas. Una vez dentro del organismo, la energía se canaliza y distribuye de acuerdo con diferentes procesos metabólicos, como se esquematiza en la Figura 26 (Krebs, 1994).

Durante la transferencia energética entre niveles tróficos, cada animal obtiene una fracción de la energía del nivel inferior mediante la ingestión de alimentos. Parte del material consumido no se utiliza completamente: una porción se elimina en las heces, y otra se pierde en forma de productos urinarios. Solo la energía asimilada, conocida como energía metabolizable se emplea en las funciones internas del organismo. Esta energía se distribuye en dos grandes categorías funcionales:

1. Mantenimiento, que incluye los procesos de respiración, circulación y regulación homeostática, y
2. Producción, que abarca el crecimiento y la reproducción (Krebs, 1994).

Los organismos heterótrofos, a diferencia de los autótrofos, no pueden fijar carbono inorgánico y dependen exclusivamente del carbono orgánico como fuente de energía y materia. Para su crecimiento y desarrollo, utilizan los compuestos producidos por los autótrofos, principalmente carbohidratos, proteínas y lípidos, los cuales son degradados durante la respiración para liberar la energía que impulsa sus actividades metabólicas (Badger y Price, 2003).

En síntesis, la respiración constituye el proceso biológico complementario a la fotosíntesis, cerrando el ciclo energético dentro de los ecosistemas. Mientras la fotosíntesis transforma la energía solar en energía química almacenada, la respiración libera esa energía para sostener la vida y mantener el equilibrio dinámico de la biosfera.

Uso de la energía por los seres vivos y su relación con las leyes de la termodinámica

El estudio de cómo los organismos obtienen, transforman y utilizan la energía en sus procesos vitales se conoce como **bioenergética** (Barton y Northup, 2011). Desde una perspectiva ecológica, los ecosistemas pueden considerarse **sistemas abiertos de procesamiento de energía**, cuya dinámica se ajusta a los principios de la **termodinámica**. En ellos, el flujo energético inicia con la **producción autotrófica** (productividad primaria) y continúa con su aprovechamiento por los **organismos heterótrofos** (productividad secundaria; Schlesinger y Bernhardt, 2020).

La **termodinámica** es la rama de la física que estudia los intercambios y transformaciones de la energía, particularmente de la energía térmica. Los ecosistemas, al ser sistemas biofísicos complejos, operan bajo las **dos leyes fundamentales** de esta disciplina. La **primera ley de la termodinámica**, o **ley de la conservación de la energía**, establece que la energía **no se crea ni se destruye**, sino que **solo se transforma** de una forma a otra. La **segunda ley** postula que **ninguna transformación energética es completamente eficiente**, pues en cada proceso se pierde parte de la energía útil en forma de **calor**, una forma menos organizada e incapaz de realizar trabajo. La **fotosíntesis** y la **respiración** son ejemplos biológicos representativos de estos principios, donde la energía se transforma entre formas químicas y térmicas dentro del ciclo vital (Carabias et al., 2009).

Para comprender por qué la energía fluye a través del ecosistema y por qué solo una fracción puede ser utilizada eficientemente, mientras el resto se disipa, es necesario recordar que **todos los organismos y la materia viva obedecen las dos primeras leyes de la termodinámica** (Kato, 1989).

De acuerdo con la **primera ley de la termodinámica**, la energía que entra a un sistema debe ser igual a la que sale, independientemente del tiempo o la forma en que se transforme (Phillipson, 1975; Lugo y Morris, 1982; Colinvaux, 1993; Mansson y McGlade, 1993; Pianka, 1994). Así, en los ecosistemas, la **energía solar** captada por las **algas, el fitoplancton y las plantas terrestres** se transforma en **energía química**, la cual fluye a través de las **redes tróficas** mediante procesos de **alimentación, digestión y respiración**. Aunque la **cantidad total de energía** en el sistema se conserva, su **forma cambia** continuamente.

La **segunda ley de la termodinámica**, por su parte, establece que toda transferencia o transformación energética ocurre en un gradiente de **mayor a menor concentración**, y que en cada paso **disminuye la capacidad de la energía para realizar trabajo**, ya que una parte se disipa como calor. Esta pérdida refleja el incremento inevitable del **desorden o entropía** en los sistemas naturales (Phillipson, 1975; Lugo y Morris, 1982; Colinvaux, 1993; Mansson y McGlade, 1993; Pianka, 1994). En este sentido, la **entropía** tiende a aumentar hasta alcanzar un equilibrio energético mínimo, caracterizado por la máxima dispersión del calor, fenómeno que también se observa en la tendencia global del universo hacia su **máxima entropía**.

Los dos **axiomas básicos de la termodinámica** pueden resumirse en:

La energía total del universo se conserva en todos los sistemas.

En un sistema cerrado, la entropía tiende a incrementarse hasta alcanzar su máximo.

Estos principios ofrecen una doble perspectiva: por un lado, la **cantidad total de energía** disponible en un sistema (cinética, potencial, química, etc.); y por otro, la **capacidad de esa energía para transformarse** y efectuar trabajo (Mansson y McGlade, 1993). En el contexto biológico, este “trabajo” se expresa en funciones vitales como el metabolismo, el crecimiento y la reproducción.

Desde el enfoque ecológico, los ecosistemas se comportan como **sistemas abiertos** (Schaub y Turek, 2011), es decir, **intercambian energía y materia con su entorno**. Así, su funcionamiento puede vincularse directamente con las dos leyes de la termodinámica:

Primera ley: La energía no se crea ni se destruye, sólo se transforma.

Aplicación ecológica: La energía solar es captada por los organismos fotosintéticos (algas, fitoplancton, plantas embriófitas) y transformada en energía química. Esta fluye a través de las redes tróficas mediante el consumo, digestión y asimilación. Aunque la energía cambia de forma, su cantidad total en el ecosistema permanece constante.

Segunda ley: Cada transferencia o transformación de energía implica una degradación parcial, generalmente en forma de calor.

Aplicación ecológica: A medida que la energía fluye entre los niveles tróficos, su eficiencia disminuye. Solo una **pequeña fracción (aproximadamente el 10%)** de la energía captada por los productores primarios se transfiere a los consumidores secundarios o carnívoros, mientras que el resto se **disipa como calor**, contribuyendo al aumento de la **entropía del sistema**.

En síntesis, las **leyes de la termodinámica** determinan los límites del **flujo y aprovechamiento de la energía en los ecosistemas**. Aunque la energía se conserva, su capacidad de realizar trabajo disminuye progresivamente a medida que se transforma y transfiere entre los niveles tróficos. Este principio fundamental explica por qué los ecosistemas dependen continuamente del ingreso de **energía solar** para sostener su estructura y funcionalidad biológica.

Flujos energéticos en los ecosistemas

Para cualquier ecosistema, hay tres formas generales de analizar la dinámica energética (Kato, 1989):

Análisis poblacional. Se estimará el presupuesto energético de una población en particular en su medio natural. Para ello se determinará la cantidad de energía en la forma de materia orgánica que es consumida, asimilada y excretada por un organismo, más la cantidad de energía requerida para el crecimiento y metabolismo como la oxidación de los alimentos. Estos datos se relacionan con estudios demográficos poblacionales (densidad y crecimiento) para estimar cuanta energía por población total se utiliza. Esta aproximación es muy exacta, pero requiere de mucho tiempo, de tal forma que en la actualidad solo a muy pocas poblaciones se le ha aplicado.

Análisis por cadenas tróficas. Se estimará el presupuesto energético de sólo una o dos especies de diferentes niveles de la cadena trófica a investigar. Fue Elton (1927) quien visualizó esta aproximación al definir cada cadena trófica (línea simple alimenticia: planta-insecto-ave) y su cuantificación energética. Cada especie en su cadena es vista de forma independiente y se ignoran flujos energéticos alternos. Este análisis produce información detallada acerca de cómo las especies interactúan para la repartición de los recursos energéticos disponibles en una sola cadena, pero proporciona poca información acerca de la repartición de la energía en toda la red o trama trófica de un ecosistema (Figura 6.27).

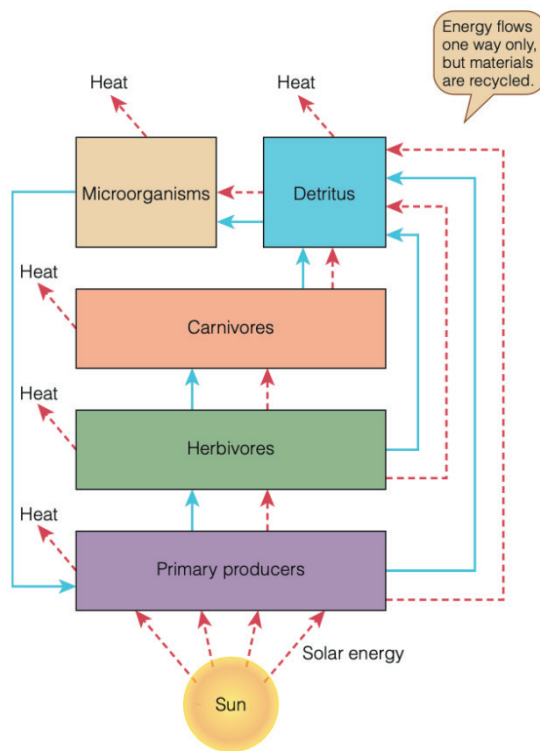


Figura 6.27. Flujo energético en una cadena trófica (Tomado de Krebs, 2014).

Análisis de ecosistemas. Se estimará la cantidad de energía transferida entre los diferentes compartimientos o consumidores del ecosistema. Se cuantifican las entradas y salidas energéticas de cada compartimiento para posteriormente calcular el balance global del flujo energético. Los límites del ecosistema para este análisis son importantes y estarán definidos por el investigador y generalmente se hace en referencia a la topografía o características geográficas del ecosistema que lo delimitan (cuenca hidrológica, valle, isla, etc), de tal forma que el flujo energético deberá ser expresado en unidades de área o volumen por unidad de tiempo según sea el caso para ecosistemas terrestres o acuáticos. Generalmente la energía se expresa en unidades de kilocalorías por metro cuadrado por año ($\text{Kcal/m}^2/\text{año}$) (Figura 6.28).

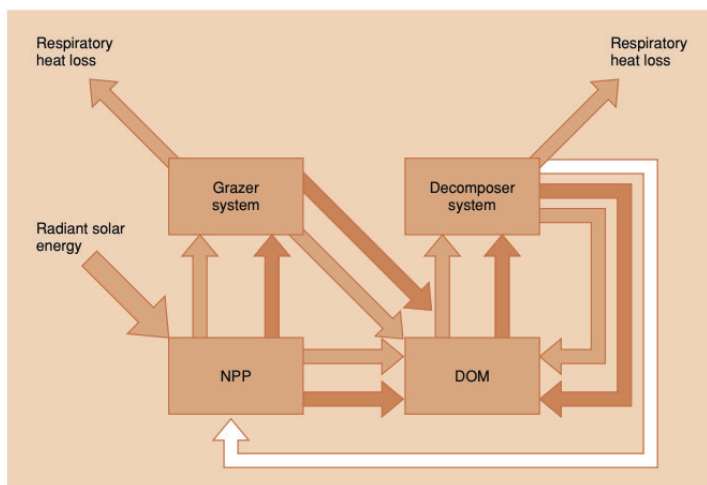


Figura 6.28. Flujo de energía en el ecosistema. Al realizar el análisis de un ecosistema mediante el flujo energético se obtienen las entradas y salidas de cada compartimiento (Tomado de Begon et al. 2006).

Producción y productividad en los ecosistemas

En los ecosistemas, la materia circula de manera continua a través de las cadenas tróficas, mientras que la energía fluye en una sola dirección y se disipa progresivamente en cada transferencia. Por esta razón, todos los sistemas vivos requieren de un influjo constante de energía, proveniente en su mayoría del Sol, que es captada por los organismos autótrofos y transferida posteriormente a los consumidores en forma de compuestos químicos con alto contenido energético. Estos compuestos constituyen la base de las redes tróficas y sustentan la dinámica de la vida en la Tierra (Begon et al., 1990; Carabias et al., 2009).

Los consumidores transforman la materia orgánica recibida desde niveles tróficos inferiores mediante dos procesos fundamentales: la formación de materia más compleja y estructurada, aprovechable por los niveles tróficos superiores, y la degradación de compuestos orgánicos hacia formas más simples o inorgánicas, que posteriormente pueden ser reutilizadas por los productores. En esta dinámica, los organismos descomponedores desempeñan un papel esencial al reciclar la materia y reintegrarla a los reservorios biogeoquímicos (Margalef, 1974).

Desde una perspectiva energética, los alimentos se consideran no sólo materia, sino energía potencial expresada en calorías, definidas como la cantidad de energía necesaria para elevar un gramo de agua en un grado Celsius. Para analizar el flujo energético en un ecosistema, es necesario cuantificar la biomasa, es decir, la masa

de organismos por unidad de área o el contenido de energía en un momento determinado. Sin embargo, lo relevante en los estudios de flujo energético no es la biomasa existente en un instante dado, sino la producción, es decir, la cantidad de energía o materia orgánica generada por unidad de área y tiempo ($\text{cal/m}^2/\text{año}$). Por su parte, la productividad hace referencia a la tasa de producción en relación con la biomasa, expresando así la eficiencia con que la energía es transformada y acumulada en nuevos tejidos (Kato, 1989; Begon et al., 1990). En términos comparativos, dos ecosistemas con igual producción, pero diferente biomasa serán desiguales en productividad: el ecosistema con menor biomasa será más productivo (Margalef, 1974).

Tipos de producción en los ecosistemas

Se reconocen tres tipos principales de producción ecológica: primaria, secundaria y neta del ecosistema.

Producción primaria

Corresponde a la síntesis de compuestos orgánicos realizada por los organismos autótrofos, ya sea mediante fotosíntesis o quimiosíntesis. Los autótrofos, plantas, algas y algunas bacterias constituyen el eje central de los ecosistemas, pues son los únicos capaces de fijar carbono inorgánico y transformarlo en materia orgánica utilizable. Factores como la disponibilidad de agua, dióxido de carbono, nutrientes minerales, clorofila y luz solar determinan la magnitud de esta producción (Colinvaux, 1993).

La producción primaria bruta (PPB) representa la cantidad total de energía fijada a través de la fotosíntesis, incluyendo la porción utilizada en la respiración de las propias plantas. En cambio, la producción primaria neta (PPN) equivale a la fracción restante de energía que se acumula como nueva biomasa (crecimiento y almacenamiento) y que está disponible para los consumidores. Matemáticamente, se expresa como:

$$\text{PPN} = \text{PPB} - \text{Respiración vegetal}$$

En los ecosistemas terrestres, la PPN se transfiere principalmente al suelo mediante la caída de hojarasca, exudados y mortalidad vegetal, mientras que otra parte se incorpora a los consumidores primarios a través de la herbivoría. En los ambientes acuáticos, la medición de la PPN se realiza mediante métodos como el de la botella clara y oscura (Goarder y Gran, 1927) o la técnica del radiocarbono, que permiten cuantificar la fijación de carbono (Colinvaux, 1993).

La eficiencia de conversión de energía solar en biomasa es baja: las plantas captan apenas entre 1.3% y 1.6% de la radiación incidente, pero esta pequeña fracción sostiene toda la productividad biológica del planeta (Chapin et al., 2002; Escobar y Maass, 2008). De esta energía captada, los productores primarios utilizan aproximadamente una cuarta parte para su metabolismo, quedando disponible para los consumidores únicamente la fracción correspondiente a la PPN, la cual equivale, en promedio, a alrededor del 1% de la energía solar que llega a la Tierra (Chapin et al., 2002; Bowman, 2017).

Producción secundaria

La producción secundaria corresponde a la energía o materia orgánica generada por los organismos heterótrofos, que obtienen su alimento a partir de la materia producida por los autótrofos. Este proceso incluye la digestión, asimilación y utilización de la energía para el crecimiento (síntesis de nuevos tejidos) o el mantenimiento (respiración). La energía disponible para un consumidor (P_i) se deriva de la producción del nivel trófico anterior (P_{i-1}), y una fracción se pierde en forma de calor o desechos (Krebs, 1994; Carabias et al., 2009).

La eficiencia de transferencia de energía entre niveles tróficos es baja, en promedio, alrededor del 10%, lo que explica la estructura piramidal de la biomasa en la mayoría de los ecosistemas (Atlas y Barta, 2002; Barton y Northup, 2011; Bowman, 2017). En los sistemas microscópicos, sin embargo, esta eficiencia puede alcanzar hasta el 45%, debido a la mayor diversidad y funcionalidad microbiana (Figura 6.29) (Barton y Northup, 2011).

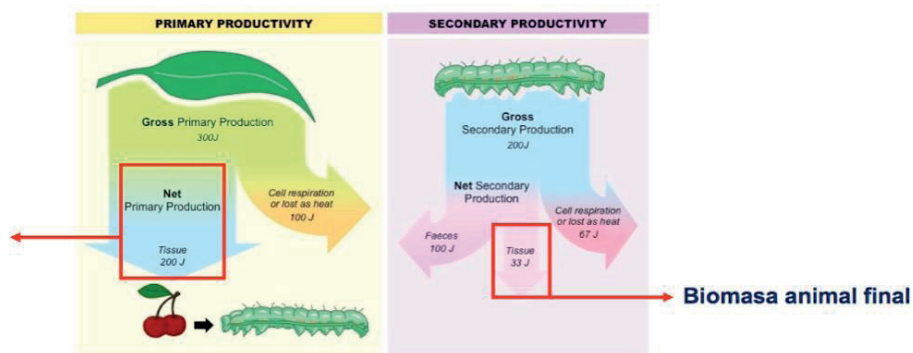


Figura 6.29. Esquema sobre la productividad primaria y secundaria.

Producción neta del ecosistema

La producción neta del ecosistema (PNE) representa la energía total almacenada en el sistema y se calcula como la diferencia entre la producción primaria neta y la respiración de consumidores y descomponedores:

$$\text{PNE} = \text{PPN} - \text{Respiración de consumidores y descomponedores}$$

Si la PNE es mayor que cero, el ecosistema se encuentra en una fase de sucesión o crecimiento; si es cercana a cero, se considera maduro (clímax), y si es negativa, el ecosistema está en proceso de degradación o colapso (Colinvaux, 1993) (Figura 6.30).

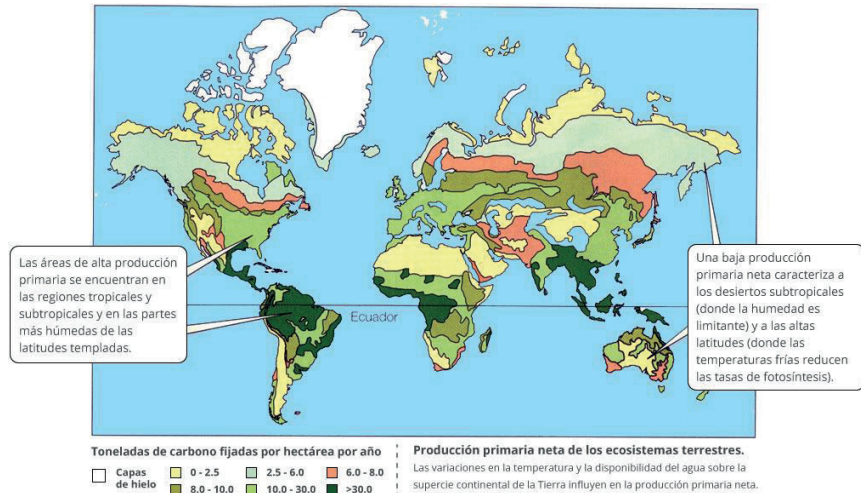


Figura 6.30. Tasa de productividad neta anuales (Tomada de .

Factores que regulan la productividad

La productividad primaria depende de múltiples factores físicos, químicos y biológicos. Entre ellos destacan la radiación solar, la temperatura, la disponibilidad de agua y nutrientes, la profundidad y transparencia del agua (en sistemas acuáticos), y la distancia a la costa o la presencia de surgencias, que enriquecen las aguas con nutrientes (Chapin et al., 2002; Bowman et al., 2017).

Los ecosistemas tropicales e intertropicales, particularmente las selvas altas, pastizales y sabanas concentran aproximadamente el 60% de la productividad primaria terrestre, mientras que los bosques boreales, matorrales templados y tundras aportan apenas entre el 5% y el 6% (Bowman et al., 2017). En los océanos, el fitoplancton es responsable de cerca del 40% de la PPN planetaria, y las zonas costeras y estuarinas contribuyen con un 10% adicional, reflejando la gran importancia de los procesos de surgencia y descarga continental.

Relevancia ecológica y climática

La productividad de los ecosistemas no solo determina la cantidad de energía disponible para los distintos niveles tróficos, sino también la capacidad de almacenamiento de carbono. Estudios realizados en México, como el de Jaramillo et al. (2003) en la selva baja de Chamela, Jalisco, han cuantificado reservas de carbono cercanas a 142 Mg C/ha, distribuidas entre biomasa aérea viva, muerta, raíces y suelo. Estos datos son esenciales para evaluar el impacto del cambio de uso de suelo sobre el ciclo del carbono y su influencia en el cambio climático global.

En conjunto, la producción y la productividad son parámetros clave para comprender el flujo de energía y materia en los ecosistemas. Mientras la producción cuantifica la cantidad de materia o energía generada por unidad de área y tiempo, la productividad mide la eficiencia con que esa energía es transformada y acumulada en biomasa. Su análisis integrado permite evaluar la estructura, el funcionamiento y la estabilidad de los ecosistemas, así como su respuesta ante las perturbaciones naturales o antropogénicas.

Productividad en diferentes ecosistemas

Las estimaciones más aceptadas de productividad primaria neta en la Tierra son de 110-120 x 10⁹ toneladas de peso seco por año y en el mar es de 50-60 x 10⁹ toneladas por año, lo que representa que, aunque el océano cubre cerca de $\frac{2}{3}$ partes de la superficie terrestre, la cantidad producida sólo es de $\frac{1}{3}$ de la producción (Whittaker, 1975).

La productividad en la Tierra no es igual en sistemas acuáticos que en terrestres y a su vez entre ellos, ya que las comparaciones implican numerosas problemáticas metodológicas, esto se puede observar en la Tabla 6.4.

Tabla 6.4. Producción primaria comparativa entre los principales ecosistemas del mundo. Datos mundiales (Tomado de Whittaker, 1975 y citado en Begon et al., 1990; Colinviaux, 1993; Krebs, 1994).

TIPO DE ECOSISTEMA	ÁREA (10 ⁶ Km ²)	PRODUCTIVIDAD (g m ⁻² o t km ⁻²)	PRODUCCIÓN 1ª NETA (10 ⁹ t)	BIOMASA (10 ⁹ t)
Selva	17.0	2,200.0	37.4	765.0
Bosque tropical	7.5	1,600.0	12.0	260.0
Bosque perenifolio	5.0	1,300.0	6.5	175.0
Bosque deceduo	7.0	1,200.0	8.4	210.0
Bosque boreal	12.0	800.0	9.6	240.0
Árboles y arbustos	8.5	700.0	6.0	50.0
Savana	15.0	900.0	13.5	60.0
Pastizales	9.0	600.0	5.4	14.0
Tundra	8.0	140.0	1.1	5.0
Semidesiertos	18.0	90.0	1.6	13.0
Desierto, rocas, hielo	24.0	3.0	0.07	0.5
Tierras cultivadas	14.0	650.0	9.1	14.0
Pantanos	2.0	2000.0	4.0	30.0
Lagos y ríos	2.0	250.0	0.5	0.05
Total continente	149.0	773.0	115.0	1837.0
Océano abierto	332.0	125.0	41.5	1.0
Surgencias	0.4	500.0	0.2	0.008
Plataforma continental	26.6	360.0	9.6	0.27
Algas y arrecifes	0.6	2500.0	1.6	1.2
Estuarios	1.4	1500.0	2.1	1.4
Total marino	361.0	152.0	55.0	3.9
TOTAL MUNDIAL	510.0	333.0	170.0	1841.0

El globo terráqueo produce menos de 400 g/m²/año, que representa cerca del 30% de la superficie terrestre y 90% de los océanos, por lo que se considera un desierto marino. Los sistemas *más productivos son selvas, tierras cultivadas, arrecifes, estuarios y marismas y los menos productivos son tundra, desierto y océano* (Colinviaux, 1993), que de manera muy general puede hablarse de un gradiente de productividad y producción (Tabla 6.5).

Tabla 6.5. Gradiente de producción. De manera general, se puede apreciar un gradiente de producción entre grandes biomas de la Tierra.

MENOR PRODUCCION	⇒	MAYOR PRODUCCION
Boreal	Templado	Tropical
Tundra	Pastizal	Tierras cultivadas
Océano abierto	Surgencias	Plataforma continental

Las principales suposiciones para explicar este patrón, no se basan en las características más evidentes del sistema, ni del vegetal representativo o más importante, por ejemplo (Tabla 6.6), ecosistemas tropicales son más productivos por la humedad y el clima cálido, más que por su vegetación característica; las praderas tienen baja productividad por el clima seco, no por el tipo de pasto; las tierras cercanas al círculo ártico tienen baja productividad por el clima frío, no por estar cubierto por tundra (Colinvaux, 1993).

Tabla 6.6. Productividad relativa en ecosistemas. Gradiente de la productividad por tipo de ecosistema, cantidad relativa y su causa probable (Tomado de Colinvaux, 1993).

PRODUCTIVIDAD	TIPO DE ECOSISTEMA	CAUSA O POSTULADO
ALTA	Selvas	Humedad relativa
> 350 g.c./m ² /año	Bosques	Clima cálido
	Pantanos	
	Estuarios	
	Arrecifes	↑↑
MEDIA	Pastizales	
70-350 g.c./m ² /año	Surgencias	
	Lagos	
	Agricultura	↓↓
BAJA	Tundra	Clima frío
< 70 g.c./m ² /año	Desierto	Seco
	Océano	Falta de nutrientes

Con referencia a la producción secundaria que es mucho menos conocida, la Tabla 6.7 proporciona la producción compilada por Whittaker y Likens en 1973 (citado en Colinvaux, 1993), note en particular la cantidad consumida por los herbívoros de diferentes partes del mundo de acuerdo con sus habilidades de captura y digestión. El porcentaje de la producción de la planta tomada por los animales es la columna titulada como consumo de herbívoros.

Mucha de la energía transformada mediante la *producción primaria neta* se *pierde*, ya que se asume que el 7% de la producción neta de un bosque lluvioso es consumido mientras que el 93% se pudre. Esto evidencia la gran importancia que se tiene en un ecosistema el grupo de organismos que restituyan y activen esta cantidad de energía que no es consumida por los herbívoros.

Pero este papel, no sólo está supeditado por los *verdaderos descomponedores* como son las bacterias y hongos, sino que hay un grupo de organismos casi todos animales que disponen del *detritus* como fuente fundamental en su supervivencia (*materia orgánica en descomposición*), como son termitas en los trópicos, lombrices en regiones templadas, cangrejos, jaibas y muchos organismos bénticos en lagos y mares.

Tabla 6.7. Producción secundaria anual de las principales regiones de la Tierra. Estimaciones basadas en el consumo animal de plantas para calcular el consumo de los herbívoros y de la eficiencia de asimilación para calcular la producción bruta secundaria (tomado de Whittaker y Likens, 1973 y citado en Colinvaux, 1993).

TIPO DE ECOSISTEMA	PRODUCCIÓN 1ª NETA (10 ⁹ ton met. C/año)	CONSUMO ANIMAL (%)	CONSUMO DE HERBÍVOROS (10 ⁶ ton met. C/año)	PRODUCCIÓN SECUNDARIA NETA (10 ⁶ ton met. C/año)
Selva	15.3	7	1100	110
Bosque tropical	5.1	6	300	30
Bosque perenifolio	2.9	4	120	12
Bosque deciduo	3.8	5	190	19
Bosque boreal	4.3	4	170	17
Arboles y arbustos	2.2	5	110	11
Savana	4.7	15	700	105
Pastizales	2.0	10	200	30
Tundra	0.5	3	15	1.5
Semidesiertos	0.6	3	18	2.7
Desierto, rocas, hielo	0.04	2	0.1	0.01
Tierras cultivadas	4.1	1	40	4
Pantanos	2.2	8	175	18
Lagos y ríos	0.6	20	120	12
Total continente	48.3	7	3258	372
Océano abierto	18.9	40	7600	1140
Surgencias	0.1	35	35	5

Plataforma continental	4.3	30	1300	195
Algas y arrecifes	0.5	15	75	11
Estuarios	1.1	15	165	25
Total marino	24.9	37	9175	1376
TOTAL MUNDIAL	73.2	17	12433	1748

Estos animales que se encargan de hacer fluir la energía en un ecosistema por medio del detritus son propiamente llamados *detritívoros* y en conjunto con los verdaderos descomponedores (hongos y bacterias) actúan en el papel funcional y energético de las plantas en todos los ecosistemas. Resultados de este tipo de producción se muestran en la Tabla 6.8.

Tabla 6.8. Producción mundial de detritus. Producción de detritus calculado de la producción primaria neta (Tomado de Reiners, 1973 y citado en Colinvaux, 1993).

TIPO DE ECOSISTEMA	PRODUCCIÓN 1ª NETA MUNDIAL (10 ⁹ ton/año de peso seco)	PRODUCCIÓN DE DETRITUS (%)	DETRITUS MUNDIAL (10 ⁹ ton/año)	CARBÓN (10 ⁹ ton/año)
Bosque tropical	40.0	95	38.0	19.0
Bosque templado	23.4	95	22.2	11.1
Bosque boreal	9.6	97	9.3	4.6
Árboles y arbustos	4.2	80	3.4	1.7
Savana	10.5	60	6.3	3.2
Pastizales	4.5	50	2.2	1.1
Tundra	1.1	95	1.0	0.5
Semidesiertos	1.3	95	1.2	0.6
Desierto extremoso	0.07	97	0.1	0.03
Tierras cultivadas	9.1	50	4.6	2.3
Pantanos	4.0	90	3.6	1.8
TOTAL MUNDIAL	107.8		91.9	45.9

Estructura de los ecosistemas

Estudiar la estructura de los ecosistemas implica identificar y comprender la diversidad de interacciones ecológicas que se establecen entre los organismos que los integran. Este análisis permite reconocer cómo fluye la energía dentro del

sistema, cómo se organiza la biota en niveles con funciones específicas y cómo se mantiene la estabilidad ecológica.

Para realizar un análisis ecosistémico adecuado, se deben considerar algunas generalidades fundamentales:

- Los seres vivos de un ecosistema se agrupan funcionalmente en tres grandes niveles, cuya organización depende de procesos ecológicos como competencia, depredación y simbiosis.
- El Sol constituye la fuente primaria de energía y únicamente puede ser aprovechado directamente por organismos autótrofos.
- La existencia del ecosistema depende de la disponibilidad de nutrientes, agua y gases.
- Los ecosistemas tienden a mantener estabilidad funcional en el tiempo.
- Parte de la energía que circula por el sistema siempre se pierde en forma de calor.

1. Componentes biológicos y su función en el flujo de energía

Según Thienemann (1926, citado en Lindeman, 1942), las plantas autótrofas funcionan como organismos productores al utilizar la energía solar mediante fotosíntesis para sintetizar compuestos orgánicos complejos a partir de sustancias inorgánicas simples. Aunque una fracción de la energía captada se destina al metabolismo celular, otra parte queda almacenada en forma de biomasa disponible para el siguiente nivel trófico.

Los organismos heterótrofos, como animales y algunas plantas parásitas, obtienen energía consumiendo a los productores o a otros consumidores. Una parte importante del material ingerido se oxida para cubrir requerimientos metabólicos y el resto se incorpora al crecimiento corporal. Tras su muerte, la biomasa pasa a formar parte del nivel de descomposición.

Los saprófagos y microorganismos descomponedores (principalmente bacterias heterótrofas y hongos) cumplen un papel esencial al transformar los restos orgánicos en sustancias inorgánicas reutilizables por los organismos autótrofos, cerrando así el proceso de reciclaje de materia dentro del ecosistema (Figura 6.31).

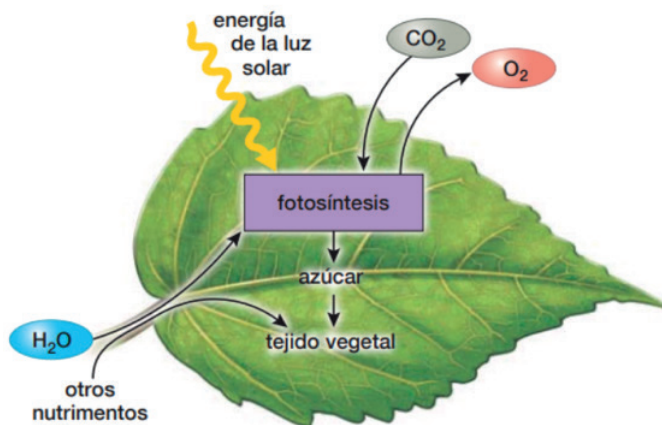
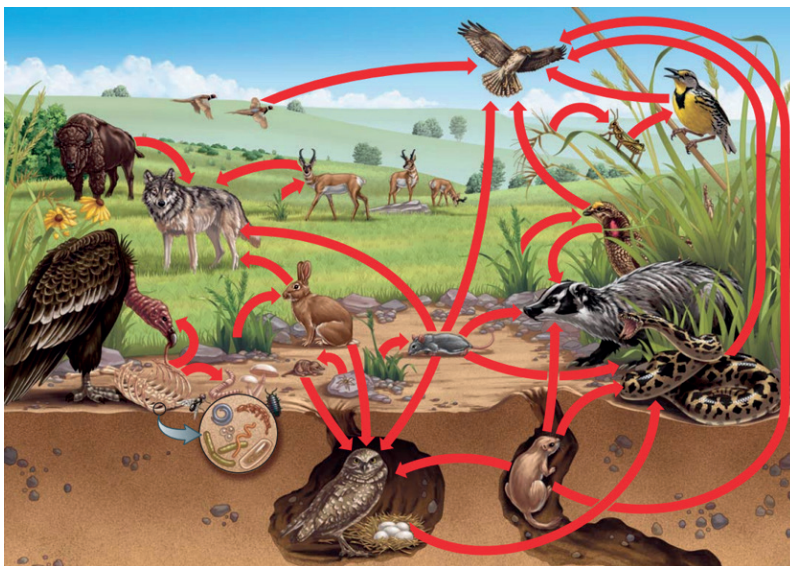


Figura 6.31. Estructura de un ecosistema. En todo ecosistema existen por lo menos tres niveles, aunque existe otro de gran importancia como el de los detritívoros (Tomado de Audesirk et al. 2013).

2. Estructura trófica del ecosistema

Los ecosistemas pueden considerarse como la suma del metabolismo de los organismos que los conforman. Cada uno requiere una entrada constante de energía para mantener sus funciones de respiración, crecimiento y reproducción. Desde una perspectiva funcional, los organismos pueden clasificarse en dos estrategias principales de obtención de energía y nutrientes:

Autótrofos: obtienen energía del Sol y materia de fuentes abióticas (plantas verdes, algas).

Heterótrofos: obtienen energía al consumir materia orgánica viva (herbívoros, carnívoros y omnívoros).

La energía ingresa al ecosistema a través de los organismos autótrofos, fluye hacia los heterótrofos y finalmente retorna al ambiente como calor o materia inorgánica disponible nuevamente para los productores. Aunque el ecosistema constituye la unidad ideal para estudiar el movimiento de energía y materiales, la unidad metabólica funcional continúa siendo el organismo individual (Smith y Smith, 2015).

El primer paso para analizar el metabolismo ecosistémico es identificar las relaciones alimentarias que conectan a los organismos de la comunidad. Este análisis permite evaluar la importancia relativa de cada especie según su papel en la transferencia de energía y materia.

Si bien Elton (1927) formalizó el concepto de cadenas alimentarias como secuencias lineales de transferencia energética (ejemplo: pino → áfidos → arañas → reinitas → halcones), posteriormente se reconoció que dichas cadenas no actúan de manera aislada. En realidad, forman sistemas complejos en los que múltiples especies interactúan a través de conexiones tróficas diversas (Krebs, 2014).

En ecosistemas como lagos, bosques o arrecifes, el flujo de energía conecta a productores, consumidores y descomponedores mediante múltiples rutas alimentarias. Este entramado funcional constituye la base para entender la dinámica ecológica, la productividad biológica y los mecanismos que favorecen la estabilidad del ecosistema.

Los niveles tróficos

El análisis de las relaciones alimentarias dentro de los ecosistemas ha sido uno de los pilares del pensamiento ecológico desde inicios del siglo XX. Estas relaciones permiten describir cómo fluye la energía y cómo se reorganiza la materia entre los organismos vivos, determinando la estructura funcional del ecosistema. La ecología trófica reconoce que los organismos se agrupan en niveles de acuerdo con su fuente

alimentaria, lo que proporciona un marco para entender la dinámica ecológica, la productividad y la estabilidad ecosistémica (Lindeman, 1942; Odum y Heald, 1975; Odum y Barret, 2006; Garvey y Whiles, 2016).

Concepto de nivel trófico

Los niveles tróficos representan las posiciones que ocupan los organismos dentro de una cadena o red alimentaria. Esta clasificación depende del origen de la energía y la materia que utilizan y constituye la base operativa para describir la estructura y función de los ecosistemas (Lindeman, 1942; Jørgensen, 2009; García, 2011).

De manera general, los niveles tróficos se agrupan en tres grandes categorías funcionales:

Productores

Consumidores (primarios, secundarios, terciarios y superiores)

Descomponedores

Estos grupos conforman la estructura mínima necesaria para el funcionamiento ecosistémico, ya que permiten el ingreso, transferencia y reciclaje de energía y nutrientes (Odum y Barret, 2006; Carabias et al., 2009; Fontana, 2014).

Clasificación de los niveles tróficos

La estructura trófica puede representarse mediante cadenas alimentarias, mallas tróficas y pirámides ecológicas. En estas últimas se muestran las relaciones entre energía, biomasa y abundancia a lo largo de los niveles. De la base hacia la cúspide, la organización funcional se establece de la siguiente forma (Odum y Barret, 2006; Carabias et al., 2009):

Productores primarios

Los productores primarios son organismos autótrofos como plantas, algas y bacterias fotosintéticas o quimiosintéticas. Transforman la energía solar o química en compuestos orgánicos mediante procesos metabólicos como la fotosíntesis o quimiosíntesis (Odum y Barret, 2006; Jørgensen, 2009; Fontana, 2014). Este grupo constituye la base energética del ecosistema, donde se expresa la productividad primaria.

Consumidores

Los consumidores son organismos heterótrofos que dependen directa o indirectamente de los productores primarios para obtener energía y materia. Se clasifican jerárquicamente en:

Consumidores primarios o herbívoros, que obtienen energía directamente de los productores (Carabias et al., 2009).

Consumidores secundarios o carnívoros primarios y omnívoros, que consumen herbívoros o combinan recursos vegetales y animales (García, 2011).

Consumidores terciarios, depredadores especializados en consumidores secundarios (Jørgensen, 2009).

Consumidores cuaternarios o depredadores tope, que no presentan enemigos naturales dentro del ecosistema (García, 2011).

La dominancia energética disminuye gradualmente conforme se asciende en la cadena trófica, debido a la pérdida de energía en forma de calor (Carabias et al., 2009).

Descomponedores

Los descomponedores están integrados por bacterias, hongos y organismos saprófagos que transforman la materia orgánica muerta y restos metabólicos en nutrientes disponibles nuevamente para los productores (Carabias et al., 2009; García, 2011). Este nivel permite cerrar el ciclo biogeoquímico y sostiene la continuidad del sistema. (Figura 6.32).

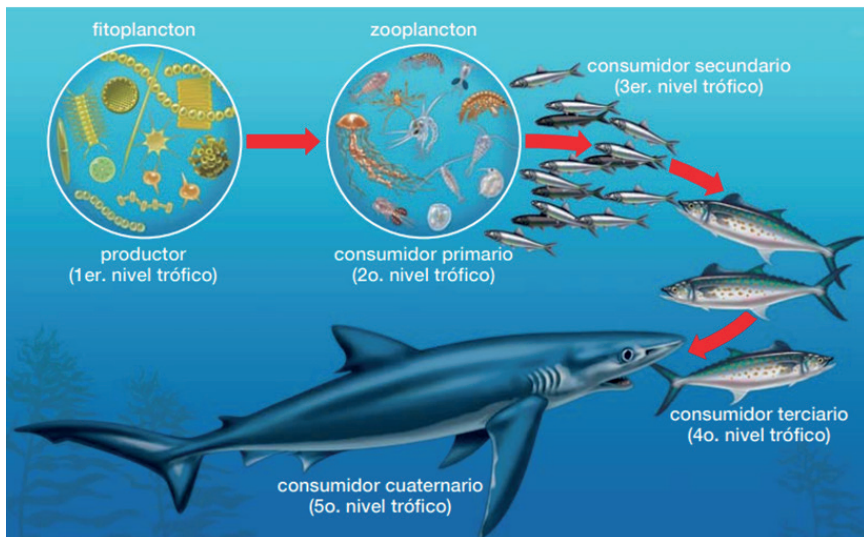


Figura 6.32. Representación de niveles tróficos de un ecosistema marino (Tomado de Audesirk et al., 2013).

Dinámica funcional de los niveles tróficos

La transferencia energética entre niveles depende del tipo de ecosistema, la temporalidad y la disponibilidad de recursos (Paruelo y Batista, 2006). Aunque la composición taxonómica cambia entre ecosistemas terrestres y acuáticos, la estructura funcional mantiene patrones comunes universales (Odum y Barret, 2006; Garvey y Whiles, 2016).

El detritus, definido como materia orgánica particulada (MOP) o disuelta (MOD) juega un papel relevante, especialmente en ecosistemas donde la producción primaria está limitada, y sostiene cadenas tróficas basadas en saprófagos y detritívoros (Moriarty, 1997; Fontana, 2014).

Cadenas tróficas

Las cadenas tróficas representan rutas lineales de transferencia energética desde los productores hasta los consumidores superiores. Charles Elton (1927), con base en sus estudios en ecosistemas árticos, fue el primero en formalizar la estructura como una secuencia jerárquica de alimentación. Este modelo simplificado permite visualizar patrones energéticos y estructurales dentro de los ecosistemas (Elton, 1927; Kato, 1989; Krebs, 1994; Pianka, 1994) (Figura 6.33).

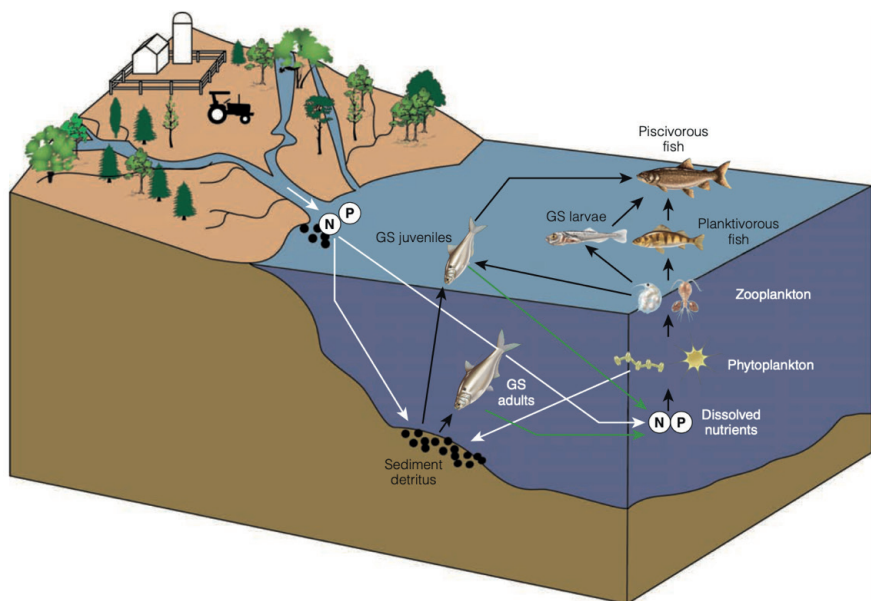


Figura 6.33. Cadena alimenticia. Ruta unidireccional donde se señala la transferencia alimenticia entre los diferentes niveles que la componen (Tomado de Krebs, 2014).

Los niveles tróficos se definen operativamente como grupos de organismos con hábitos alimentarios similares (Emmel, 1975; Colinvaux, 1993). A medida que se asciende en la cadena, los organismos suelen incrementar su tamaño corporal y disminuir en abundancia, lo que Elton (1927) identificó como el “**principio del tamaño del alimento**”, posteriormente formalizado en discusiones energéticas por Lindeman (1942) y retomado por Colinvaux (1993) y Krebs (1994) (Figura 6.34).

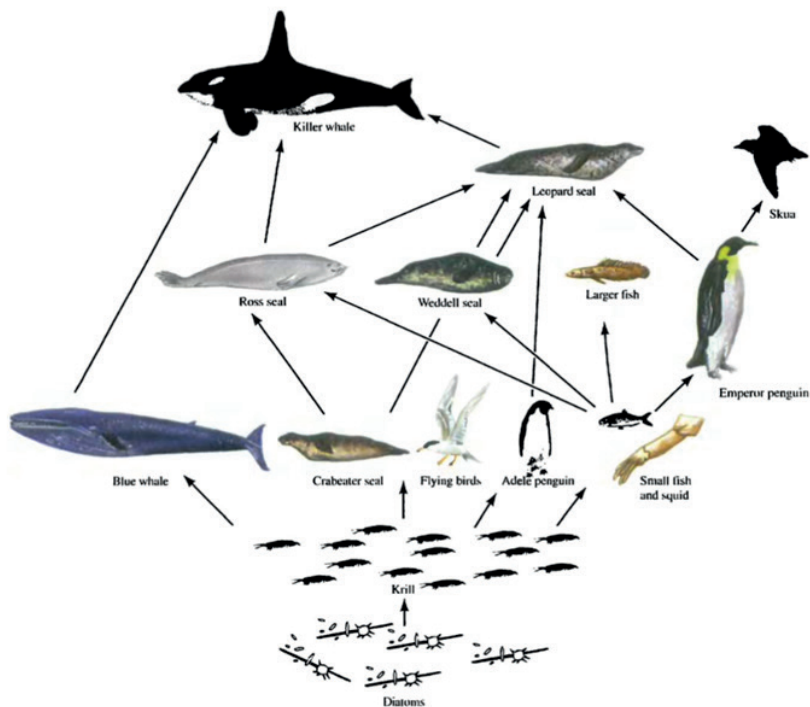


Figura 6.34. Cadena alimentaria donde se observa el principio del tamaño (Tomado de Molles, 2008).

Sin embargo, la estructura real rara vez es estrictamente lineal. La presencia de omnívoros, parásitos y depredación intra-nivel genera múltiples rutas que complejizan la estructura (Thompson et al., 2007; Allesina et al., 2009). En los ecosistemas, también pueden coexistir:

Cadenas de pastoreo (plantas → herbívoros → carnívoros)

Cadenas detritívoras (detritus → saprófagos → consumidores)

Cadenas simbióticas, como en corales, donde las zooxantelas aportan hasta el 90 % de la energía al hospedero, funcionando como base trófica integrada (Wooldridge, 2010).

El número de niveles tróficos puede variar entre tres y cuatro como modelo clásico, aunque investigaciones recientes reportan estructuras más complejas, especialmente si se incluyen parásitos y microorganismos (Kauzinger y Morin, 1998; Dunne et al., 2013; Mittelbach y McGill, 2019).

Trofoespecies, gremios y especies clave

El concepto de trofoespecies, propuesto inicialmente para simplificar y agrupar organismos con dietas equivalentes, evolucionó hacia el término **gremio trófico**, definido como un conjunto de especies que explotan un mismo recurso de forma similar (Lindeman, 1942; Odum y Heald, 1975; Krebs, 1994; Garvey y Whiles, 2016).

Dentro de los gremios pueden existir **especies clave**, cuyo papel funcional sostiene la estabilidad ecológica. La eliminación de estas especies puede generar cascadas tróficas y alterar profundamente la estructura y el funcionamiento del ecosistema.

Utilidad y limitaciones conceptuales

Aunque el modelo de niveles tróficos simplifica una realidad ecológica compleja, continúa siendo una herramienta útil para analizar patrones generales, cuantificar flujos energéticos y comprender mecanismos ecológicos (Ulanowicz et al., 2014). La omnivoría, el canibalismo, las simbiosis y la variabilidad estacional introducen ambigüedades tróficas, pero enriquecen la comprensión de la dinámica ecosistémica (Thompson et al., 2007; Mittelbach y McGill, 2019).

Tramas, mallas o redes tróficas

Las tramas, mallas o redes tróficas constituyen diagramas que representan las múltiples rutas de transferencia de materia y energía entre las especies que integran un ecosistema (Colinvaux, 1993). En esencia, son el resultado del entrelazamiento de numerosas cadenas tróficas individuales (Pianka, 1994), conformando una estructura compleja y dinámica que refleja las relaciones alimentarias entre los componentes bióticos de un sistema. Cada ecosistema posee su propia red trófica, determinada por la composición y abundancia de sus especies, así como por las interacciones tróficas que éstas establecen (Figura 6.35 y 6.36).

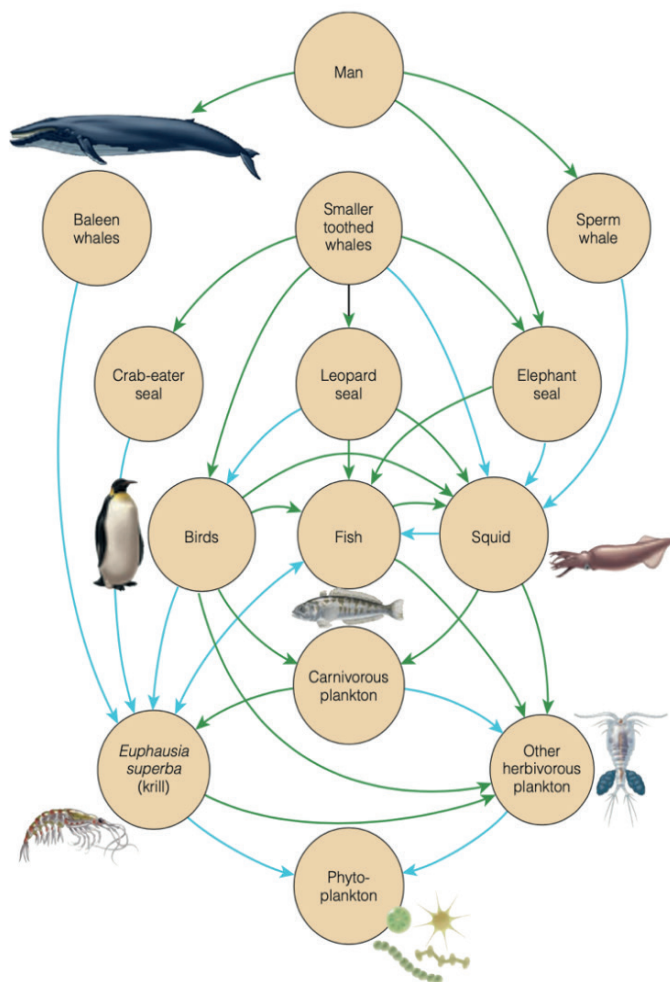


Figura 6.35. Estructura trófica en ambiente marino. Conformada por una multitud de cadenas tróficas unidireccional (Tomado de Krebs, 2014).

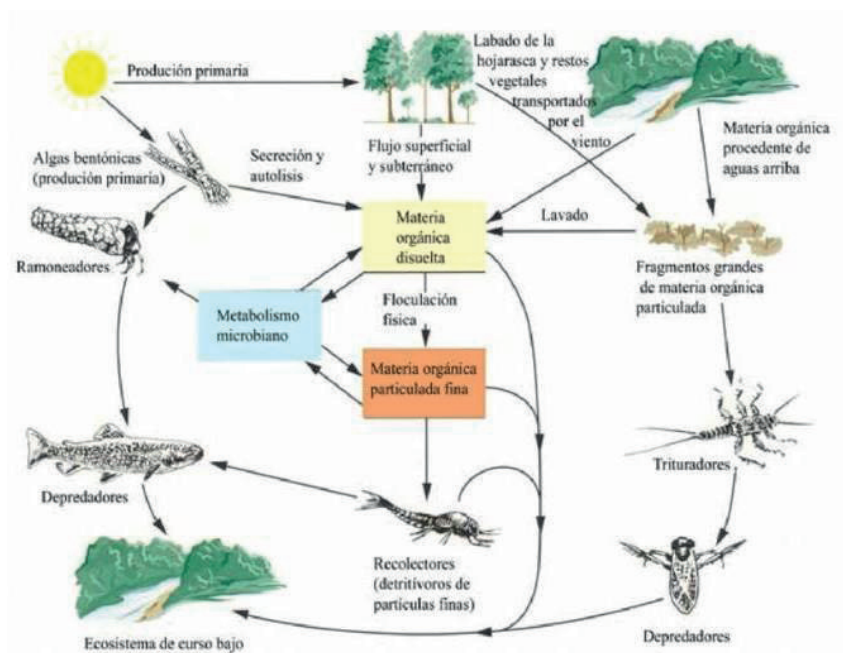


Figura 6.36. Red trófica en un ecosistema de agua dulce. (Smith y Smith, 2001).

El estudio detallado de los ciclos alimentarios revela patrones intrincados de **preferencias y sustituciones tróficas**, reforzados por dependencias ecológicas fundamentales que se plasman en los diagramas de mallas tróficas. En general, los **depredadores tienden a ser menos especializados en sus hábitos alimentarios** que sus presas, lo cual tiene implicaciones ecológicas relevantes. Este principio fue reconocido por **Elton (1927)**, quien señaló cómo la abundancia relativa de depredadores y presas influye en la estabilidad de ambas poblaciones. A su vez, **Lindeman (1942)** destacó la importancia de estos patrones en el flujo de energía dentro de los ecosistemas, consolidando las bases de la ecología trófica moderna.

Existen diferencias fundamentales entre los ciclos alimentarios de los ecosistemas terrestres y marinos. En los sistemas terrestres, donde los **productores primarios** son principalmente las plantas vasculares, el flujo trófico tiende a ser **monocíclico**; mientras que, en los sistemas marinos, donde predominan las **algas y el fitoplancton**, el flujo es típicamente **bicíclico** (Lindeman, 1942). Estas diferencias reflejan no solo la diversidad de productores, sino también las particularidades de la transferencia de materia y energía en cada ambiente. (Figura 6.37).

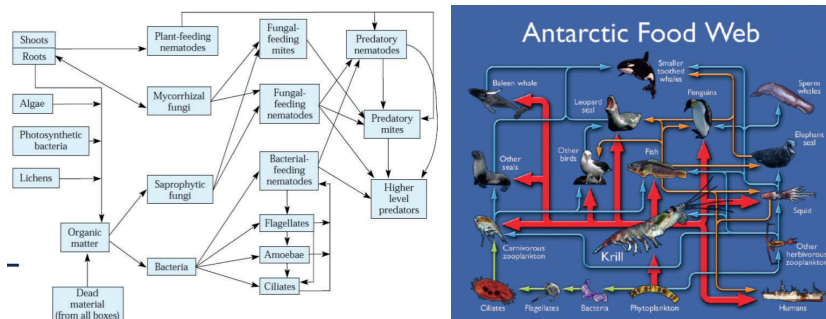


Figura 6.37. Diagrama de la red trófica del suelo izquierda (Tomado de Gurevitch et al., 2002) y parte de la malla trófica del ambiente marino antártico derecha (Tomado de McBride et al. 2014).

Las redes tróficas pueden llegar a ser tan complejas que resulta prácticamente imposible representarlas en su totalidad, incluso mediante estudios ecológicos extensos. No obstante, su análisis parcial permite inferir el grado de **estabilidad** del sistema. En términos ecológicos, se ha propuesto que **“cuanto más compleja es una red trófica (más cadenas interconectadas), mayor es su estabilidad”**, entendida como la capacidad del ecosistema para resistir perturbaciones y retornar a su estado de equilibrio. Esta idea llevó a formular uno de los dogmas clásicos de la ecología: **“la diversidad genera estabilidad”**, respaldado por estudios que demuestran que el incremento en el número de eslabones y de interacciones tróficas favorece la autorregulación de los ecosistemas (Begon et al., 1990; Krebs, 1994).

Sin embargo, **May (1973)** cuestionó esta generalización, argumentando que existen ecosistemas altamente diversos pero inestables, como algunas selvas tropicales y otros menos diversos, pero más estables, como los bosques templados. Esto implica que la estabilidad no depende exclusivamente de la diversidad biológica, sino también de factores como la **historia evolutiva**, las **condiciones ambientales** y las **propiedades estructurales** del sistema (Begon et al., 1990; Krebs, 1994). A pesar de ello, se pueden establecer dos generalizaciones sólidas (Krebs, 1994):

Las especies con dietas amplias tienden a ser más estables que aquellas con dietas restringidas.

Las especies con numerosos competidores dentro del mismo nivel trófico suelen ser más estables que las que tienen pocos.

Las redes tróficas como estructura ecológica

La naturaleza ecológica está entrelazada por medio de **redes tróficas**, dentro de las cuales se insertan **cadenas alimentarias más cortas**, que representan flujos parciales del sistema total. La **ecología trófica**, del griego *trophikos* (alimentación), es el campo que estudia precisamente “quién come a quién” y cómo se distribuyen la materia y la energía dentro del ecosistema. La mayoría de las redes tróficas son **enormes, reticuladas y entrelazadas**, conectando especies de todos los tamaños y funciones ecológicas.

Dada su complejidad, el primer paso en la mayoría de los estudios sobre redes tróficas es la **simplificación estructural**, que puede lograrse agrupando especies que cumplen funciones ecológicas similares (por ejemplo, productores, herbívoros, carnívoros) o enfocándose en subconjuntos de especies clave para el funcionamiento del ecosistema. Estas simplificaciones suelen dar lugar a representaciones lineales conocidas como **cadenas alimentarias**, las cuales, aunque más sencillas, permiten modelar y comprender procesos ecológicos específicos (Strong, 2004).

La **energía almacenada en los tejidos de los productores primarios** constituye la base de todas las redes tróficas. El **nivel trófico 1** está ocupado por los productores primarios; el **nivel trófico 2** por los consumidores primarios o herbívoros; el **nivel trófico 3** por los consumidores secundarios o carnívoros primarios; y así sucesivamente, hasta los **niveles tróficos 4 y 5**, donde se ubican los consumidores terciarios y cuaternarios o depredadores tope (Carabias et al., 2009).

Análisis estructural y funcional de las redes tróficas

El análisis de las **redes tróficas** constituye una herramienta esencial para comprender el **flujo de materia y energía** dentro de los ecosistemas. A diferencia de las pirámides o cadenas tróficas, las redes permiten representar de manera directa las **interacciones múltiples y simultáneas entre especies**, agrupándolas en **niveles tróficos o grupos funcionales** (Chapin et al., 2011; Delmas et al., 2018).

No obstante, a medida que aumenta la **riqueza de especies**, el número de interacciones potenciales crece exponencialmente (Bowman et al., 2017). Además, las redes tróficas se complican aún más debido a fenómenos como la **competencia intra-nivel**, la **omnivoría**, el **canibalismo** y los **circuitos de retroalimentación indirecta** (Garvey y Whiles, 2016). Aun con tales complejidades, es posible identificar **patrones estructurales generales** que ayudan a predecir la **respuesta de los ecosistemas** frente a variaciones ambientales y biológicas (Pascual y Dunne, 2006).

Las redes tróficas se pueden representar gráficamente como **conjuntos de nodos (especies) y enlaces (interacciones tróficas)**, cuya **topología, conectividad, densidad de enlaces, intensidad de interacción y longitud promedio de las cadenas** son propiedades cuantificables (Garvey y Whiles, 2016). Sin embargo, la mayoría de las conexiones son **débiles o redundantes**, por lo que el análisis se centra en las **interacciones funcionales**, aquellas que determinan de manera significativa la dinámica del sistema (Allesina et al., 2009).

Incluso en redes ecológicas altamente complejas —con cientos de especies y miles de interacciones—, el comportamiento general del ecosistema puede describirse de manera similar considerando únicamente las conexiones funcionales, ya que las interacciones débiles aportan redundancia y resiliencia estructural (Allesina et al., 2009; Ulanowicz et al., 2014).

Patrones ecológicos en las redes tróficas

Entre los patrones más consistentes observados en las redes tróficas se encuentra la **ley de la potencia depredador-presa**, la cual establece que la biomasa de los depredadores aumenta con la biomasa de sus presas, pero de forma **sublineal**, es decir, menos que proporcional (Hatton et al., 2015). Este principio ha sido confirmado en estudios recientes sobre **141 redes tróficas** en ecosistemas terrestres, marinos y de agua dulce (Perkins et al., 2022). Dichas investigaciones muestran que, en general, la biomasa de las presas sustenta una menor cantidad de biomasa depredadora, patrón que se mantiene incluso al incluir las interacciones de **omnívoros**, frecuentemente omitidas en los modelos.

Estos patrones reflejan **dependencias sistemáticas de la densidad y la energía**, y aunque todavía existe evidencia limitada sobre su universalidad, las tendencias observadas confirman la existencia de **leyes estructurales recurrentes** en la organización trófica de los ecosistemas (Perkins et al., 2022; Hatton et al., 2015).

PIRÁMIDES TRÓFICAS

¿por qué usar pirámides?

A medida que aumenta nuestro conocimiento sobre una red trófica concreta, su complejidad crece y la representación esquemática de todas las interacciones se vuelve intrincada y poco manejable. Para facilitar la comprensión de la organización trófica, **Elton (1927)** propuso representar la estructura alimentaria mediante **pirámides**, porque observó que los organismos situados en la base de las cadenas son relativamente abundantes mientras que los de niveles superiores disminuyen en

abundancia de forma progresiva (Phillipson, 1975). Estas pirámides son diagramas jerárquicos en los que cada “compartimiento” corresponde a un **nivel trófico** y permite visualizar de forma sintética la distribución de individuos, biomasa o energía desde la base (productores) hasta el vértice (depredadores tope) (Colinvaux, 1993; Dajoz, 2002; Carabias et al., 2009).

Tipos de pirámides y su interpretación

1. Pirámides de números

Propuesta por Elton (1927) (por eso a veces se llama pirámide eltoniana), representa la **abundancia relativa** de individuos en cada nivel trófico (individuos por unidad de área; p. ej. ind./m²). Es la representación más simple y muestra la distribución numérica de organismos en la red trófica (Figura 6.38.); sin embargo, su interpretación puede ser engañosa cuando los tamaños corporales varían enormemente entre niveles (Colinvaux, 1994; Lindeman, 1942; Pianka, 1994).

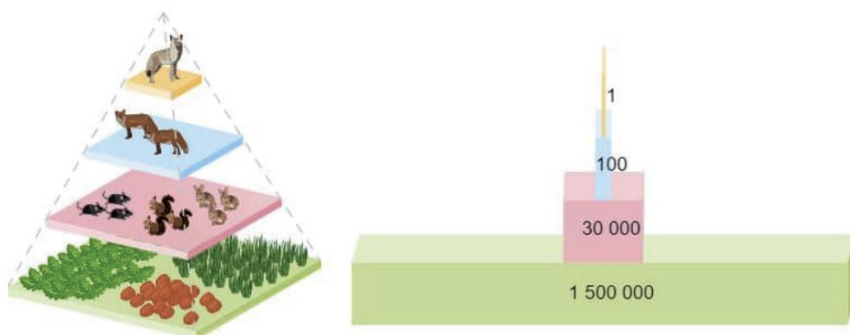


Figura 6.38. Dos tipos de representación esquemática de una pirámide de números (tomado de Avilés-Sayas, 2021).

2. Pirámides de biomasa

Muestran el **peso (biomasa)** por unidad de área de cada nivel trófico (generalmente expresado en g/m², en peso húmedo o seco) (Figura 6.39). Son útiles para comparar la cantidad de materia viva en cada nivel y reflejan el “standing crop” del sistema en un momento dado. No incorporan la dimensión temporal de la producción (Lindeman, 1942; Colinvaux, 1993; Pianka, 1994; Carabias et al., 2009).

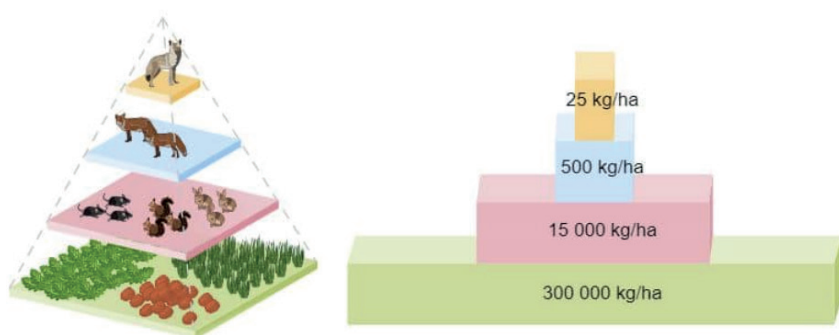


Figura 6.39. Ejemplo de una pirámide de biomasa (tomado de Avilés-Sayas, 2021).

3. Pirámides de energía

Introducidas por Lindeman (1942) y también denominadas pirámides de niveles tróficos, representan la **cantidad de energía** relativa en cada eslabón (p. ej. $\text{cal}/\text{m}^2/\text{año}$) (Figura 6.40). Son conceptualmente las más robustas para describir el flujo energético, porque incluyen la **tasa** (dimensión temporal) y, por tanto, la productividad real de cada nivel. Las unidades típicas son energía por área por tiempo (Pianka, 1994; Lindeman, 1942; Carabias et al., 2009).

Nota conceptual importante: las pirámides de números y de biomasa describen el **standing crop** (stock en un instante) y **no** reflejan directamente tasas de producción. Solo las pirámides de energía incorporan la tasa temporal y, por tanto, informan sobre flujo/producción (Pianka, 1994; Lindeman, 1942). (Figura 6.40.)

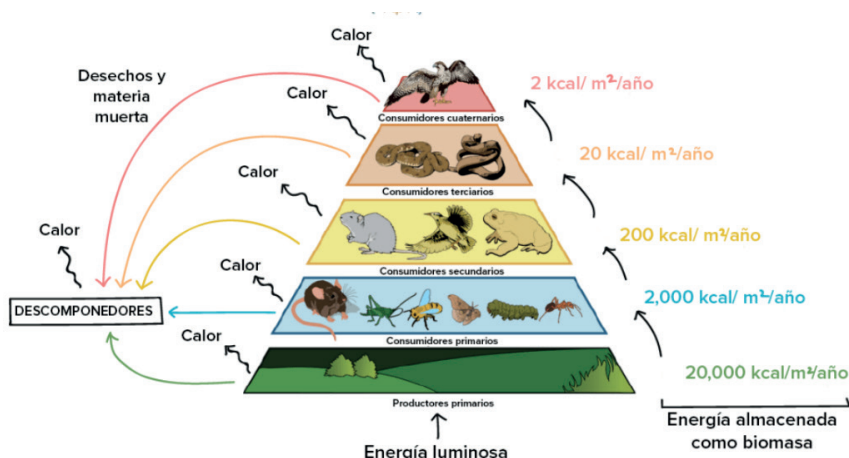


Figura 6.40. Ejemplo de una pirámide energética (tomado de Avilés-Sayas, 2021).

Causas de la forma piramidal: termodinámica y eficiencia de transferencia

En cualquiera de las tres pirámides (número, biomasa, energía) suele observarse una **disminución** al ascender de nivel trófico. Esto se explica por dos procesos interrelacionados:

Inadecuada eficiencia de transferencia: en cada transferencia trófica no se transfiere el 100 % de la energía; gran parte se pierde en procesos metabólicos (respiración) y en forma de calor, de acuerdo con las leyes de la termodinámica (Elton, 1927; Phillipson, 1975; Emmel, 1975; Kato, 1989; Begon et al., 1990; Chapin et al., 2011).

Relación presa–depredador y tamaño/abundancia: la proporción presas/depredadores suele ser alta (más individuos o biomasa en niveles bajos), y además los tamaños corporales tienden a aumentar y la abundancia a disminuir hacia niveles superiores (Lindeman, 1942; Colinvaux, 1993; Krebs, 1994).

Históricamente se generalizó la llamada “**regla del 10 %**” según la cual, en promedio, sólo el ~10 % de la energía de un nivel estaría disponible para el siguiente; hoy se sabe que este valor es una **generalización aproximada**: la eficiencia efectiva varía según el ecosistema, su estructura y sus componentes y puede oscilar desde menos del 10 % hasta cerca del 20 % (o más), dependiendo de la cadena y del contexto ecológico (Begon et al., 1990; Kato, 1989; Emmel, 1975). Lo invariable es la **tendencia** a la pérdida energética en cada salto trófico (Elton, 1927; Phillipson, 1975; Carabias et al., 2009; Chapin et al., 2011) (Figura 6.41).

Esa pérdida creciente condiciona que las cadenas tróficas **raramente excedan de 5–6 niveles** en sistemas macroscópicos: la energía remanente en niveles muy superiores es insuficiente para sostener muchos eslabones adicionales (Lindeman, 1942; Begon et al., 1994). (Figura 6.41)

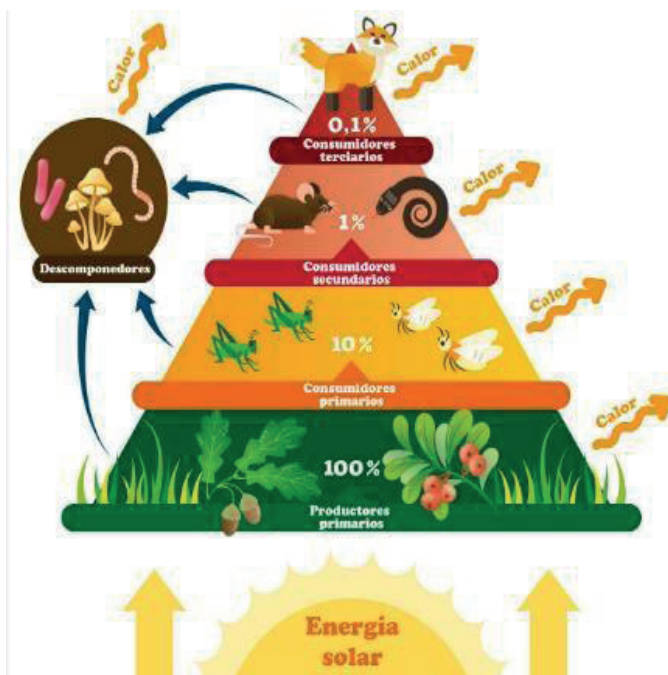


Figura 6.41. Representación esquemática de la eficiencia ecológica por nivel trófico .

Contradicción aparente: pérdida energética y eficiencia de consumidores superiores

Aunque la energía disponible disminuye con la altura trófica, los consumidores superiores suelen mostrar **mayor eficiencia en el aprovechamiento** de la energía que reciben (por ejemplo, por su adaptación a depredar presas concretas, mejor digestibilidad, menor proporción de pérdida en egesta). Esta aparente paradoja de pérdida absoluta de energía al subir en la pirámide, pero mayor eficiencia relativa de los predadores, contribuye a acotar la longitud máxima de las cadenas y a estructurar la pirámide (Lindeman, 1942; Begon et al., 1994).

Ejemplos numéricos y didácticos

En el ejemplo simplificado citado en la literatura, si la base autótrofa concentra 10 000 kcal en biomasa vegetal, sólo ~1 000 kcal llegarían a consumidores primarios y ~10 kcal al consumidor terciario (depredador tope), ilustrando dramáticamente la reducción en la energía disponible a medida que se asciende (Chapin et al., 2011; Mittelbach y McGill, 2019).

Excepciones y pirámides invertidas

Las pirámides **no siempre** muestran la base más grande. Existen casos bien documentados de **pirámides invertidas** (biomasa o números). Una **pirámide invertida** (o, más generalmente, una estructura «top-heavy» / con alta proporción consumidor/recurso) ocurre cuando la **biomasa de los consumidores** en uno o varios niveles tróficos iguala o excede la biomasa de las fuentes de recursos sobre las que se sustentan (Lindeman, 1942; Colinvaux, 1993; McCauley et al., 2018). En arrecifes se ha documentado este patrón para la biomasa de peces, donde grandes depredadores pueden representar una fracción muy alta de la biomasa de peces observada. McCauley et al. (2018) proponen medir esta condición por la relación biomasa consumidor/biomasa recurso (C/R) y discuten mecanismos endógenos y exógenos que la generan.

McCauley et al. (2018) muestran claramente que **la explotación humana** (pesca continua) puede transformar la forma de la pirámide (pérdida de niveles superiores), haciendo pasar ecosistemas originalmente “invertidos” o atípicos a pirámides con erosión de los niveles superiores (comparación entre ambientes no perturbados y sometidos a pesca).

Extracción de depredadores tope transforma la estructura: la pesca selectiva de grandes depredadores reduce la biomasa en los niveles superiores, lo que tiende a transformar una pirámide invertida o top-heavy hacia una estructura más clásica (bottom-heavy) dominada por herbívoros y peces de talla pequeña. Estudios comparativos entre islas o atolones con diferente presión pesquera muestran esta transición clara.

Efectos en cascada y cambio de funciones: Se les llama así a los cambios en la población de un nivel trófico que afectan a otros niveles tróficos y que desencadena un equilibrio a través de la pirámide trófica y que puede poner en riesgo el equilibrio de un ecosistema. La reducción de depredadores tope puede desencadenar cascadas tróficas (aumento de ciertos consumidores intermedios, cambio en presión de pastoreo sobre algas/corales), afectando la composición bentónica y la resiliencia del arrecife. Ejemplo: La eliminación de grandes depredadores, como los lobos,

puede llevar a un aumento de las poblaciones de herbívoros y, en consecuencia, a la sobreexplotación de la vegetación, extinción de especies y la degradación de los suelos. Otro ejemplo es la eliminación de nutrias marinas lo que ocasiono el aumento de poblaciones de erizos de mar y la sobre depredación de los bosques de Kelp y por lo tanto la perdida de otras especies en las zonas sin la presencia de la nutria marina (Fig. 6.42).

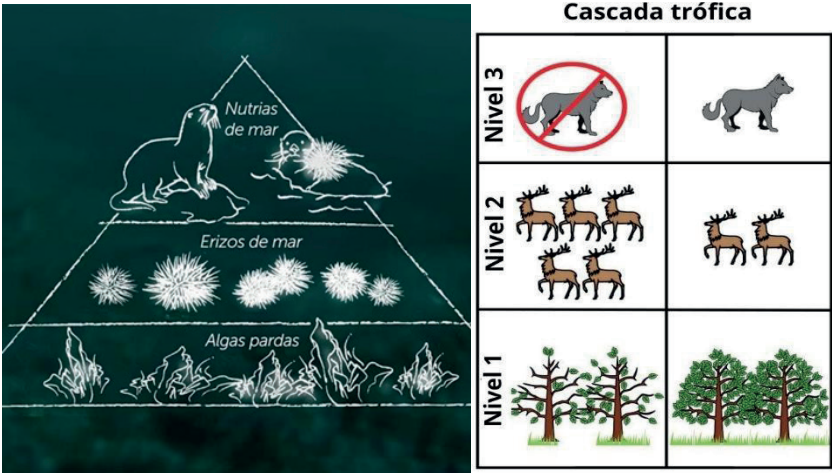


Figura 6.42. Ejemplos de cascadas tróficas por la remoción de especies clave para el funcionamiento de la red trófica y funcionamiento de un ecosistema.

Cambio de línea base y manejo: la evidencia de pirámides invertidas en áreas protegidas ha sido usada como referencia de estado «pre-explotación»; esto orienta el diseño de áreas marinas protegidas (MPAs) y objetivos de restauración, pero también muestra la importancia de corregir sesgos de muestreo al establecer líneas base históricas.

Turnover de productores: por qué importa y cómo explica pirámides invertidas

El **turnover** (velocidad de renovación) de los productores es la relación entre la productividad (producción por unidad de tiempo) y la biomasa estacionaria. Un **turnover alto** significa que, aunque la biomasa viva en un instante sea baja, la producción integrada en el tiempo puede ser muy grande.

Mecanismo práctico: en sistemas acuáticos, pequeños productores (p. ej. fitoplancton o algas microfilamentosas) pueden tener biomasa baja en muestreos puntuales, pero tasas de producción altísimas. Los consumidores (zooplancton, peces

pequeños) consumen esa producción casi inmediatamente; por tanto, la **biomasa de consumidores** puede acumularse y exceder la biomasa de productores medida en un momento dado.

Ejemplo ilustrativo (conceptual, adaptado de McCauley): si un parche recibe un pulso continuo de producción primaria rápida (p. ej. fitoplancton o algas con días de vida media muy corta), la biomasa de productores instantánea puede ser 10–100 veces menor que la biomasa agregada de consumidores que se alimentan continuamente de esa producción. En términos de C/R, esto puede llevar a ratios ≥ 1 sin violar principios termodinámicos (alta productividad + rápido consumo = baja biomasa de productor, pero alta transferencia energética (Tabla 6.9).

Tabla 6.9. Tabla ilustrativa comparativa de formas de pirámide trófica en arrecifes.
Valores aproximados y con fines didácticos. No deben interpretarse como mediciones puntuales sino como rangos comparativos basados en patrones descritos en la literatura (adaptado de Friedlander y DeMartini, 2002; Sandin et al., 2008; McCauley et al., 2018).

Tipo de arrecife	Productividad (P) estimada relativa	Biomasa productores (B ^p) (g/m ²)	Biomasa consumidores (B ^c) (g/m ²)	Relación B ^c / B ^p (C/R ratio)	Forma de la pirámide	Características ecológicas relevantes
Arrecife remoto prístino (ej.: Kingman Reef)	Alta productividad primaria y subsidios pelágicos	5–15	40–120	3–12	Invertida (top-heavy)	Alta proporción de depredadores tope (>40% biomasa total); fuerte flujo energético por turnover acelerado.
Arrecife con pesca moderada (ej.: zona turística con regulación parcial)	Productividad media	10–30	20–50	0.5–2.0	Transicional / variable	Disminución de depredadores y aumento de consumidores intermedios; herbívoros dominan funciones de pastoreo.
Arrecife sobreexplotado (ej.: sistemas con pesca intensiva costera)	Media-baja	20–60	15–30	0.2–0.8	Convencional o bottom-heavy	Ausencia de depredadores grandes; los niveles más altos funcionan con organismos pequeños y juveniles.
Arrecife urbanizado con eutrofización (caso especial)	Alta productividad por aporte terrestre	40–120	10–40	0.1–0.5	Muy bottom-heavy	Dominado por productores oportunistas (macroalgas, turf), baja riqueza de peces y pérdida de funciones ecológicas.

Relevancia ecológica, conservación y manejo

Las pirámides tróficas son herramientas conceptuales y prácticas fundamentales para:

- visualizar la **eficiencia de transferencia energética**,
- estimar el **número máximo de niveles tróficos** sostenibles,
- comprender la **sensibilidad de los depredadores tope** frente a la pérdida de energía en niveles inferiores, y
- valorar los **efectos de perturbaciones antropogénicas** (p. ej. sobrepesca) que producen erosión de los niveles superiores y cambios en la estructura trófica (Carabias et al., 2009; McCauley et al., 2018).

Por tanto, la interpretación correcta de una pirámide —según su tipo (número, biomasa o energía), su escala temporal y el contexto ecológico— es esencial para diseñar medidas de conservación y manejo que preserven tanto la **productividad** como la **integridad estructural** de los ecosistemas (Chapin et al., 2011; Garvey y Whiles, 2016).

LIMITACIONES CONCEPTUALES Y METODOLÓGICAS

Dimensión temporal: las pirámides de números y biomasa reflejan un momento concreto (standing crop) y **no** las tasas de producción; las pirámides de energía incorporan la tasa (Lindeman, 1942; Pianka, 1994).

Variabilidad ecológica: la eficiencia trófica (y por ende la forma de la pirámide) varía según la composición taxonómica, la tasa de renovación de productores, y factores ambientales; por tanto, la “regla del 10 %” debe aplicarse con cautela (Emmel, 1975; Kato, 1989; Begon et al., 1990).

Efectos antropogénicos: sobreexplotación y cambios en la base productiva (eutrofización, pérdida de hábitat) pueden alterar la forma y altura de la pirámide (Chapin et al., 2011; McCauley et al., 2018).

Finalmente, las **pirámides tróficas** son representaciones conceptual y analíticamente poderosas para sintetizar la organización y el flujo de energía en los ecosistemas. Diferenciar claramente entre la pirámide **de números, de biomasa y de energía** es indispensable: cada tipo aporta información distinta y complementaria. La forma piramidal resulta de la **ineficiencia de transferencia energética** (leyes de la termodinámica y respiración), de la relación presa–depredador y del tamaño corporal; no obstante, hay excepciones ecológicas (p. ej. pirámides invertidas) que ilustran la diversidad funcional de los sistemas y la importancia de considerar **tasa**

(productividad) además de **stock** (standing crop) al interpretar la estructura trófica (Elton, 1927; Lindeman, 1942; Phillipson, 1975; Emmel, 1975; Kato, 1989; Begon et al., 1990; Carabias et al., 2009; Chapin et al., 2011; McCauley et al., 2018).

Control ascendente y descendente en la regulación del flujo de energía y materia de los ecosistemas

En la dinámica de los ecosistemas, el flujo de energía y materia no depende únicamente de la organización trófica, sino del **mecanismo dominante de regulación** que controla la abundancia, biomasa y productividad de los organismos en cada nivel. Tradicionalmente, se han identificado dos rutas principales de regulación: el **control ascendente (bottom-up)** y el **control descendente (top-down)**. Ambos mecanismos pueden actuar simultáneamente y, en muchos ecosistemas, coexisten creando patrones complejos de **retroalimentación, estabilidad, resiliencia y cascadas tróficas** (Reynolds, 2008; Lampert y Sommer, 2007).

1. Control ascendente: la regulación por disponibilidad de recursos

El control ascendente asume que la **productividad primaria neta (PPN)** y la disponibilidad de recursos como: luz, nutrientes, agua o materia orgánica, determinan la estructura y dinámica trófica. A mayor entrada de energía al sistema, mayor capacidad de sostener biomasa y diversidad en los niveles superiores (Kaunzinger y Morin, 1998).

Este mecanismo es evidente en sistemas donde los productores primarios responden fuertemente a la variabilidad ambiental: océanos oligotróficos, lagos estratificados, pastizales dependientes de pulsos estacionales o manglares con limitación por nitrógeno o fósforo. Por ejemplo, en sistemas acuáticos, un incremento de nutrientes puede detonar floraciones de fitoplancton, seguido del crecimiento de herbívoros y, posteriormente, de carnívoros, en una secuencia típica de regulación ascendente (Oksanen et al., 1981; Mittelbach y McGill, 2019).

Este tipo de regulación se asocia con:

- **limitación por nutrientes** (N, P, Fe en océanos),
- **respuestas lineales o sigmoides a la productividad,**
- **alternancia en la dominancia trófica** debido a competencia por recursos,
- **variabilidad ambiental pronunciada** (por ejemplo, lagos monomíticos o sistemas estuarinos mexicanos con pulsos de agua dulce).

2. Control descendente: la regulación vía depredación y cascadas tróficas

El control descendente explica cómo los niveles tróficos superiores regulan, directa o indirectamente a los inferiores mediante **depredación, herbivoría, intimidación o supresión comportamental**.

Esta perspectiva deriva de la clásica hipótesis HSS (Hairston, Smith y Slobodkin, 1960), la cual afirma que los carnívoros mantienen a los herbívoros por debajo de su capacidad de carga, permitiendo que las plantas experimentan menor presión de consumo y que, por lo tanto, su dinámica está dominada por competencia y disponibilidad de recursos.

Una consecuencia central del control descendente es la **cascada trófica**, donde la influencia de un depredador tope se propaga a través de múltiples niveles, afectando no sólo abundancias sino también rasgos funcionales, comportamiento, tasas metabólicas y procesos ecosistémicos (Polis et al., 2000).

Ejemplos emblemáticos incluyen:

la reintroducción del lobo gris en Yellowstone,

cascadas marinas asociadas a la sobrepesca de tiburones,

eliminación de jaguares o pumas en selvas tropicales,

desaparición de depredadores tope en manglares y lagunas costeras del Golfo de México.

Un caso experimental notable es el de Suraci et al. (2016), quienes demostraron que **el miedo inducido por vocalizaciones de lobos** redujo la actividad de mapaches, liberando a sus presas (cangrejos, peces pequeños), modificando la estructura de la comunidad bentónica y reorganizando las interacciones competitivas. Este estudio amplió el paradigma top-down al mostrar que no sólo la depredación, sino la **percepción del riesgo**, puede detonar cascadas tróficas completas.

El entendimiento de los mecanismos de control ascendente y descendente constituye una base indispensable para analizar procesos más amplios asociados con la **estabilidad y la complejidad trófica**, ya que el tipo de regulación dominante puede determinar la resistencia de las redes alimentarias frente a perturbaciones y su capacidad de recuperación ante cambios ambientales (May, 1973; Pimm, 1984). Asimismo, estos mecanismos permiten interpretar la arquitectura de las **redes ecológicas**, cuya estructura como número de nodos, conectancia, modularidad e interacción entre especies clave, influye en el flujo de energía, la redundancia funcional y la probabilidad de colapsos sistémicos (Pimm, 1982; Dunne et al., 2002). Este marco conceptual se relaciona directamente con el estudio de las **funciones**

ecosistémicas, entendidas como los procesos biogeoquímicos y ecológicos que emergen de la organización trófica, tales como la productividad primaria, el reciclaje de nutrientes, la descomposición y el control biológico, todos ellos fuertemente mediados por las interacciones entre niveles (Chapin et al., 1997; Loreau et al., 2001). Finalmente, la comprensión de estos mecanismos es esencial para evaluar los **efectos antropogénicos sobre la estructura trófica**, ya que actividades como la sobrepesca, la fragmentación del hábitat, la eutrofización y el cambio climático pueden alterar significativamente la fortaleza de las interacciones, eliminar depredadores tope o modificar la disponibilidad de recursos, generando cascadas ecológicas y reorganizaciones funcionales observadas en múltiples ecosistemas mexicanos y globales (Jackson et al., 2001; IPBES, 2019).

Representaciones formales del flujo de energía en ecosistemas

Una vez que se han establecido los conceptos fundamentales de los **niveles tróficos**, las **cadenas y tramas alimentarias** y la representación estructural mediante **pirámides tróficas**, el siguiente paso consiste en formalizar estas relaciones mediante herramientas cuantitativas y modelos energéticos. Estas representaciones permiten no solo visualizar la estructura trófica, sino también **cuantificar el flujo energético, la eficiencia ecológica y las conexiones funcionales entre especies y niveles**, lo cual constituye la base para modelar, predecir y comparar ecosistemas (Kato, 1989).

Estas aproximaciones son esenciales porque la estructura trófica no es únicamente un patrón cualitativo, sino un proceso dinámico gobernado por principios termodinámicos, ecológicos y evolutivos. Como se ha discutido previamente, la energía captada por los productores primarios disminuye gradualmente hacia niveles superiores debido a procesos como la respiración, descomposición, costos metabólicos y pérdida de calor. Representar formalmente estos flujos facilita evaluar la eficiencia trófica, la estabilidad del sistema, la resiliencia ante perturbaciones y el papel diferencial que cumplen las especies dentro de la red energética (Odum y Barrett, 2006; Garvey y Whiles, 2016).

Matriz de transferencia de energía

Una primera herramienta formal para representar cuantitativamente las interacciones tróficas es la **matriz de transferencia de energía**, la cual resume todas las relaciones posibles entre organismos y niveles tróficos en un formato sistemático (Kato, 1989). Su construcción parte de una **mallla o red trófica** (Figura 6.43), y consiste en asignar a cada celda de la matriz un valor que representa la interacción funcional entre una presa y su depredador. Las casillas donde no existe interacción se completan con cero (Figura 6.44).

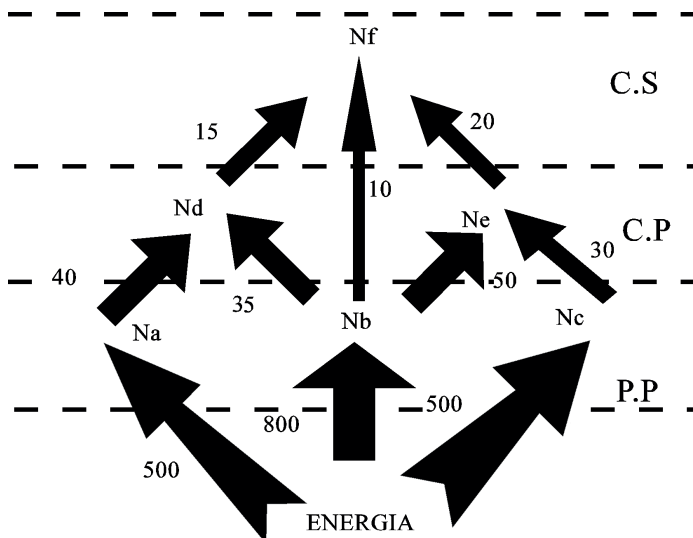


Figura 6.43. Malla trófica. Na, Nb, etc., representan diferentes especies; las flechas la dirección del flujo; los valores la cantidad de energía por tiempo y espacio (cal/m²/año) (Tomado de Kato, 1989).

Sumas horizontales		E	Na	Nb	Nc	Nd	Ne	Nf
	E		↓	↓	↓	↓	↓	↓
500	Na	500		↓				
800	Nb	800	0		↓			
500	Nc	500	0	0		↓	↓	
75	Nd	0	40	35	0		↓	
80	Ne	0	0	50	30	0		↓
45	Nf	0	0	10	0	15	20	
		1800	40	95	30	15	20	
				P.P.	C.P.			
		Sumas verticales						

Figura 6.44. Matriz de transferencia (Tomado de Kato, 1989).

El análisis de la matriz permite derivar múltiples propiedades de la organización trófica:

Identificación de cadenas tróficas dominantes. El análisis de conectividad y pesos energéticos permite reconocer rutas alimentarias que aportan mayor flujo de energía.

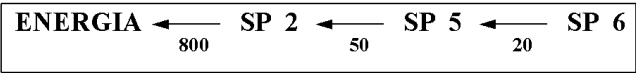
Producción por nivel trófico. La suma horizontal de cada fila representa la energía disponible o transferida en ese nivel.

Contribución de cada especie a niveles superiores. La suma vertical de cada columna refleja la importancia de la especie como fuente energética dentro de la red.

Construcción derivada de la pirámide de energía. Al agrupar las entradas de la matriz por niveles tróficos, es posible obtener una representación cuantitativa de la pirámide energética (Figura 6.45), vinculando estructura y función.

De esta manera, la matriz funciona como un puente entre la descripción cualitativa de las relaciones tróficas y su modelación cuantitativa y energética.

Cadena trófica dominante:



Sumas horizontales refleja la producción:

SP 1	SP 2	SP 3	SP 4	SP 5	SP 6
500	800	500	75	80	45

Sumas verticales es la contribución de cada especie al nivel superior:

E	SP 1	SP 2	SP 3	SP 4	SP 5	SP 6
1800	40	95	30	15	20	-

Pirámide de energía:



Figura 6.45. Resultados de la matriz de transferencia. Cadena trófica dominante, producción, contribución de cada nivel y pirámide energética (Tomado de Kato, 1989).

MODELOS DE FLUJO ENERGÉTICO

Todo ecosistema opera bajo principios de flujo energético, en los cuales la materia se recicla, pero la energía fluye unidireccionalmente y se disipa progresivamente en forma de calor (Odum y Barrett, 2006). Del total de energía disponible, una fracción se incorpora a biomasa (producción), otra se pierde durante la respiración y otra queda disponible para descomponedores y detritívoros.

Con el fin de representar, interpretar y formalizar matemáticamente estas relaciones, se han desarrollado diversos modelos, entre los que destacan:

Modelo de compartimientos

El modelo de compartimientos emplea la simbología introducida por Lindeman (1942) y posteriormente formalizada en análisis energéticos aplicados a ecosistemas (Kato, 1989). En este modelo:

Cada compartimiento representa un **nivel trófico**.

La letra **Λ (lambda mayúscula)** simboliza la biomasa presente en dicho nivel (cal/m^2).

La letra **λ (lambda minúscula)** representa la cantidad de energía transferida desde un nivel j a un nivel i por unidad de tiempo y espacio (Figura 6.46).

Este enfoque permite cuantificar la eficiencia ecológica, identificar cuellos de botella energéticos y comparar ecosistemas bajo estándares comunes.

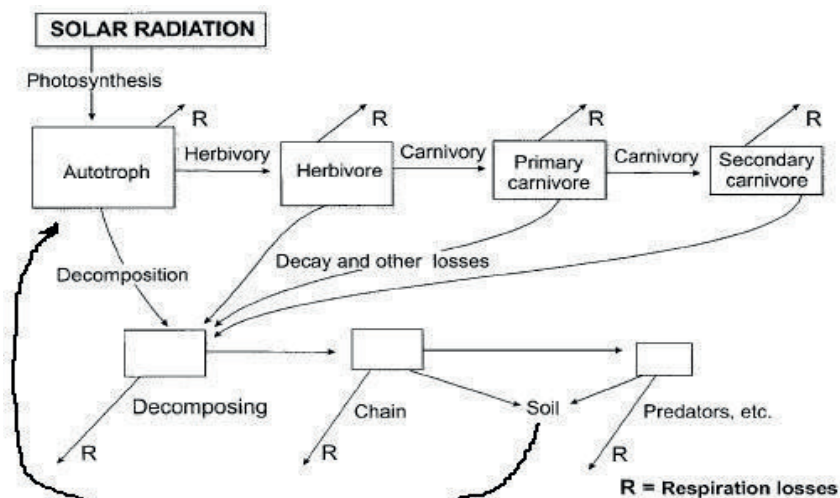


Figure 1.2 Trophic structure and energy flow in an ecosystem

Figura 6.46. Diagrama conceptual de la estructura trófica de un ecosistema, importante reconocer a los niveles tróficos y la importancia de la respiración, la ubicación del flujo de energía y el reciclado de materia inorgánica proveniente de los descomponedores (Tomado de Dickinson, y Murphy, 2008).

MODELO HIDRÁULICO

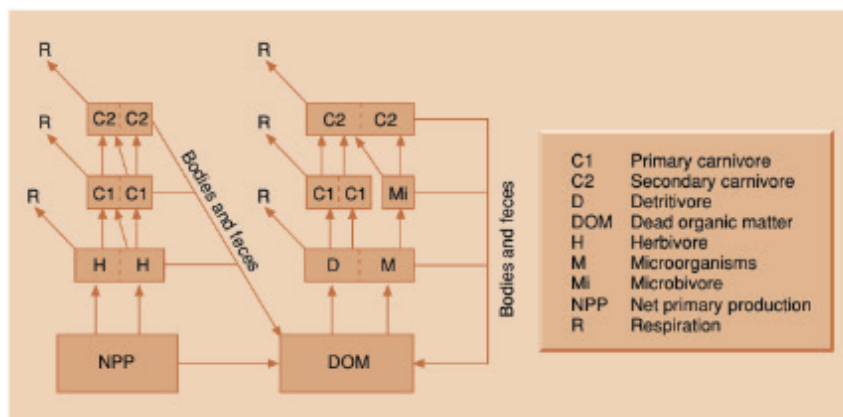
El modelo hidráulico constituye una representación visual intuitiva del flujo energético. En él:

Cada rectángulo representa un nivel trófico y su biomasa acumulada.

Los canales ilustran los flujos energéticos entre niveles.

El grosor de los canales es proporcional a la magnitud del flujo (Figura 6.47).

Este tipo de representación permite visualizar la relación entre biomasa y producción (productividad), así como la magnitud del flujo que pasa por los descomponedores, grupo frecuentemente subrepresentado en diagramas simplificados.



Lenguaje basado en leyes de la energía

Una propuesta más reciente consiste en utilizar un lenguaje simbólico estandarizado basado en principios termodinámicos y desarrollada por Odum (1971). Este sistema emplea símbolos que representan fuentes, transformadores, acumuladores y disipadores de energía (Figura 6.48). Dicho enfoque permite analizar ecosistemas como **sistemas energéticos complejos**, facilitando su comparación con sistemas físicos, ingenieriles o económicos.



Figura 6.48. Símbolos del lenguaje de sistemas. Símbolos basados en Odum (1971) para la construcción de modelos con la idea de describir e idear sistemas.

Descripción de la simbología

a. *Almacenaje pasivo*. Este símbolo representa el almacenaje de cualquier substancia en el ecosistema, sin que ocurra una transformación de energía durante el almacenaje. Algunos ejemplos son el almacenaje de hojas en el suelo del bosque, gasolina en el tanque de un automóvil o comida en la alacena.

b. *Multiplicador*. Este símbolo denota la relación multiplicativa entre un flujo energético de baja magnitud (factor controlante) y otro flujo energético de mayor magnitud (insumo). El producto representa un tercer flujo energético y está acompañado por la pérdida de calor.

c. *Receptor de energía*. Este símbolo representa la recepción de energía ondular, como la energía solar, el sonido y el oleaje. La energía ondular activa algún material cíclico en el sistema y éste transfiere energía potencial a algún proceso del sistema y retorna a su estado de receptor. Un ejemplo es la recepción de luz por la clorofila.

d. *Consumidor*. Este símbolo representa cualquier población de consumidores en un sistema, por ejemplo, el ser humano, sus máquinas, o los animales del bosque. El sistema consumidor almacena energía potencial activamente (por medio de transformación y pérdida de calor) y utiliza parte del almacenaje para trabajar y obtener más energía potencial.

e. *Productor*. El símbolo de un sistema productor es la combinación de dos símbolos: un receptor de energía y un consumidor. La respiración del sistema es el consumidor, el cual mantiene la maquinaria metabólica y recibe energía potencial del receptor. Ejemplos: un bosque o una planta.

f. *Fuente de energía*. Cualquier fuente de energía en un sistema se representa con el círculo. Ejemplos: el Sol, la energía fósil, el agua en una represa o el viento. Para facilitar la comprensión se debe especificar si la energía es transmitida como un flujo continuo, con fuerza continua o con alguna periodicidad específica.

g. *Presión o tensión*. Este símbolo denota la pérdida de energía potencial de un sistema. La pérdida es una función multiplicativa de algún factor de tensión o presión. El producto de la interacción no hace el trabajo, sino que se pierde como calor. Ejemplo: El efecto de un contaminante en un río.

h. *Multiplicador de dos direcciones*. Este símbolo también se denomina símbolo de difusión. Se utiliza para representar procesos que pueden mover materia o energía en dos direcciones. La fuerza motriz del proceso determina la dirección de flujo. Ejemplos: el movimiento de las mareas bajo la acción de la Luna, el movimiento de sustancias químicas bajo la influencia de mareas, el movimiento vertical del plancton y nutrientes en el mar, o el intercambio de gases entre cuerpos de agua y la atmósfera.

i. *Interruptor*. Este símbolo denota procesos que tienen estados activados y no activados. El flujo no es posible en ausencia de la señal de activación. Cuando esta señal está presente, el interruptor se activa y es posible el flujo de materia o energía. Ejemplos de la aplicación de este símbolo: el interruptor eléctrico o la germinación de una semilla.

j. *Interruptor activado por un límite*. Este símbolo se comporta de la misma manera que el interruptor anterior, pero antes de ser activado, el factor activador tiene que exceder un límite crítico característico del proceso que se está modelando. Por ejemplo, el flujo de agua sobre una represa tiene que exceder el volumen de

la represa antes de que ocurra. Del mismo modo, el agua no se escapa del suelo, hasta que no se excede su capacidad de retención. Al utilizar este símbolo hay que indicar las condiciones que deben satisfacerse para que funcione el interruptor.

k. *Transactor económico*. Este símbolo se utiliza para representar los flujos de dólares y energía en sistemas económicos. El flujo de dólares se representa con líneas entrecortadas y el de energía con líneas sólidas. Cuando se obtiene un artículo o un servicio se envían dólares en una dirección y se obtiene energía potencial o trabajo en la dirección opuesta. La razón entre estos dos flujos es el precio del artículo o el servicio. La pérdida de calor de tales convenios es pequeña a menos que aquéllos no estén controlados por sistemas de transacción complejos.

l. *Caja*. Este símbolo denota funciones para las cuales no hay símbolo, cuando se representa una acción no especificada o algo de poca importancia para el punto que ilustra el modelo. Si se conoce la función matemática que describe el funcionamiento del compartimiento, ésta debe escribirse dentro de la caja.

m. *Amplificador con ganancia constante*. Este símbolo describe sistemas con energía ilimitada, que se utiliza para aumentar el insumo por un factor constante (el factor de amplificación). Esto causa un crecimiento exponencial. Una población que tenga una fuente de alimentos y espacio ilimitado puede sostener una razón de reproducción constante y crecimiento exponencial.

n. *Pérdida de calor y flujos en estado estable*. Se utilizan dos símbolos: La línea representa el flujo estable de energía, y la flecha, con el símbolo de tierra que se utiliza en electricidad, representa la pérdida de calor necesaria para hacer posible cualquier proceso irreversible (unidireccional).

Utilidad ecológica y predictiva de las representaciones energéticas

El uso combinado de matrices, modelos de compartimientos, diagramas hidráulicos y lenguaje energético permite:

- Detectar **especies clave** funcionales.
- Evaluar impactos de disturbios como pesca, contaminación, invasiones o pérdida de hábitat.
- Comparar ecosistemas altamente contrastantes (lagunas costeras, arrecifes coralinos, bosques templados, praderas, agroecosistemas).
- Modelar la estabilidad y resiliencia frente a perturbaciones.
- Predecir **reorganizaciones tróficas** ante cambios climáticos o antropogénicos.

Estas herramientas transforman la ecología trófica de una descripción estructural a un análisis cuantitativo y comparativo del funcionamiento ecosistémico.

Eficiencias ecológicas

Después de haber revisado cómo fluye la energía a través de cadenas, tramas, pirámides tróficas y modelos formales de transferencia, resulta indispensable comprender qué tan eficiente es ese flujo dentro del ecosistema. La energía no se transfiere de manera perfecta entre niveles tróficos; por el contrario, se pierde progresivamente en forma de calor metabólico, excreción y materia no consumida. Por ello, la **eficiencia ecológica** es un parámetro clave para evaluar el desempeño funcional de los ecosistemas.

El término *eficiencia ecológica* se refiere a la fracción de energía disponible en un nivel trófico que es efectivamente transferida y aprovechada por el siguiente. Conceptualmente, puede expresarse como la relación entre una **variable de salida** y una **variable de entrada**, lo que permite estimar cuánta energía útil fluye a través del sistema en comparación con la disponible originalmente (Colinvaux, 1993).

Las primeras estimaciones cuantitativas de estas eficiencias fueron propuestas por **Lindeman (1947)**, razón por la cual suelen denominarse **eficiencias de Lindeman**. Su propuesta surgió del interés por expresar matemáticamente las relaciones cuantitativas entre los niveles tróficos, formalizando cómo la energía alimentaria se transforma y reduce conforme avanza en la red alimentaria (Kato, 1989).

El cálculo de estas eficiencias requiere conocer el presupuesto energético de cada nivel trófico, incluyendo las porciones de energía **no consumida, no asimilada, pérdida por respiración**, y la fracción que finalmente se convierte en **nueva biomasa disponible** para niveles superiores. Debido a la naturaleza variable de la producción primaria y secundaria, estas eficiencias pueden verse condicionadas por factores biológicos, fisiológicos y ambientales, los cuales pueden limitar la productividad. En general, a medida que los ecosistemas evolucionan ecológicamente, tienden a aumentar su eficiencia en el uso de la energía.

En términos ecológicos, la productividad secundaria refleja que solo una pequeña fracción de la energía disponible en un nivel es consumida por organismos del siguiente nivel; una fracción aún menor es realmente asimilada, y finalmente, solo una proporción mínima se destina a crecimiento y producción de nueva biomasa. Así, las eficiencias ecológicas permiten cuantificar qué tan eficazmente se transfiere la energía a lo largo de los niveles tróficos y qué proporción se pierde en el proceso. La energía **no utilizada (NU)**, la **excretada (E)** y la **respirada (R)** son consideradas pérdidas funcionales, al no contribuir a la transferencia energética hacia niveles superiores.

En síntesis, estas eficiencias se expresan mediante cuatro índices principales (Begon et al., 1990):

TIPOS DE EFICIENCIAS ECOLÓGICAS

Eficiencia de consumo (CE)

Se simboliza como CE y se refiere al porcentaje total de la producción disponible de un nivel trófico (P_{n-1}) que es consumido o ingerido por un nivel trófico superior (I_n). Esta eficiencia está estrechamente ligada al comportamiento alimentario y disponibilidad de presas y de manera general es la eficiencia de los herbívoros. Su fórmula general es:

$$CE = \left(\frac{I_n}{P_{n-1}} \right) 100$$

Donde:

CE = eficiencia de consumo

I_n = cantidad asimilada por herbívoros

P_{n-1} = producción bruta de las plantas

Ejemplos de cálculos de esta eficiencia pueden apreciarse en la Tabla 6.10.

Tabla 6.10. Eficiencias de consumo. Ejemplos de las eficiencias de los herbívoros. Note que la eficiencia es mayor en sistemas acuáticos que en terrestres (Tomado de Begon et al., 1990).

PLANTA	ANIMAL	CE %
Roble	invertebrado	10.6
Pasto	invertebrado	9.6
Algas	zooplancton	25.0
Fitoplancton	zooplancton	40.0
Alfalfa	invertebrado	2.5

En ecosistemas terrestres, los herbívoros consumen alrededor del **7%** de la producción primaria disponible, mientras que en los ecosistemas marinos el zooplancton puede llegar a consumir hasta **40%**, lo que implica que el restante **93% y 60%**, respectivamente, representa energía no utilizada por el consumidor.

Eficiencia de asimilación (AE)

Se simboliza como AE y es el porcentaje de energía alimenticia tomada dentro de los intestinos de los consumidores en un compartimiento trófico (In) el cual es asimilado a través del intestino para incorporarse al crecimiento o ser usado para desarrollar un trabajo por otro nivel trófico superior (An). Esta eficiencia no puede ser atribuida a los microorganismos, ya que mucha de la digestión de materia orgánica muerta por bacterias y hongos es extracelular. Es aplicado generalmente a los carnívoros, ya que al calcularse es cerca del 80%, mientras que, para herbívoros, detritófagos y microherbívoros es del 20 al 50%.

Se calcula mediante:

$$AE = \left(\frac{An}{In} \right) 100$$

Donde:

AE = eficiencia de asimilación

An = cantidad asimilada por carnívoros

In = cantidad asimilada por herbívoros

Las eficiencias de asimilación varían en función del tipo de alimento. Por ejemplo, los **carnívoros alcanzan valores cercanos al 80%**, mientras que los **herbívoros, detritívoros y microherbívoros** presentan eficiencias menores, generalmente entre **20–50%**. Los microorganismos como hongos y bacterias pueden alcanzar eficiencias cercanas al **100%**, ya que su digestión es principalmente extracelular y no generan heces.

Eficiencia de producción (PE)

Se abrevia como PE y es el porcentaje de energía asimilada de niveles tróficos superiores o carnívoros el cual es incorporada para formar nueva biomasa (Pn). El resto es pérdida en el ecosistema en forma de calor por la respiración. Esta se calcula así:

$$PE = \left(\frac{Pn}{An} \right) 100$$

Donde:

PE = eficiencia de producción

Pn = productividad neta

An = cantidad asimilada por carnívoros

Esta eficiencia depende fuertemente del metabolismo. En general:

Los **invertebrados** presentan valores altos, con pérdidas moderadas por respiración (30–40%).

Los **vertebrados ectotermos** muestran valores intermedios (~10%).

Los **vertebrados endotermos** presentan las cifras más bajas (1–2%), ya que destinan gran parte de la energía asimilada al mantenimiento de la temperatura corporal.

Los microorganismos presentan eficiencias relativamente altas debido a tasas rápidas de reproducción y baja inversión metabólica, aunque su cuantificación sigue siendo metodológicamente compleja (Tabla 6.11).

Tabla 6.11. Eficiencia de producción. Ejemplos de la eficiencia de la producción (Tomado de Begon et al., 1990).

GRUPO	PE
Insectívoros	0.86
Aves	1.29
Pequeños mamíferos	1.51
Invertebrados no insectos herbívoros	20.8
Carnívoros	27.6
Insectos no sociales herbívoros	38.8
Insectos carnívoros	55.6

Eficiencia de transferencia trófica

Expresa el porcentaje de energía disponible en un nivel que pasa al siguiente:

Eficiencia de transferencia trófica = $(P_i \times 100) / P_{i-1}$.

De acuerdo con la “**ley del 10%**”, este valor suele rondar el 10%, aunque puede variar ampliamente dependiendo del tipo de ecosistema, estructura trófica y condiciones ambientales.

Otros enfoques de eficiencia (según Colinvaux, 1993)

Además de las eficiencias descritas, Colinvaux (1993) menciona otras categorías complementarias:

Eficiencia ecológica de plantas (Lindeman y Transeau):

$EEP = (\text{Tasa de asimilación (fotosíntesis por plantas)} / \text{flujo solar}) \times 100$

Eficiencia de explotación:

$$EE = (\text{Alimento ingerido} / \text{producción neta disponible}) \times 100$$

Eficiencia neta de producción:

$$EPN = (\text{Producción neta (crecimiento y respiración)} / \text{asimilación alimenticia}) \times 100$$

Estas medidas permiten profundizar en los patrones de asignación energética y comparación entre ecosistemas.

Tabla 6.12. Comparación de las principales eficiencias ecológicas en los ecosistemas.

Tipo de eficiencia	Símbolo	Definición / Qué mide	Intervalos típicos reportados	Grupos con valores característicos	Comentarios ecológicos relevantes
Eficiencia de consumo	CE	Porcentaje de la producción disponible en un nivel trófico que es consumida por el siguiente nivel.	7% en herbívoros terrestres; hasta 40% en zooplancton marino.	Herbívoros terrestres muestran valores bajos; zooplancton muestra valores altos.	Relacionada con la disponibilidad y accesibilidad del recurso alimentario. Un alto porcentaje indica fuerte conexión trófica.
Eficiencia de asimilación	AE	Porcentaje de la energía ingerida que es absorbida y disponible para el metabolismo y crecimiento.	20–50% en herbívoros; ~80% en carnívoros; ~100% en bacterias y hongos.	Carnívoros poseen tasas altas; herbívoros y detritívoros más bajas.	Depende del tipo de alimento (tejidos animales más fáciles de digerir que vegetales). Influye fuertemente la fisiología digestiva.
Eficiencia de producción	PE	Porcentaje de la energía asimilada que se transforma en nueva biomasa (producción secundaria).	17–63% en invertebrados; ~10% en vertebrados ectotermos; 1–2% en vertebrados endotermos.	Invertebrados y ectotermos más eficientes; endotermos con valores muy bajos.	Determinada principalmente por la tasa metabólica. En endotermos gran parte de la energía se destina al mantenimiento térmico.
Eficiencia de transferencia trófica	TT (o simplemente T)	Porcentaje de energía disponible en un nivel trófico que se transfiere a la producción del siguiente.	Generalmente cercana al 10% (Ley del 10%).	Variable entre ecosistemas: mayor en sistemas acuáticos que terrestres.	Integra el efecto acumulado de CE, AE y PE. Determina longitud máxima de las cadenas tróficas.

Eficiencia ecológica de plantas (Lindeman y Transeau)	EP	Grado en el que las plantas convierten la energía solar disponible en producción biológica.	Muy baja (<1–5%).	Plantas vasculares y fitoplancton.	Limitada por fisiología, disponibilidad de nutrientes y condiciones abióticas.
Eficiencia de explotación	EE	Porción de la producción neta disponible que es ingerida por consumidores.	Variable, dependiente de la estructura del ecosistema.	Más alta en ecosistemas acuáticos.	Similar conceptual a CE, pero se aplica frecuentemente al análisis funcional de cadenas completas.
Eficiencia neta de producción	ENP	Proporción de la energía asimilada destinada únicamente a crecimiento y almacenamiento, excluyendo respiración.	Valores similares a PE; depende del metabolismo.	Invertebrados y ectotermos nuevamente más eficientes.	Refleja la asignación energética interna del organismo.

Síntesis final: la relevancia de la dinámica energética en la estructura de los ecosistemas

Como culminación del análisis estructural y funcional de los ecosistemas, es pertinente retomar la aportación histórica de Raymond Lindeman (1942), cuya propuesta marcó el punto de transición entre la ecología descriptiva tradicional y una visión cuantitativa, energética y sistémica de los ecosistemas. Sus planteamientos, aunque formulados hace más de ocho décadas, continúan siendo vigentes y constituyen el marco conceptual sobre el cual se articulan gran parte de los estudios contemporáneos de funcionamiento ecosistémico y teoría de redes tróficas.

De acuerdo con este autor, la dinámica trófica de los ecosistemas puede sintetizarse en los siguientes principios:

Los análisis de relaciones alimentarias indican que la comunidad biótica no puede separarse de su ambiente abiótico, por lo que el ecosistema constituye la unidad ecológica fundamental.

Los organismos dentro del ecosistema se agrupan en niveles tróficos discretos, tales como productores, consumidores primarios, consumidores secundarios, etc. Cada nivel depende del anterior como fuente de energía, mientras que los productores dependen directamente de la radiación solar como la fuente primaria del sistema.

A medida que los organismos se alejan de la fuente original de energía, disminuye la probabilidad de depender exclusivamente del nivel precedente para satisfacer sus requerimientos energéticos.

La proporción de energía perdida vía respiración aumenta progresivamente en niveles tróficos superiores. Por ejemplo, la respiración representa aproximadamente 33% de la energía disponible en los productores, 62% en consumidores primarios y puede superar el 100% en consumidores secundarios, lo cual implica que estos últimos requieren compensaciones energéticas adicionales para mantener su metabolismo.

Los organismos en niveles tróficos superiores muestran una eficiencia creciente en el uso de sus reservas energéticas, debido a que las pérdidas acumuladas por disipación en forma de calor se acentúan con el ascenso trófico, obligando a un uso más estratégico y especializado de la energía disponible.

La comprensión de estos principios, junto con los conceptos analizados a lo largo del CAPÍTULO como niveles tróficos, redes alimentarias, pirámides ecológicas, flujos energéticos y eficiencias, permite reconocer que la estructura de los ecosistemas no es un ensamblaje aleatorio de organismos, sino un sistema organizado, dinámico y energéticamente limitado.

En suma, **la energía determina la forma, la complejidad y los límites funcionales de los ecosistemas,** y su estudio continúa siendo una herramienta indispensable para interpretar patrones ecológicos, evaluar el impacto humano y diseñar estrategias de conservación y manejo sustentable.

Ecosistemas del mundo

Los ecosistemas naturales han sido divididos y clasificados de diferentes maneras a lo largo del tiempo. Por ejemplo, según lo relatado por Colinvaux (1993), en 1807 Alexander von Humboldt ya hacía intentos de clasificar plantas de diferentes partes del mundo según su forma, cactus, palmas, árboles, etc. Con base en ello, en 1855 Alphonse de Candolle propuso que las formas de las plantas se debían al tipo de humedad y temperatura del hábitat, y definió cinco categorías: megatérmicas, xerófilas, mesotérmicas, microtérmicas y hekistotérmicas. Colinvaux (1993) se refiere a estas ideas como antecedentes tempranos de la clasificación ecológica por clima y vegetación.

Posteriormente, en 1894 Wladimir Köppen desarrolló una clasificación climática que combinaba mapas de clima y vegetación a escala mundial. A partir de esa correspondencia entre temperatura, precipitación y vegetación, definió zonas climáticas asociadas con tipos de vegetación dominantes como selva, tundra, desierto, entre otros.

La distribución regional de las plantas bajo un clima particular fue lo que posteriormente se reconoció como bioma: una gran región geográfica con una formación vegetal predominante, definida por parámetros climáticos, y acompañada por la fauna adaptada a ese clima y vegetación característica. Como señala Robert H. Whittaker (1975), un bioma integra plantas, animales y las condiciones ambientales que regulan su coexistencia.

Biomás: naturaleza de una abstracción

La noción de bioma ha evolucionado a lo largo del tiempo y constituye una de las abstracciones más útiles para comprender los patrones globales de organización ecológica. Desde los trabajos pioneros de Whittaker (1975), los biomas se han definido como grandes formaciones ecológicas caracterizadas por patrones climáticos regionales, tipos dominantes de vegetación y las comunidades animales asociadas. Con esta base, Odum y Barrett (2005) subrayaron que los biomas funcionan como marcos conceptuales amplios que permiten agrupar ecosistemas con dinámicas energéticas y tróficas similares. Sin embargo, estos autores también enfatizaron que las transiciones entre biomas no son estrictas, sino graduales, reflejando la continuidad del ambiente y las adaptaciones biológicas.

A partir de este enfoque integrador, Molles (2013) propuso que los biomas deben entenderse como unidades ecológicas útiles, aunque necesariamente generales, ya que su composición específica varía regionalmente. De hecho, biomas que comparten clima y estructura, como las selvas tropicales húmedas pueden presentar biodiversidades completamente distintas. Por ejemplo, la selva amazónica y los bosques tropicales africanos comparten rasgos climáticos y estructurales, pero difieren en composición florística y faunística, una idea reforzada por estudios globales de biodiversidad (Pimm et al., 1995).

En el ámbito educativo y de divulgación científica, distintas clasificaciones han mantenido una estructura relativamente consistente. OpenStax (2020) y la National Geographic Society (2023) describen los biomas terrestres más ampliamente reconocidos, como tundra, taiga, bosques templados, bosques tropicales lluviosos, sabanas, praderas, desiertos y matorrales mediterráneos. Aunque estos sistemas de clasificación pueden variar en detalle, coinciden en que el clima, principalmente la temperatura y la precipitación es el factor primario que determina los patrones globales de distribución de biomas, como también señalan Campbell et al. (2020).

Es importante destacar que el concepto de bioma no se limita a los ambientes terrestres. Desde las primeras definiciones enciclopédicas modernas hasta fuentes contemporáneas, como la World Encyclopedia (2023), se reconoce también la existencia de biomas acuáticos. Estos incluyen sistemas de agua dulce y marinos,

tales como lagos, ríos, humedales, arrecifes de coral, zonas pelágicas y bentónicas, estuarios y manglares, los cuales presentan características ecológicas distintivas derivadas de gradientes de luz, nutrientes, profundidad y salinidad.

En conjunto, la literatura científica demuestra que los biomas son constructos ecológicos útiles, aunque necesariamente generales y variables entre regiones. Su valor radica en permitir la comprensión de los patrones globales de biodiversidad, clima y funcionamiento ecológico, y en facilitar el estudio comparado de los sistemas naturales a escala planetaria.

Principales biomas terrestres

La clasificación de los biomas terrestres se ha refinado a lo largo de casi cinco décadas de investigación ecológica. Los trabajos pioneros de Whittaker (1975) establecieron la base conceptual para agrupar grandes comunidades ecológicas según clima, vegetación dominante y fauna asociada. Este autor propuso un marco global que distinguía biomas como tundra, taiga, bosques templados, bosques tropicales, praderas y desiertos.

Posteriormente, Odum y Barrett (2005) reforzaron esta perspectiva al señalar que los biomas reflejan patrones consistentes de energía, materia y estructura trófica, lo que los convierte en unidades útiles para la comprensión comparada de los ecosistemas terrestres. En el mismo sentido, Molles (2013) profundizó en la importancia del clima, especialmente la temperatura y la precipitación como el determinante primario de la distribución global de los biomas.

En cuanto a la enseñanza de la ecología, sistemas contemporáneos como los propuestos por Campbell et al. (2020) y OpenStax (2020) han mantenido una clasificación relativamente conservadora que continúa basándose en los principios establecidos históricamente. De acuerdo con estos autores, los principales biomas terrestres incluyen (Figura 6.49):

- Tundra
- Bosque boreal o taiga
- Bosque templado (caducifolio o mixto)
- Bosque tropical lluvioso
- Sabana
- Pradera o pastizal (estepa/grassland)
- Desierto
- Chaparral o matorral mediterráneo

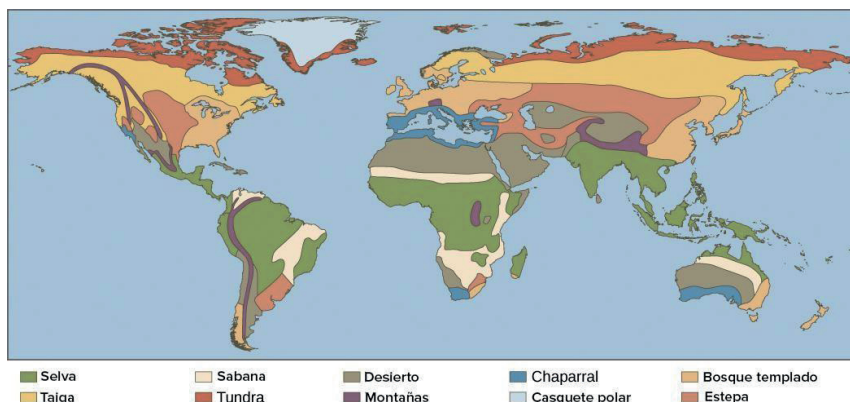


Figura 6.49. Distribución de los principales ecosistemas terrestres del planeta

Aunque esta clasificación es ampliamente utilizada, se reconoce que existen variaciones. Diversos sistemas amplían la lista para incluir otros biomas como bosques tropicales secos, matorrales áridos, bosques montanos y zonas alpinas, reflejando una mayor resolución ecológica a escala regional (Campbell et al., 2020; Molles, 2013).

En el ámbito global, el concepto de bioma no se limita a los sistemas terrestres. Desde las primeras síntesis enciclopédicas modernas (World Encyclopedia, 2023) hasta los marcos educativos actuales (National Geographic Society, 2023), se reconoce que los biomas acuáticos constituyen una categoría equivalente en importancia a los biomas terrestres. Estos se dividen en ecosistemas de agua dulce y ecosistemas marinos, que incluyen lagos, ríos, humedales, estuarios, manglares, arrecifes de coral, zonas pelágicas y bentónicas, entre otros.

Así, la literatura ecológica contemporánea coincide en que los biomas, tanto terrestres como acuáticos, representan agrupaciones ecológicas amplias que permiten estudiar patrones globales de diversidad, clima y funcionamiento de los ecosistemas, integrando componentes bióticos y abióticos en un marco comparativo coherente.

Bioma	Clima / Condiciones abióticas	Vegetación dominante / estructura	Fauna / rasgos ecológicos / notas	Ejemplos geográficos / distribución general
Bosques tropicales lluviosos (selvas tropicales)	Cálido, alta precipitación todo el año ($\geq$ ~2000 mm/año), humedad elevada.	Árboles de fronda permanente, dosel denso estratificado, gran diversidad de plantas.	Alta biodiversidad — muchas especies de plantas, insectos, aves, mamíferos; productividad primaria elevada.	Cuenca del Amazonas, selvas de África central, sudeste asiático, selvas en América Central y del Sur.
Bosques templados (deciduos o mixtos) / bosques templados de hoja ancha o mixtos	Clima templado, estaciones diferenciadas, precipitaciones moderadas (aprox. 600-1500 mm/año).	Árboles de hoja caduca o mezcla de caducifolios + perennifolios.	Fauna adaptada a estaciones — mamíferos, aves migratorias, vertebrados adaptados a variaciones estacionales.	Algunas regiones de Europa, este de Norteamérica, este de Asia, partes templadas de Sudamérica.
Bosques templados de coníferas / boreales (taiga)	Clima frío a templado-fresco, inviernos fríos, veranos cortos/ moderados, precipitaciones de nieve o lluvia.	Árboles de hojas aciculares (coníferas: pinos, abetos, etc), formación adaptada a bajas temperaturas.	Fauna adaptada al frío: mamíferos, aves, insectos con adaptaciones a inviernos largos, suelos pobres, productividad moderada.	Norte de Norteamérica, Eurasia (Siberia, Canadá, Escandinavia)
Pastizales / Praderas / Estepas / Grasslands / Savanas templadas	Clima templado a semiárido/ semi-húmedo, precipitaciones moderadas a bajas, estaciones marcadas.	Praderas de gramíneas (pocas o nulas especies arbóreas), vegetación herbácea dominante.	Grandes herbívoros, fauna adaptada a pastizales, migraciones, fauna típica de sabanas/ praderas.	Praderas de Norteamérica (praderas), estepas de Eurasia, pampas de Sudamérica, veld sudafricano.
Sabana / Savana (tropical/ subtropical)	Clima tropical o subtropical con estación seca definida, precipitaciones estacionales.	Estrato herbáceo con gramíneas + árboles/arbustos dispersos; cobertura arbórea baja o dispersa.	Fauna adaptada a clima estacional, herbívoros grandes, adaptaciones a sequía y fuego (en algunos casos), biodiversidad moderada/alta.	Sabana africana, partes de Sudamérica, India, Australia.
Desierto / biomas xerófilos	Clima árido, muy baja precipitación anual ($<$ ~250 mm), alta evaporación, grandes oscilaciones térmicas.	Vegetación escasa: cactáceas, suculentas, arbustos xerófilos, hierbas adaptadas a sequía, muchas veces espaciadas.	Fauna adaptada a aridez: reptiles, mamíferos pequeños, insectos, adaptaciones de comportamiento y fisiológicas para conservar agua.	Desiertos del Sahara, Atacama, desiertos de Asia central, zonas áridas de Australia, regiones semidesérticas de las Américas.
Chaparral / matorral mediterráneo (clima mediterráneo / clima mediterráneo- templado)	Clima mediterráneo: inviernos húmedos moderados, veranos cálidos/secos; lluvias estacionales.	Matorrales resistentes a la sequía ("scrub"), arbustos, árboles pequeños, vegetación xerofítica/ sclerófila.	Animales adaptados a sequía estacional, incendios naturales o recurrentes; fauna mediterránea adaptada.	Zonas mediterráneas: costas del Mediterráneo, sur de California, sur de Australia, sur de Chile, sur de África.

Tundra (ártico / alpina)	Clima muy frío, bajas temperaturas promedio anuales (< ~5 °C), permafrost (en tundra ártica), temporada de crecimiento corta, precipitaciones bajas en forma de nieve.	Vegetación baja: musgos, líquenes, arbustos enanos, hierbas; casi sin árboles.	Fauna adaptada al frío: mamíferos y aves especializadas, baja densidad de especies, adaptaciones al frío extremo, migraciones estacionales.	Regiones árticas de Norteamérica, Eurasia; tundra alpina en altas montañas.
--------------------------	--	--	---	---

Nota: Las listas de biomas pueden variar según los criterios utilizados (clima, vegetación, altitud, etc). Algunas clasificaciones distinguen más subtipos, por ejemplo, bosques secos tropicales, bosques subtropicales de coníferas, matorrales de montaña, sabanas inundadas, etc., especialmente cuando se trabaja con ecorregiones o conservación

Bioma / tipo	Condiciones abióticas clave	Componentes / ecosistemas típicos	Organismos típicos / rasgos ecológicos	Notas / importancia
Bioma dulceacuícola (agua dulce)	Agua con baja salinidad (<1 % sal), flujo o estancamiento, variabilidad en profundidad, temperatura, oxígeno.	Lagos, lagunas, ríos, arroyos, humedales, pantanos, estanques.	Fitoplancton, zooplancton, plantas acuáticas, peces de agua dulce, anfibios, macroinvertebrados, aves acuáticas — comunidades adaptadas a agua dulce y a gradientes de corriente/estancamiento.	Altísima importancia ecológica: regulación hídrica, hábitat de biodiversidad, conectividad entre ecosistemas terrestres y marinos.
Bioma marino (oceánico / costero)	Agua salada, variable salinidad, profundidad, corriente, luz (zonas fóticas/afóticas), temperatura; parámetros abióticos como salinidad, luz, nutrientes, corrientes.	Océanos abiertos (pelágico), zonas neríticas (plataforma continental), zona bentónica, arrecifes coralinos, manglares, estuarios, marismas costeras, zonas intermareales.	Fitoplancton, zooplancton, corales, crustáceos, peces marinos, mamíferos marinos, bentos, especies adaptadas a salinidad/ profundidad / corrientes; gran diversidad funcional y adaptativa.	Es el bioma más extenso (cubre ~ 70–75 % de la superficie terrestre del planeta). Fundamental para ciclos globales de nutrientes, regulación climática, pesca, biodiversidad marina.

Nota: Como sucede con los biomas terrestres, los biomas acuáticos son una abstracción útil: en realidad la variabilidad ambiental (salinidad, profundidad, corrientes, temperatura) produce una gran cantidad de hábitats y subtipos ecológicos

ECOSISTEMAS MEXICANOS

Definición y contexto histórico

El marco conceptual para entender los ecosistemas mexicanos se desarrolló durante el siglo XX con aportaciones que integraron vegetación, fauna, clima y procesos ecológicos. Uno de los avances más influyentes fue la clasificación fisonómico–ecológica de la vegetación de México propuesta por Rzedowski (1978), que estableció bases científicas para interpretar la diversidad de comunidades vegetales y sus factores ambientales asociados.

Posteriormente, el diagnóstico nacional sobre biodiversidad coordinado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) consolidó la idea de que la diversidad ecológica entendida como la variedad de ecosistemas, comunidades, especies, funciones ecológicas y procesos, constituye un eje estratégico para la planeación ambiental en México (CONABIO, 1998). Este enfoque integra la diversidad de formaciones vegetales, la fauna asociada y los procesos ecológicos que mantienen la estructura y funcionamiento de los ecosistemas.

Tres sistemas de clasificación de ecosistemas en México

1. Tipos de vegetación (Rzedowski, 1978)

Rzedowski (1978), propuso una clasificación fisonómica–ecológica que reconoce las formaciones vegetales esperables en función de clima, fisiografía y distribución florística. Su tipología incluye bosques tropicales, bosque mesófilo de montaña, bosques templados (pino, encino, oyamel), matorrales xerófilos, pastizales y vegetación acuática, entre otros. Esta obra se convirtió en la referencia nacional para cartografía y estudios florísticos, y ha sido reinterpretada y ampliada en catálogos oficiales y revisiones de CONABIO (CONABIO, 1998).

2. Zonas ecológicas

Toledo y Ordóñez (1993), desarrollaron una zonificación ecológica para México basada en criterios de clima, vegetación y elementos biogeográficos. Esta propuesta identifica seis grandes zonas:

1. trópico cálido–húmedo,
2. trópico cálido–subhúmedo,
3. templada húmeda,

4. templada subhúmeda,
5. árida y semiárida,
6. zonas inundables y de transición mar–tierra.

Este enfoque permite resumir la heterogeneidad ecológica del territorio en unidades amplias útiles para análisis regionales de conservación.

3. Ecorregiones

A escala continental, el estudio coordinado por Dinerstein et al. (1995) clasificó las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe, identificando 191 unidades ecológicas. México figura entre los países con mayor diversidad de ecorregiones debido a sus gradientes latitudinales, altitudinales y biogeográficos. Este marco se utiliza en evaluaciones globales del Banco Mundial y el Fondo Mundial para la Naturaleza (World Bank, 1995; WWF, 1995).

Tipos de vegetación en México: notas históricas y revisiones

El esquema inicial de Rzedowski (1978) distinguía alrededor de diez tipos fisonómicos principales. A partir de esa base, diversas revisiones y síntesis ampliaron y refinaron la clasificación. Entre las contribuciones más influyentes se encuentran los catálogos de vegetación de Flores y Gerez (1994) y la síntesis del Estudio de País publicado por CONABIO (1998), que sistematizó información de inventarios forestales, cartografía temática y análisis biogeográficos.

Los sistemas vigentes en la cartografía nacional contemporánea, tales como el Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) y el Sistema Nacional de Monitoreo Forestal (SNMF), utilizan tipificaciones más detalladas basadas en datos actualizados de cobertura, estructura y dinámica de la vegetación (CONAFOR, 2020).

Estado histórico y actual del paisaje: fragmentación, perturbación y cobertura

Los diagnósticos nacionales de cobertura vegetal realizados en los años noventa, basados en datos de SARH e INEGI, documentaron una extensa alteración y fragmentación de ecosistemas forestales y selváticos. El Estudio de País de CONABIO (1998) integró estos análisis y reportó que cerca de la mitad de la vegetación remanente del país presentaba algún grado de perturbación, mientras que las selvas mostraban tasas particularmente elevadas de pérdida y fragmentación.

Los datos oficiales más actualizados provienen del INFyS 2015–2020 y del Sistema Nacional de Monitoreo Forestal (SNMF), coordinados por CONAFOR, con

apoyo de INEGI y SEMARNAT. Estas plataformas proporcionan indicadores sobre superficie forestal, tasas de deforestación, degradación y cambios de uso del suelo, permitiendo un análisis espacial y temporal robusto de las tendencias nacionales (CONAFOR, 2020; INEGI, 2020).

Las tasas de deforestación y fragmentación varían según región, método y periodo analizado. En general, las pérdidas más importantes continúan ocurriendo en las selvas tropicales y bosques templados sujetos a expansión agrícola o tala, mientras que regiones con fuerte gobernanza comunitaria mantienen coberturas forestales relativamente estables (CONAFOR, 2020).

Impactos humanos por zona ecológica

Los ecosistemas tropicales húmedos y subhúmedos han sufrido históricamente las mayores tasas de conversión hacia agricultura y ganadería, debido a la fertilidad de tierras bajas y su accesibilidad. Por otro lado, aunque la zona árida y semiárida es la región de mayor extensión en México, sus principales presiones derivan del sobrepastoreo, extracción de recursos y procesos de desertificación.

En los ecosistemas templados, la tala y el cambio de uso del suelo representan las principales causas de fragmentación y pérdida. Estos patrones coinciden con los análisis integrados de diversidad ecológica y regionalización presentados en Toledo y Ordóñez (1993) y en el Estudio de País de CONABIO (1998).

Relevancia para conservación y enseñanza

1. Utilizar múltiples escalas de clasificación. Para docencia y análisis aplicados, es útil contrastar tipos de vegetación (Rzedowski, 1978), zonas ecológicas (Toledo y Ordóñez, 1993) y ecorregiones (Dinerstein et al., 1995), pues cada sistema responde a diferentes preguntas ecológicas y de manejo.

2. Incorporar información oficial y geoespacial. El uso de capas y bases de datos del INFyS y SNMF permite realizar prácticas de análisis espacial (fragmentación, conectividad, cambios de uso del suelo) con herramientas como QGIS o ArcGIS (CONAFOR, 2020).

3. Comparar clasificaciones mediante estudios de caso. Evaluar una misma región desde las tres clasificaciones revela solapamientos, diferencias conceptuales y alcances distintos para conservación.

Servicios Ecosistémicos

Los servicios ecosistémicos son los beneficios que los humanos obtienen de los ecosistemas naturales. Estos servicios son fundamentales para el bienestar humano y pueden clasificarse en cuatro categorías principales: servicios de aprovisionamiento, servicios de regulación, servicios culturales y servicios de soporte (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). La comprensión de estos servicios es crucial para la conservación y el uso sostenible de los recursos naturales (Costanza et al., 1997).

Los ecosistemas del mundo ofrecen una serie de servicios esenciales que sostienen y enriquecen la vida humana, desde la producción de mariscos y madera hasta la renovación del suelo y la inspiración personal. Aunque muchas sociedades han desarrollado la capacidad tecnológica para sustituir algunos servicios, como la purificación del agua y el control de inundaciones, ninguna puede reemplazar completamente la variedad y magnitud de beneficios que los ecosistemas proporcionan. Por lo tanto, los ecosistemas son activos de capital que merecen al menos el mismo nivel de atención e inversión que otras formas de capital. Sin embargo, en comparación con el capital físico, financiero, humano y social, el capital ecosistémico es poco comprendido, escasamente monitoreado y, en muchos casos, está sufriendo una rápida degradación y agotamiento. El reconocimiento de los servicios ecosistémicos se remonta al menos a Platón. Esta percepción de la dependencia humana de los ecosistemas, tanto en el pasado como en el presente, suele ser provocada por su interrupción y pérdida. El disfrute directo de servicios, como la extracción de madera, pescado y agua dulce, puede reducir la cantidad y calidad de lo producido. La provisión de servicios ecosistémicos también puede verse afectada indirectamente y sin intención. La deforestación, por ejemplo, ha revelado el papel crucial de los bosques en el ciclo hidrológico, mitigando inundaciones y reduciendo la erosión. La liberación de sustancias tóxicas ha puesto de manifiesto la importancia de los procesos físicos y químicos, en parte gobernados por microorganismos que dispersan y descomponen materiales peligrosos. El adelgazamiento de la capa de ozono estratosférico ha intensificado la conciencia sobre el valor de su servicio al filtrar la radiación ultravioleta dañina (Brauman y Daily 2008).

Definición de Servicios Ecosistémicos

En términos simples, los servicios ecosistémicos son las condiciones y procesos mediante los cuales los ecosistemas, y la biodiversidad que los compone, sostienen y satisfacen la vida humana. Los servicios ecosistémicos están interrelacionados estrechamente, lo que hace que su clasificación sea algo arbitraria. La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (EM) – el esfuerzo internacional formal para elevar la conciencia y comprensión de la dependencia de la sociedad en los ecosistemas – ha surgido cuatro categorías. Primero, los ‘servicios de aprovisionamiento’ proporcionan

bienes como alimentos, agua dulce, madera y fibra para uso humano directo; estos son una parte familiar de la economía. Segundo, y mucho menos apreciados, los ‘servicios de regulación’ mantienen un mundo en el que es físicamente posible que las personas vivan, proporcionando beneficios como la purificación del agua, la polinización de cultivos, el control de inundaciones y la estabilización del clima. Tercero, los ‘servicios culturales’ hacen del mundo un lugar en el que las personas desean vivir; incluyen la recreación, así como la inspiración estética, intelectual y espiritual. Cuarto, los ‘servicios de soporte’ crean el contexto para las condiciones y procesos de los cuales depende la sociedad de manera más directa. Todos estos servicios son proporcionados por ciclos químicos, físicos y biológicos complejos, impulsados por el sol, y operan a escalas que van desde más pequeñas que el punto al final de esta oración hasta tan grandes como la biosfera entera (Brauman y Daily 2008).

Servicios de Aprovisionamiento

Los servicios de aprovisionamiento incluyen todos los productos obtenidos de los ecosistemas, tales como alimentos, agua, madera y fibras (Daily, 1997). Por ejemplo, los bosques proporcionan madera para construcción y papel, mientras que los océanos y ríos ofrecen pescado y otros productos marinos (FAO, 2010). Estos servicios son esenciales para la economía y la supervivencia humana (Boyd y Banzhaf, 2007).

Servicios de Regulación

Los servicios de regulación son los beneficios obtenidos de la regulación de los procesos del ecosistema, como la purificación del aire y del agua, la regulación del clima, el control de enfermedades y la polinización de cultivos (TEEB, 2010). Los humedales, por ejemplo, actúan como filtros naturales, eliminando contaminantes del agua y reduciendo el riesgo de inundaciones (Mitsch y Gosselink, 2000). La polinización por insectos es crucial para la producción de muchos cultivos agrícolas, contribuyendo significativamente a la seguridad alimentaria (Klein et al., 2007).

Servicios Culturales

Los servicios culturales incluyen los beneficios no materiales que las personas obtienen de los ecosistemas a través de la recreación, el turismo, la educación y el patrimonio cultural (MEA, 2005). Parques nacionales y reservas naturales atraen a millones de visitantes cada año, proporcionando oportunidades para la recreación y el ecoturismo, que a su vez generan ingresos económicos y empleo (Balmford et al., 2009). Además, los ecosistemas naturales tienen un valor estético y espiritual significativo para muchas culturas (Chan et al., 2012).

Servicios de Soporte

Los servicios de soporte son los procesos ecológicos que subyacen a la producción de todos los demás servicios ecosistémicos, como la formación del suelo, la fotosíntesis y el ciclo de nutrientes (De Groot et al., 2002). Estos servicios son esenciales para mantener la vida en la Tierra y asegurar el funcionamiento de los ecosistemas (Haines-Young y Potschin, 2010). Por ejemplo, la fotosíntesis en las plantas no solo produce oxígeno, sino que también es la base de las cadenas alimentarias terrestres y acuáticas (Field et al., 1998).

Evaluación y Valoración de los Servicios Ecosistémicos

La evaluación y valoración de los servicios ecosistémicos son fundamentales para la toma de decisiones en la gestión ambiental (Costanza et al., 1997). Métodos como la valoración económica y los enfoques participativos ayudan a cuantificar los beneficios de los ecosistemas y a integrar estos valores en políticas y planes de conservación (Daily et al., 2009). Por ejemplo, estudios han demostrado que los servicios de los manglares en protección costera y producción de pescado pueden tener un valor económico significativo, incentivando su conservación (Barbier, 2007).

Amenazas a los Servicios Ecosistémicos

Los servicios ecosistémicos están bajo amenaza debido a la actividad humana, como la deforestación, la urbanización, la contaminación y el cambio climático (MEA, 2005). La pérdida de biodiversidad, en particular, compromete la capacidad de los ecosistemas para proporcionar estos servicios (Cardinale et al., 2012). La degradación de los ecosistemas puede llevar a la pérdida de servicios críticos, afectando negativamente al bienestar humano y a la economía global (Rockström et al., 2009).

Estrategias para la Conservación y el Uso Sostenible

La conservación y el uso sostenible de los servicios ecosistémicos requieren enfoques integrados que consideren las interacciones entre los diferentes servicios y los factores que los amenazan (Foley et al., 2005). Estrategias como la creación de áreas protegidas, la restauración de ecosistemas degradados y la implementación de prácticas agrícolas sostenibles pueden ayudar a mantener y mejorar los servicios ecosistémicos (Bennett et al., 2009). Además, la participación comunitaria y la educación ambiental son esenciales para fomentar la conservación y el uso responsable de los recursos naturales (Ostrom, 2009).

Los servicios ecosistémicos son fundamentales para el bienestar humano y la sostenibilidad del planeta. La comprensión, evaluación y conservación de estos servicios son cruciales para asegurar un futuro en el que los ecosistemas puedan seguir proporcionando beneficios vitales (MEA, 2005). La integración de los valores de los servicios ecosistémicos en las políticas y decisiones de gestión ambiental es esencial para la conservación y el uso sostenible de los recursos naturales (Costanza et al., 1997).

Finalmente, la inclusión de un CAPÍTULO dedicado a la ecología de ecosistemas en un libro de texto universitario resulta esencial para consolidar la comprensión de los procesos que determinan el funcionamiento de los sistemas naturales en múltiples escalas. Desde los fundamentos conceptuales planteados por Odum y Odum (2000) acerca de los flujos de energía, la eficiencia trófica y la organización jerárquica de los sistemas, hasta las aproximaciones modernas que incorporan modelos no lineales, resiliencia y transiciones críticas (Scheffer et al., 2001), la enseñanza de los ecosistemas constituye un eje integrador entre estructura, función y dinámica. El análisis ecosistémico permite, además, articular conceptos clave de ciclos biogeoquímicos (Schlesinger y Bernhardt, 2020), estabilidad ecológica (Holling, 1973), sucesión (Pickett et al., 1987) y redes tróficas (Thompson et al., 2012), proporcionando un marco robusto para comprender la complejidad ecológica contemporánea.

En el contexto mexicano, esta formación adquiere una relevancia estratégica dada la enorme heterogeneidad climática, fisiográfica y biogeográfica del país. México integra gradientes que abarcan ecosistemas áridos y semiáridos del Altiplano y norte del país, bosques templados y mesófilos de montaña del Eje Neovolcánico y Sierra Madre Oriental, selvas altas y medianas perennifolias del sureste, manglares y lagunas costeras del Golfo de México y Pacífico, así como sistemas coralinos, zonas pelágicas y plataformas continentales altamente productivas (CONABIO, 2008; Lot y Novelo, 2016). Esta diversidad proporciona escenarios excepcionales para observar procesos de productividad primaria, acoplamiento bentónico-pelágico, dinámica de nutrientes, flujos hidrológicos y efectos de la variabilidad climática interanual (p. ej., ENSO), documentados en estudios oceanográficos y limnológicos recientes (Kennish, 2016; Sheinbaum et al., 2022).

Simultáneamente, el país enfrenta presiones ambientales significativas —cambio de uso de suelo, urbanización acelerada, pérdida y fragmentación de hábitats, sobreexplotación pesquera, eutrofización, contaminación química y microplástica, así como la intensificación de eventos hidrometeorológicos extremos— que alteran la integridad de los ecosistemas y modifican sus umbrales funcionales (Sarukhán et al., 2017). Comprender estos procesos requiere integrar enfoques que van de la ecología de paisaje a la dinámica de cuencas, de la biogeoquímica a la modelación

sistémica y de la ecología teórica a la socioecología, especialmente en regiones donde las actividades humanas y los sistemas naturales forman mosaicos complejos, como las costas mexicanas, los bosques templados del centro del país o las selvas de la península de Yucatán.

Las perspectivas futuras para estudiantes de biología son notablemente optimistas. Los avances en teledetección de alta resolución, sensores satelitales, plataformas de observación oceánica, sistemas de información geográfica, modelación acoplada clima-ecosistema y análisis de big data ecológicos (Hampton et al., 2013) permitirán caracterizar, con mayor resolución espacial y temporal, la respuesta de los ecosistemas mexicanos al cambio global. Además, el fortalecimiento de redes nacionales como el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB-CONABIO), los inventarios de Áreas Naturales Protegidas (Conanp) y los monitoreos limnológicos y oceanográficos del INEGI, IMTA y universidades públicas incrementan la disponibilidad y estandarización de datos ecológicos. Para las nuevas generaciones de biólogos, dominar la ecología de ecosistemas no sólo constituye una competencia científica esencial, sino una herramienta profesional crucial para evaluar, manejar, restaurar y planificar sistemas ecológicos en un país megadiverso y ambientalmente estratégico. Con una formación sólida, los estudiantes pueden contribuir a escenarios socioecológicos más resilientes, sostenibles y tecnológicamente innovadores, alineados con los marcos globales de restauración y conservación.

REFERENCIAS

- Avilés-Sayas, G. A. (2021). *Ecología*. CECYTE Campeche. https://www.cecycampeche.edu.mx/BibliotecaVirtual/4toSemestre/04_Ecologia_2do_parcial.pdf
- Balmford, A., Bruner, A., Cooper, P., Costanza, R., Farber, S., Green, R. E., ... y Turner, R. K. (2002). Economic reasons for conserving wild nature. *Science*, 297(5583), 950–953.
- Barbier, E. B. (2007). Valuing ecosystem services as productive inputs. *Economic Policy*, 22(49), 177–229.
- Begon, M., Harper, J. L., y Townsend, C. R. (1990). *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications.
- Begon, M., Harper, J. L., y Townsend, C. R. (2006). *Ecology (4th ed.): From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing.
- Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems (4th ed)*. Blackwell Publishing.

Bennett, E. M., Peterson, G. D., y Gordon, L. J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters*, 12(12), 1394–1404.

Boyd, J., y Banzhaf, S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological Economics*, 63(2–3), 616–626.

Brauman, K. A., y Daily, G. C. (2008). Ecosystem services. En S. E. Jorgensen y B. D. Fath (Eds), *Human ecology* (pp. 1148–1154). Elsevier.

Brauman, K. A., Daily, G. C., y Duarte, T. K. (2010). *Conservation Biology for All*.

Campbell, N. A., Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., y Reece, J. B. (2020). *Biology* (12th ed). Pearson.

Carabias, J., Meave, J. A., Valverde, T., y Cano-Santana, Z. (2009). *Ecología y medio ambiente en el siglo XXI*. Universidad Autónoma Metropolitana.

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... y Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67.

Chan, K. M., Satterfield, T., y Goldstein, J. (2012). Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. *Ecological Economics*, 74, 8–18.

Chapin, F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., y Tilman, D. (1997). Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 277(5325), 500–504. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.500>

Cifuentes, L. J. L., Torres-García, P., y Frías, M. (1986). *El océano y sus recursos III. Las ciencias del mar: oceanografía física, matemáticas e ingeniería*. Fondo de Cultura Económica.

Colinvaux, P. (1993). *Ecology 2*. John Wiley y Sons.

Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... y van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260.

Daily, G. C. (Ed). (1997). *Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems*. Island Press.

Daily, G. C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P. M., Mooney, H. A., Pejchar, L., ... y Shallenberger, R. (2009). Ecosystem services in decision making: Time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(1), 21–28.

De Groot, R. S., Wilson, M. A., y Boumans, R. M. (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41(3), 393–408.

Dunne, J. A., Williams, R. J., y Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917–12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>

Elton, C. (1927). *Animal ecology*. Macmillan.

Emmel, T. C. (1975). *Ecología y biología de poblaciones*. Interamericana.

FAO. (2010). *The state of world fisheries and aquaculture 2010*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., y Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5734), 237–240.

Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... y Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570–574.

Garvey, J. E., y Whiles, M. R. (2016). *Trophic ecology*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b19713>

Golley, F. B. (1993). *A history of the ecosystem concept in ecology: More than the sum of the parts*. Yale University Press.

Gurevitch J., Scheiner, S.M., y Fox G.A. 2006. *The ecology of plants*. Edition 2. Sinauer Associates

Haines-Young, R., y Potschin, M. (2010). The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. En Raffaelli, D. y Frid, C. (Eds), *Ecosystem ecology: A new synthesis*. BES Ecological Reviews.

Hairton, N. G., Smith, F. E., y Slobodkin, L. B. (1960). Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 94(879), 421–425. <https://doi.org/10.1086/282146>

Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. Tropical Science Center.

IPBES. (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. IPBES Secretariat. <https://ipbes.net/global-assessment>

Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., ... Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293(5530), 629–637. <https://doi.org/10.1126/science.1059199>

Kato, M. E. (1989). *Energética de los ecosistemas*. ENEP Iztacala.

Kaunzinger, C. M. K., y Morin, P. J. (1998). Productivity controls food-chain properties in microbial communities. *Nature*, 395, 495–497. <https://doi.org/10.1038/26741>

Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., y Tschamtkke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B*, 274(1608), 303–313.

Krebs, C. J. (1994). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins.

Krebs, C. J. (2014). *Ecology* (6th ed). Pearson.

Lampert, W., y Sommer, U. (2007). *Limnoecology: The ecology of lakes and streams* (2nd ed). Oxford University Press.

Lindeman, R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 435–445). UNAM Iztacala.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804–808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>

Lugo, A. E., y Morris, G. L. (1982). *Los sistemas ecológicos y la humanidad*. OEA.

Maass, J., y Martínez-Yrizar, A. (1990). Los ecosistemas: Definición, origen e importancia. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 387–398). UNAM Iztacala.

Mansson, B. A., y McGlade, J. M. (1993). Ecology, thermodynamics and H. T. Odum's conjectures. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 446–460). UNAM Iztacala.

Margalef, R. (1974). *Ecología*. Omega.

- May, R. M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- May, R. M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- McBride, M. M., Dalpadado, P., Drinkwater, K. F., Godø, O. R., Hobday, A. J., Hollowed, A. B., ... y Loeng, H. (2014). Krill, climate and contrasting future scenarios for Arctic and Antarctic fisheries. *ICES Journal of Marine Science*. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu002>
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press.
- Mitsch, W. J., y Gosselink, J. G. (2000). *Wetlands*. John Wiley y Sons.
- Mittelbach, G., y McGill, B. (2019). *Community ecology* (2nd ed). Oxford University Press.
- Molles, M. C. (2013). *Ecology: Concepts and applications* (6th ed). McGraw-Hill.
- Odum, E. P., y Barrett, G. W. (2005). *Fundamentos de ecología* (5ª ed). Cengage Learning.
- Odum, H. T. (1971). *Environment, power and society*. John Wiley y Sons.
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J., y Niemelä, P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118(2), 240–261. <https://doi.org/10.1086/283817>
- Oksanen, T. (1991). Trophic levels and trophic dynamics: A consensus emerging? *Trends in Ecology and Evolution*, 6(2), 58–60. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90128-H](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90128-H)
- OpenStax. (2020). *Biology 2e*. OpenStax CNX. <https://openstax.org/details/books/biology-2e>
- Ostrom, E. (2009). A general framework for analyzing sustainability of social-ecological systems. *Science*, 325(5939), 419.
- Phillipson, J. (1975). *Ecología energética*. Omega.
- Pianka, E. R. (1994). *Evolutionary ecology*. Harper Collins College Publishers.
- Pimm, S. L. (1982). *Food webs*. Chapman and Hall. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-5925-5>
- Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326. <https://doi.org/10.1038/307321a0>
- Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L., y Brooks, T. M. (1995). The future of tropical forests. *Science*, 269(5222), 347–350.

Pipkin, B. W., Gorsline, D. S., Casey, R. E., y Hammond, D. E. (1977). *Laboratory exercises in oceanography*. W. H. Freeman.

Polis, G. A., Sears, A. L. W., Huxel, G. R., Strong, D. R., y Maron, J. (2000). When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 15(11), 473–475. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01971-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01971-6)

Reynolds, C. S. (2008). *A changing paradigm of pelagic food webs*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8250-6>

Rye, C., Wise, R., Jurukovski, V., DeSaix, J., Choi, J., y Avissar, Y. (2016). *Biology*. OpenStax.

Smith, R. L. (1990). *Ecology and field biology*. Harper Collins Publishers.

Stone, L., y Weisburd, R. S. J. (1992). Positive feedback in aquatic ecosystems. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 399–403). UNAM Iztacala.

Suraci, J. P., Clinchy, M., Dill, L. M., Roberts, D., y Zanette, L. Y. (2016). Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature Communications*, 7, 10698. <https://doi.org/10.1038/ncomms10698>

Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. En Rodríguez, A., Cruz, A., Molina, H., y Cházaro, S. (Eds), *Lecturas ecológicas. Antología* (pp. 363–374). UNAM Iztacala.

USGS. (2019). *El ciclo del agua – The water cycle (Spanish)*. U.S. Geological Survey. <https://www.usgs.gov/water-science-school/science/el-ciclo-del-agua-water-cycle-spanish>

Whittaker, R. H. (1975). *Communities and ecosystems*. Macmillan.

World Encyclopedia. (2023). *Biome*. Oxford University Press.