

PRODUCTIVIDAD DE LOS ECOSISTEMAS EN LAS REGIONES ÁRIDAS

M. Á. Hernández-García¹; D. Granados-Sánchez²; A. Sánchez-González³

¹Doctorado en Sociología Rural, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. C.P. 56230.

²División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. C. P. 56230.

³Profesor de la Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.

RESUMEN

La producción de los ecosistemas terrestres está influida por el clima, especialmente por la temperatura y por las precipitaciones. La temperatura influye sobre la tasa de fotosíntesis, y la cantidad de agua disponible limita tanto la fotosíntesis como la cantidad de hojas que la planta puede sustentar y, consecuentemente, la producción total de las plantas. Las condiciones de altas temperaturas y escasa humedad hacen de los desiertos uno de los ecosistemas terrestres menos productivos. De esta manera, existe una relación casi lineal entre la pluviosidad y la productividad de los órganos aéreos de las plantas.

PALABRAS CLAVE: precipitación, biomasa, desierto, ecosistema, agua.

ECOSYSTEM PRODUCTIVITY IN ARID ZONES

SUMMARY

The production in terrestrial ecosystems is influenced by climate, especially temperature and precipitation. Temperature influences the photosynthesis rate, and the available quantity of water limits both photosynthesis and the number of leaves that the plant can support and, consequently, the total production of plants. The high temperatures and low humidity make deserts one of the least productive terrestrial ecosystems. In this manner, an almost linear relationship exists between rainfall and the productivity of aerial plant organs.

KEY WORDS: precipitation, biomass, desert, ecosystem, water.

INTRODUCCIÓN

Los desiertos cubren cerca de una quinta parte de la superficie terrestre y se caracterizan por su calor extremo y su sequedad, pero no por ser lugares desprovistos de vida, pues hasta las zonas más áridas albergan una flora y fauna dispersa pero variada. De aquí que sea importante conocer las características de los mecanismos que regulan la producción primaria en los ecosistemas de regiones áridas y su relación con los procesos de intercambio de energía, reciclaje de nutrientes y autorregulación, pero también analizar los mecanismos fisiológicos de la producción primaria y secundaria y su relación con los factores ambientales, así como las particularidades de la productividad y las cadenas tróficas prevaletentes en estos peculiares pero complejamente simples ecosistemas de las regiones áridas, que aunque en los países desarrollados han sido profusamente estudiados, en países como el nuestro aún permanecen alejados de la investigación tanto básica como aplicada.

Para realizar la fotosíntesis, los vegetales deben utilizar parte de la energía de la radiación solar directa, la cual es transformada en producción primaria bruta. La cantidad de energía que queda después de que las plantas han cubierto sus necesidades respiratorias es la producción primaria neta y se presenta como biomasa vegetal. La energía fijada por los vegetales es asignada a diferentes partes de la planta, en primer lugar a las hojas y después a la reproducción. El exceso de producción pasa a las raíces y a otros tejidos de sostén, donde una parte de estas reservas queda disponible para el crecimiento del año siguiente. La cantidad de energía asignada a los tallos aéreos y a las raíces subterráneas dice mucho acerca de los diferentes ecosistemas; así, una baja relación brotes-raíces sugiere un ambiente estresante para las plantas.

La disponibilidad de agua en las regiones áridas es un factor que limita la producción de las plantas. Así tenemos que en las estepas de África del Sur, existe una relación casi lineal entre la pluviosidad y la productividad

de los órganos aéreos de las plantas: la productividad pasa de una a seis toneladas de materia seca por hectárea cuando la pluviosidad varía de 100 a 600 mm, lo que representa una producción de una tonelada de materia seca por cada 100 mm de lluvia (Hadley y Szarek, 1981).

Para lograr estos niveles de productividad, las plantas presentan una variedad de adaptaciones morfológicas y fisiológicas, que son mecanismos a través de los cuales manifiestan su interacción con las particulares condiciones de las regiones áridas: reducción de la evapotranspiración a través del desarrollo de estructuras cuticulares impenetrables; reducción del número de estomas; reducción de la superficie de la hoja que se transforma en escamas o en espinas y, correlativamente, presencia de clorofila en los tejidos corticales de los tallos; caída de las hojas en la estación seca y su posterior formación después de cada lluvia, como sucede con el ocotillo (*Fouquieria splendens*) en los desiertos americanos. El achaparramiento que presentan las plantas efímeras como *Convolvulus fatmensis*, *Launaea glomerata*, o *Plantago albicans*, que tienen un ciclo de desarrollo completo que dura sólo quince días y florecen permaneciendo enanas.

LA PRODUCCIÓN DE BIOMASA

La superficie de la Tierra presenta diversas regiones climáticas con una variedad de comportamientos y una disponibilidad de recursos naturales como el agua, energía, minerales y un conjunto de elementos biológicos que se distribuyen de una manera bastante heterogénea y que han dado lugar a regiones diferenciales en relación con la producción primaria de biomasa; es decir, en cuanto a su capacidad para fijar la energía solar mediante la actividad biológica primaria. El flujo de energía, el reciclaje de los nutrientes y la autorregulación son las propiedades más importantes de los ecosistemas. No obstante, ninguno de estos procesos ecológicos se presenta aisladamente; cada uno de ellos se manifiesta en agrupaciones particulares de poblaciones de distintas especies en interrelación con medios fisicoquímicos concretos (Kormondi, 1975).

Algunas de esas agrupaciones que se encuentran presentes en las regiones áridas, se caracterizan por desarrollarse en áreas cubiertas por matorrales, donde las plantas están muy dispersas y hay una gran porción de suelo desnudo entre ellas y aunque la vegetación en algunas regiones es muy sencilla, pueden encontrarse comunidades complejas bien desarrolladas, sobre todo, en las cuencas de los ríos. La escasa y errática precipitación, junto con la temperatura del suelo y del aire, que son altas durante el día y descienden bruscamente durante las noches, la escasa humedad y la gran insolación, son los factores de la desecación del ambiente a los que están adaptados los organismos vivos que pueblan estas regiones.

Uno de los indicadores más importantes de la actividad de un ecosistema, es la producción de biomasa vegetal, manifiesta su intensidad por medio de los flujos de energía a través de sus trayectorias biológicas. Así tenemos que los principales ecosistemas o biomas difieren en cuanto a la acumulación, productividad y distribución de esa biomasa; de esta forma, los ecosistemas tropicales son mucho más productivos que aquellos de las zonas templadas. La acumulación de materia orgánica es mayor en los sistemas de bosques y aumenta progresivamente hacia el ecuador; por ejemplo:

En el bosque boreal europeo de abetos, la acumulación total de materia orgánica es de 100,000 kg·ha⁻¹ y aumenta a 300,000 kg·ha⁻¹ en el bosque meridional. Los bosques caducifolios de hayas situados al norte, asimilan alrededor de 370,000 kg·ha⁻¹ frente a 400,000 kg·ha⁻¹ en los bosques caducifolios ubicados más al sur.

En cuanto a la distribución de biomasa (Figura 1) es en extremo sorprendente la diferencia que se observa entre los diferentes biomas, aunque es significativo el hecho de que en los tres principales biomas de bosque (conífero boreal, caducifolio y tropical) se presentan estructuras muy parecidas en la distribución: menos de la cuarta parte de su biomasa en las raíces y casi tres cuartas partes en las ramas y troncos perennes en el bioma de desiertos, la gran biomasa de raíces es una adaptación a la aridez, pero lo que es muy interesante es la proporción de biomasa que se encuentra en forma de hojarasca.

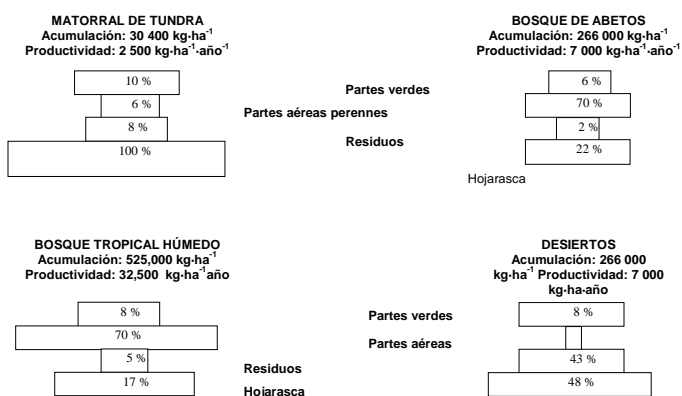


Figura 1. Acumulación, productividad y distribución de la biomasa en algunos biomas importantes (Kormondy, 1975).

Considerando el incremento anual de hojarasca, la cantidad de humus o residuos orgánicos muertos, así como la proporción de humus con respecto a la hojarasca fresca o verde (Cuadro 1) vemos que aunque la tendencia es hacia el incremento neto anual de hojarasca conforme nos acercamos al Ecuador, esto parece más bien un reflejo de la productividad total puesto que el porcentaje de

productividad anual que ello representa es aproximadamente el mismo en cada una de los biomas de bosque.

No obstante la retención de esta materia orgánica y de los minerales que contiene, es mucho menor hacia el Ecuador, como se puede ver, tanto por la disminución del humus, como por la proporción entre el humus y la hojarasca verde. La acumulación de hojarasca y la retención de humus son indicativas de valores bajos de la descomposición (en el caso de la tundra) y, por el contrario, la ausencia de humus (como en los desiertos) o su escasa acumulación (bosques tropicales) indica altos valores de descomposición y un reciclaje mineral más rápido.

CUADRO 1. Acumulación y variaciones anuales de residuos y humus en los principales biomas (kg ha⁻¹)

Tipo de Vegetación	Tundra Arbustiva	Bosques Boreales de Abetos	Bosques de Robles	Bosques Húmedos Tropicales	Desiertos
Tipo de Residuos					
Hojarasca	2 400	5 000	6 500	25 000	9 400
Incremento anual neto de hojarasca	100	2 000	2 500	7 500	100
Porcentaje de productividad	4	29	28	23	1
Residuos orgánicos muertos (humus)	83 500	45 000	15 000	2 000	---
Residuos orgánicos (Proporción humus: hojarasca fresca)	92:1	15:1	4:1	0.1:1	---

Kormondy, 1975.

Por otra parte, tenemos que si expresamos la productividad primaria en términos de producción de carbono, los ecosistemas característicos de la Tierra presentan valores que van desde 16.8×10^{15} gramos carbón-año⁻¹ en los bosques tropicales, hasta la contrastante productividad de las regiones áridas, que apenas representa valores de 0.7×10^{15} gramos carbón-año⁻¹ (Figura 2).

Vegetación	Producción Primaria Neta de Carbón (10 ¹⁵ g-año ⁻¹)
Matorral desértico	0.7
Bosques lluviosos tropicales	16.8
Sabana	6.1
Áreas cultivadas	4.1
Pastizal templado	2.4
Bosque y arbustos	2.7
Bosque templado perenne	2.9

Figura 2. Producción primaria neta de carbón en diferentes ecosistemas del mundo (10¹⁵ g-año⁻¹). IIASA-CIQA, 1984

La capacidad para la fijación biológica de la energía solar es variable y como hemos visto, esta capacidad es menor a medida que la aridez se acentúa, pues en las regiones áridas las características de la cubierta vegetal determinan en gran parte una capacidad inferior para la fijación energética, en relación con otras regiones en donde prevalecen condiciones más favorables para el desarrollo de las plantas.

De esta manera, tenemos que la capacidad para la fijación de energía en un ecosistema que se desarrolla en condiciones de desierto extremo, es inferior a la capacidad que prevalece en un ecosistema caracterizado por una vegetación de bosque tropical lluvioso (Figura 3).

Vegetación	Fijación de Energía Anual (10 ⁸ cal ⁻¹)
Bosque lluvioso tropical	
Pastizal tropical	
Áreas cultivadas	
Bosque con clima caliente	
Bosque y arbustos	
Pastizal templado	
Matorral desértico	

Figura 3. Fijación de energía anual en diferentes ecosistemas del mundo (10⁸.cal). IIASA-CIQA, 1984.

Después de considerar lo anterior, podemos preguntarnos ahora cuáles son las causas de esa baja fijación de energía y de esa escasa producción primaria neta de carbón en las comunidades del desierto. De inicio, debemos tener claro que en las regiones áridas, el agua, más bien que la cantidad de energía solar y/o calorífica disponible para las plantas es el principal factor limitante, puesto que el agua no puede ser reciclada y por tanto, se agota.

En el desierto de Namibia, en un ecosistema de dunas, (Seely y Louw, 1980) midieron el efecto de la precipitación sobre la producción (Figura 4) y determinaron la biomasa de plantas y animales durante un período de precipitación promedio (14 mm) y después de un excepcional evento lluvioso (118 mm). La energía potencial en las plantas, detritus y la biomasa animal se incrementaron nueve, siete y seis veces respectivamente.

FACTORES FÍSICOS Y FISIOLÓGICOS RELACIONADOS CON LA PRODUCCIÓN

Producción primaria

Los ecosistemas son comunidades de organismos vivos (productores, consumidores y descomponedores) y

sus interrelaciones con un ambiente específico. Los compuestos orgánicos formados por las plantas (productoras) durante la fotosíntesis, ya sea directa o indirectamente proporcionan alimento para los animales (los consumidores). Los residuos de las plantas y animales son finalmente descompuestos por microorganismos y pequeños invertebrados (descomponedores) y los nutrientes mineralizados que así son liberados, son nuevamente tomados por las plantas, completando de esta manera el ciclo. Hay además un flujo paralelo de energía donde la energía radiante de la luz solar usada en el proceso fotosintético es convertida en energía química, la cual a su vez es utilizada por los consumidores y por los descomponedores. Sin embargo, la productividad de los desiertos y las zonas semiáridas se ve limitada por la abundancia y variabilidad de la precipitación, en un mayor grado que en otros biomas (Evans y Thames, 1981).

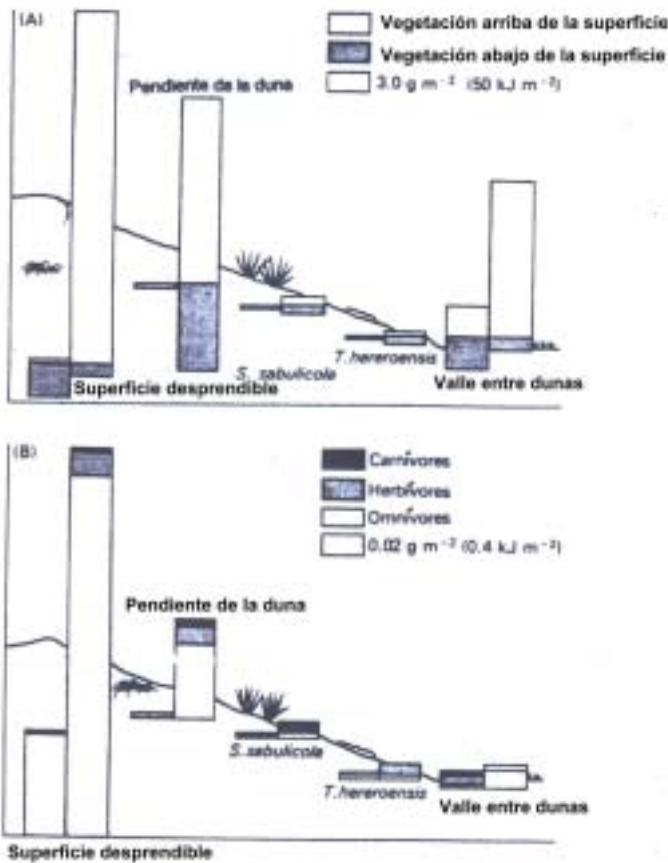


Figura 4. Medición de los cambios en la biomasa de (A) plantas y (B) animales, desde un periodo seco (lado izquierdo de cada columna) hasta un periodo húmedo (lado derecho de cada columna) en un sistema de dunas de Namibia (Seely y Louw, 1980).

Las transformaciones de la energía en un ecosistema están sujetas a las leyes de la termodinámica. La primera de ellas establece que la materia y la energía pueden transformarse de una a otra, pero no se crean ni se destruyen. Esta primera ley no predice, sin embargo, cómo se completarán las conversiones entre las formas de ma-

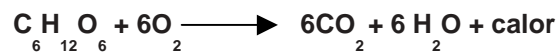
teria y de energía. En cada momento la energía se convierte de una forma a otra y una parte es despedida como calor. Esto puede sintetizarse así:



La segunda ley de la termodinámica establece que la energía de cualquier clase tiende a cambiar espontáneamente a una forma más aleatoria o menos organizada (aumento en la entropía). Esto significa que ahí debe haber una fuente de energía para mantener a una planta o a un animal vivos. La energía requerida para todos los procesos biológicos, entra primero al ecosistema como energía solar. Las plantas como organismos autótrofos usan esta energía solar y la transforman en energía química:



Al mismo tiempo las plantas deben también respirar:



Así, tenemos dos medidas para la producción primaria, lo cual se ilustra en la (Figura 5):

Producción bruta (energía fijada en la fotosíntesis) – respiración (energía usada para el mantenimiento = producción neta (energía disponible para el crecimiento y reproducción)

Esta es la producción primaria neta, que está entonces disponible para el consumo por los animales, los heterótrofos al interior de la comunidad.

En un amplio estudio sobre las especies del Desierto Chihuahuense, Kemp (1983) estableció que, independientemente de la época del año, ciertas especies generalmente presentan una máxima germinación y productividad, dependiendo de la precipitación y la temperatura. Por otra parte, en una pradera de zacate corto, las plantas anuales y las perennes C_3 tendieron a germinar más temprano durante la estación de crecimiento que las plantas C_4 y las interacciones de competencia entre las plantas C_3 y C_4 fueron dependientes de la temperatura (Allen, 1982).

Todas las plantas verdes usan el ciclo de Calvin para la reducción del CO_2 y la consecuente elaboración de moléculas orgánicas tales como los carbohidratos. En la mayoría de las plantas (llamadas plantas ' C_3 ') el CO_2 entra directamente al ciclo de Calvin, pero en algunas el CO_2 es fijado en forma de ácidos orgánicos, previo a la entrada al ciclo de Calvin. Aquellas plantas en las que ocurre esta fijación en la oscuridad, son llamadas plantas CAM (CAM: Metabolismo Ácido de las Crasuláceas) y aquellas en las

cuales el CO_2 es fijado en la luz son llamadas plantas ' C_4 '. Desde el descubrimiento de estos procesos, diversos estudios han considerado su significación adaptativa y sus ventajas competitivas. Las plantas CAM tienen tejidos suculentos y son más comunes en las áreas cálidas, áridas abiertas, con temperaturas nocturnas relativamente bajas (Ting *et al.*, 1972). No obstante, se consideran como una desventaja competitiva debido a sus bajas proporciones de reducción de carbón (Mooney, 1972).

De este modo, algunas plantas individuales CAM y C_4 son comunes en los desiertos aunque las especies C_3 pueden ser más numerosas, de acuerdo a lo encontrado por Syversten *et al.* (1976) en tres comunidades vegetales del Desierto Chihuahuense. Las plantas CAM en esta área contribuyeron con el 10 % de estas especies, pero con el 48 % de la biomasa total en la comunidad de una planicie aluvial, mientras que una especie de zacate C_4 constituyó el 90 % de la biomasa en el lecho de un lago desértico efímero.

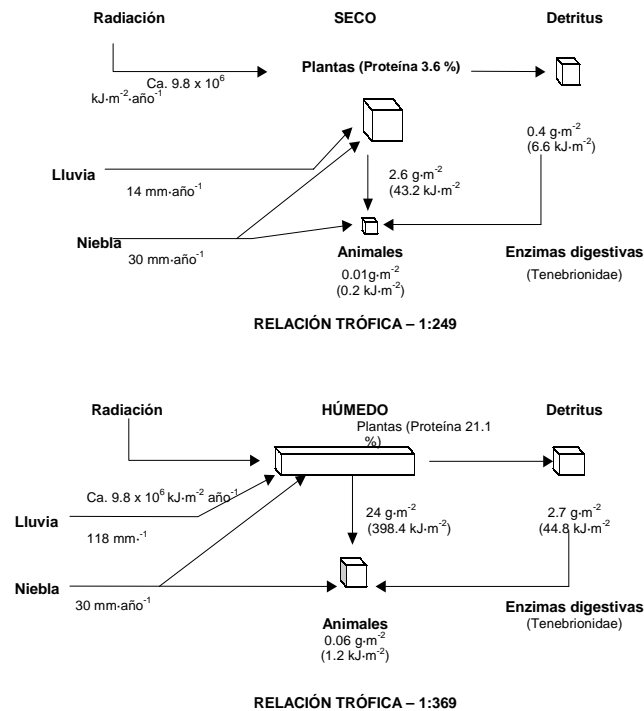


Figura 5. Una proporción muy pequeña de la energía solar disponible es incorporada por las plantas. Gran parte de la producción primaria neta se pierde inmediatamente como detritus y respiración. Los valores representan un cultivo establecido en el desierto de dunas de Namibia durante un periodo de medición (Seely y Louw, 1980)

Sin embargo, años después de tal descubrimiento de la vía C_4 aún se debate sobre los valores de adaptación de las dos vías. La alta eficiencia de uso del agua de las plantas C_4 las hace ideales para las condiciones áridas, aunque las plantas C_3 pueden ser más tolerantes al *stress* por sequía que las plantas C_4 dentro de la comunidad, como en el caso de *Agropyron smithii* (C_3) y *Andropogon hallii* (C_4) en las praderas de las colinas arenosas, en Nebraska (Barnes y Harrison, 1982).

Teeri y Stowe (1976) mostraron que la más alta diversidad de los zacates C_4 en Norteamérica estuvo correlacionada con las altas temperaturas más bien que con la baja precipitación, puesto que las regiones húmedas en el sureste de Estados Unidos tuvieron tan alto porcentaje de plantas C_4 como las regiones secas en el suroeste.

Pero además, algunas plantas CAM tienen la capacidad para alternar entre el metabolismo CAM y C_3 . Por ejemplo, la proporción de fijación de las dos vías en *Welwitschia mirabilis* es determinada por la temperatura y el *stress* hídrico (Schulze *et al.*, 1976). Szarek (1979) también señaló que en los cuatro desiertos de Norteamérica, las plantas dominantes son especies arbustivas leñosas del tipo C_3 , las cuales se encontraron por ser tan eficientes fotosintéticamente como las plantas C_4 estudiadas. Podría parecer entonces que las vías de fijación de carbón C_4 y CAM constituyen efectivas, pero no obligatorias, adaptaciones al medio desértico.

Gran parte de los estudios sobre producción primaria neta en los desiertos, y en otros sitios, se han hecho con el objetivo de correlacionar la producción con la lluvia, pues el agua es un factor esencial para la producción primaria. La variación de año en año en la precipitación y la temperatura afecta la distribución de diversos eventos fenológicos, así como la productividad de las plantas. La productividad neta anual de algunos ecosistemas desérticos, varió por más de un orden de magnitud, aún entre años secuenciales, cuando la precipitación fue marcadamente variable (Ludwig, 1986). El inicio de la floración y la producción de semillas fueron apresurados por las temperaturas más altas y la baja humedad en varias especies de zacates en Great Basin y, en años de sequía extrema, muchas plantas no pudieron producir semillas (Sauer y Uresk, 1976).

En los desiertos, la eficiencia en el uso del agua es importante. Noy-Meir (1973) proporcionan un rango estimado de 0.5 a 2.0 mg de producción por cada gramo de agua, mientras que Webb *et al.* (1987) calcularon una eficiencia de $0.3 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de agua para las plantas perennes de los desiertos cálidos, lo que se incrementó a $0.38 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de agua cuando se incluyeron las anuales.

Szarek (1979) dio valores medios de $0.42 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de eficiencia anual (variando de 0.15 a $0.82 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) y de $0.73 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de eficiencia para la temporada de crecimiento (variando de 0.26 a $1.60 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) para sitios de todos los desiertos de Norteamérica; Rutherford (1980) concluyó que $0.5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ($5 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mm}^{-1}$) es una buena estimación para una precipitación anual de alrededor de 600 mm, aunque advierte que la eficiencia de producción de las plantas herbáceas es, con mucho, más reducida en presencia de

árboles o arbustos (con valores mínimos de alrededor de 0.1 mg·g⁻¹).

Otro factor de gran importancia en el medio desértico es la precipitación anual mínima necesaria para que pueda ocurrir cualquier producción. Así, para los desiertos cálidos de Norteamérica, se ha calculado que se necesitan 38 mm de precipitación anual para sostener la producción de las plantas perennes y 15 mm para las anuales. Para los zacates cortos y praderas de desiertos fríos, el valor mínimo calculado es de 170 mm·año⁻¹ (Webb *et al.*, 1987).

Para los consumidores de plantas es de importancia no sólo la cantidad, sino la distribución de la producción de fotosíntesis neta, por ejemplo, los troncos y las ramas de los árboles constan principalmente de celulosa y lignina, las cuales son en extremo indigestas y carentes de nitrógeno. Las hojas presentan más componentes que contienen nitrógeno y, si además no están dotadas con taninos u otros compuestos no palatables, son más apropiadas para el consumo por los animales. Las semillas y los frutos, frecuentemente contienen los más altos valores alimenticios y son altamente deseables como alimentos.

La proporción de productividad a biomasa (P/B) indica disponibilidad de energía para los herbívoros. Se midió una proporción promedio de 0.27 (variando de 0.11 a 0.46) para cuatro sitios de Norteamérica, donde predominaban arbustos leñosos desérticos (Szarek, 1979). Los pastizales tienen una de las más altas proporciones medias para hábitats naturales (0.33), lo que indica que relativamente poca energía es almacenada en los tejidos de soporte, incluyendo las raíces. Aquí también se encuentra la más alta porción promedio de producción neta en los frutos y las flores (22 %).

En las anuales del desierto frío, tanto dicotiledóneas como monocotiledóneas, Bell *et al.* (1979) encontraron que la máxima inversión en las estructuras reproductivas varió entre especies, de 16 a 50 % de la biomasa total. La variación fue independiente del hábitat o la humedad del suelo. Usualmente, las proporciones más pequeñas se encontraron en hábitats arbustivos o forestales. Pitelka (1977) investigó los patrones de distribución de la energía en tres especies de lupino (lupino= altramuz: planta papilionácea de hojas palmeadas, cultivada como alimento para el ganado o por sus flores ornamentales), una anual, una perenne herbácea y un arbusto. En la anual, el 61 % de la energía finalizó en tejidos reproductivos y sólo 29 % en la producción de semillas. En la perenne herbácea, los valores similares fueron de 18 y 5 %, respectivamente, mientras que en el arbusto, al menos el 20 % de su energía se orienta hacia tejido reproductivo y 6 % hacia semillas.

Las zonas áridas y semiáridas son conocidas por sus especialmente altos coeficientes de variación anual en la precipitación (MacMahon, 1979), lo que plantea un *stress*

único a las plantas desérticas, que pese a todo están adaptadas y persisten productiva y reproductivamente no sólo a los recursos climáticos, sino a los extremos de su localidad y pueden sobrevivir en los desiertos extremos que no reciben alguna precipitación durante períodos de varios años.

Producción secundaria

El enfoque convencional para el estudio de los biomas, supone la compilación de datos sobre el flujo de energía y la productividad en una variedad de ecosistemas y luego su comparación, primero en ecosistemas relacionados y luego entre todos ellos, en busca de pautas que permitirán deducir principios que expliquen las pautas observadas. Un camino distinto para la comparación de la productividad secundaria entre ecosistemas, es el que parte del estudio de las propiedades energéticas del consumo (C), la asimilación (A), la producción (P) y la respiración (R) de los heterótrofos, pues interfieren en las características de la fisiología y de la fuente de energía de los organismos (Heal y Maclean, 1980).

Si consideramos que las plantas (autótrofas) son comidas por los animales (heterótrofos) los cuales pueden ser comidos por otros animales, entonces, un sistema simple puede ser calificado como una cadena alimenticia. Pero las relaciones alimenticias rara vez son tan simples y las complejas relaciones alimenticias pueden ilustrarse mejor mediante el uso del término tejidos alimenticios (Louw y Seely, 1982).

La fuente básica de carbono y energía de la que depende toda la producción de los heterótrofos es la producción primaria neta (PPN), lo que establece evidentes restricciones a la producción de los heterótrofos. En el ecosistema equilibrado o en estado estacionario, la respiración total de los heterótrofos iguala a la PPN. En un ecosistema de acumulación, la respiración de los autótrofos se encuentra por debajo de la productividad primaria (de 0 a 10 % de la PPN). Por ello, si se relaciona la producción de los heterótrofos con la respiración de un modo simple y constante, la productividad secundaria seguirá simplemente la pauta de la productividad primaria. Así, la variación en los parámetros bioenergéticos entre los grupos de organismos y la variación en la abundancia relativa de los principales grupos de organismos en los ecosistemas, producirán divergencias entre las pautas de la productividad primaria y las de la secundaria (Heal y Maclean, 1980).

Aunque rara vez hay más de cinco enlaces en la cadena alimenticia constituyendo algún tejido alimenticio, la complejidad es introducida por el número de individuos y sus numerosas interacciones con otro, al interior del tejido. Para simplicidad del modelo, los organismos pueden ser agrupados en productores primarios, consumidores primarios, consumidores secundarios y consumidores terciarios. Los organismos pueden estar representados en

diversos niveles si sus hábitos alimenticios son complejos. Estos grupos de animales pueden ser representados dentro de una pirámide de números, una pirámide de biomasa o una pirámide de energía (Figura 6). Las dos primeras configuraciones representan un cultivo permanente, que es el número o biomasa presente en cualquier tiempo, mientras que una pirámide de energía se basa en la energía usada durante un período especificado, pero de tiempo más largo, tal como un año. Cada uno de los niveles en una pirámide se conoce como nivel trófico y representa a los productores, herbívoros, carnívoros y carnívoros superiores



Figura 6. Una pirámide de cultivo establecido, con la biomasa de plantas y animales en un desierto (Seely y Louw, 1980)

Un concepto ampliamente aceptado es el hecho de que el nuevo tejido resultante de la reorganización de las moléculas procedentes del alimento representa la producción. Operacionalmente, la producción dentro de una población puede determinarse sumando los incrementos de crecimiento de los individuos durante un periodo determinado:

$$P = \sum_{i=1}^n \Delta B_i$$

donde ΔB_i es el cambio en la biomasa de un individuo de la población durante el intervalo, y n es el tamaño total de la población.

Alternativamente, (Petrusewicz y Macfadyen, 1970, citados por Heal y Maclean, 1980) la producción puede determinarse sumando el cambio en la biomasa de la población (ΔB) y la eliminación (E: pérdida de biomasa debida a muerte, pérdida de material corporal, emigración): $P = \Delta B + E$

De ese modo la producción se estima al nivel de la población y la suma de la productividad de poblaciones heterótrofas a lo largo de una secuencia trófica, es decir: herbívoro-carnívoro-...-carnívoro superior, se toma con frecuencia como producción secundaria; ello representa reorganizaciones sucesivas de las mismas moléculas ricas en energía. Dentro del ciclo de los componentes rige el mismo principio, aunque la reorganización empieza con la materia orgánica muerta. Así, puede desarrollarse una cadena alimentaria, por ejemplo: hongos-bacterias- protozoos-bacterias, etc., basada en la muerte de los organismos. Análogamente a la producción en la cadena alimentaria de los herbívoros, la suma de nuevos organismos formados puede tomarse como producción secundaria. (Heal y Maclean, 1980).

En este marco, la producción neta de los consumidores en cualquier nivel representa la energía disponible para los animales que se alimentan de ella y es análoga a la producción neta de la planta. Pero, mientras que las plantas utilizan eficientemente para la producción la energía solar capturada, los animales son mucho menos eficientes. Esto es resultado de la cantidad de energía que los animales deben gastar en su mantenimiento, incluyendo su actividad; así, los ectotermos son más eficientes productores de biomasa que los endotermos, porque requieren menos energía para mantener una alta temperatura en el cuerpo.

El número o biomasa de los animales en cualquier nivel trófico es mucho menor que en el nivel precedente (Cuadro 2) pero la mayor diferencia en biomasa entre los niveles tróficos se encuentra entre las plantas y los herbívoros, los cuales las consumen. Esto simplemente es porque el alimento animal es más fácil de digerir que el alimento vegetal. Las relaciones entre explotación, asimilación y producción han sido sucintamente sintetizadas por Ricklefs (1973) (Figura 7). Su síntesis del flujo de patrones de energía muestra que: (1) la eficiencia de la asimilación depende en gran parte de la calidad del alimento; (2) la eficiencia de la producción depende en gran parte de la actividad del organismo, la cual es superior para los endotermos; y (3) la eficiencia en la explotación es superior (10-100 %) para los predadores (incluyendo los que se alimentan de semillas y plántulas) y baja (1-10 %) para los ramoneadores.

CUADRO 2. La producción de un nivel trófico es siempre inferior que la del nivel inmediatamente anterior (Ricklefs, 1973).

Nivel trófico	Producción cosechable (kcal·m ⁻² ·año ⁻¹)
Productor primario	704
Consumidor primario	70
Consumidor secundario	13



Figura 7. Terminología usada para describir las eficiencias que determinan el flujo de energía a través de enlaces en la cadena alimenticia (Ricklefs, 1973).

Por ello, dos medidas de importancia primordial en el destino de la energía ingerida o consumida en una población de heterótrofos son, la proporción de alimento consumido que es asimilado (A/C) y la proporción de alimento asimilado utilizado en la producción (P/A). Por ejemplo, la eficiencia de asimilación de los ungulados varía mucho, dependiendo de la alimentación y la dieta. Se ha encontrado que la eficiencia de asimilación de los rumiantes se sitúa en alrededor de 50 %, mientras que la de los vertebrados herbívoros monogástricos tiende a alcanzar valores superiores (Grodzinski y Wunder, 1975).

Si las dietas son comparables, probablemente la digestión de los ungulados no sea menos eficiente (posiblemente sea más) que en los monogástricos. Por su parte, los invertebrados, al igual que los vertebrados carnívoros presentan una elevada eficiencia de asimilación. Los carnívoros que se alimentan de vertebrados consiguen aparentemente una eficiencia de asimilación superior que los que se alimentan de invertebrados, lo que refleja la baja digestibilidad de los exoesqueletos de los invertebrados, mientras que los esqueletos de los vertebrados suelen desecharse antes del consumo.

El otro nivel de regulación de la producción es el que proviene de la organización de las poblaciones de especies en redes o sistemas tróficos. Para Heal y Maclean (1980), en prácticamente todos los ecosistemas existen dos sistemas tróficos: un sistema de herbívoros, basado en el tejido autótrofo vivo y un sistema de sapróvoros basado en la materia orgánica muerta (Figura 8). Ambos sistemas corresponden aproximadamente a una división de organismos que viven sobre y bajo el suelo, pero que se confunden de maneras diversas (e.g., invertebrados que se alimentan de raíces y rizomas que, junto con los sapróvoros y los microbívoros, mantienen a las poblaciones de carnívoros del suelo). Las larvas de insectos sapróvoros emergen del suelo en su forma adulta y son presa de depredadores que moran sobre el suelo.

Así, la primera diferencia importante que distingue los dos sistemas consiste en que el sistema de los herbívoros es biófago en su base; los acontecimientos que tienen lugar dentro del sistema pueden interactuar con la tasa de energía en el interior del sistema y modificarla, como en los pastos sometidos al sobrepastoreo. El sistema de los sapróvoros es saprófago en su base, sin efecto directo sobre la tasa a la que entra la energía en el sistema, aunque pueden existir efectos indirectos sobre la productividad primaria. La segunda diferencia conceptual importante reside en las rutas de transferencia de energía dentro de y a través de los dos sistemas tróficos. En el sistema de los herbívoros, la energía contenida en las moléculas orgánicas tiene dos posibles destinos: puede ser respirada con liberación de CO_2 y energía radiante, o bien puede pasar al sistema de los sapróvoros. Lo último ocurre cuando se obtiene el alimento pero no se consume, se consume pero

no se asimila o cuando los organismos sufren mortalidad no debida a los depredadores.

Además, una consideración importante, hasta ahora ignorada, es la cantidad de energía que pasa a través de la cadena alimenticia de detritus. Normalmente más del 90 % de la producción primaria neta es consumida por consumidores de detritus más bien que por herbívoros (Figura 8). Las actividades de los consumidores de detritus son, sin embargo, pobremente entendidas, aunque es bien conocido que las bacterias y organismos similares son dependientes en gran parte de la humedad del medio ambiente para su actividad normal.

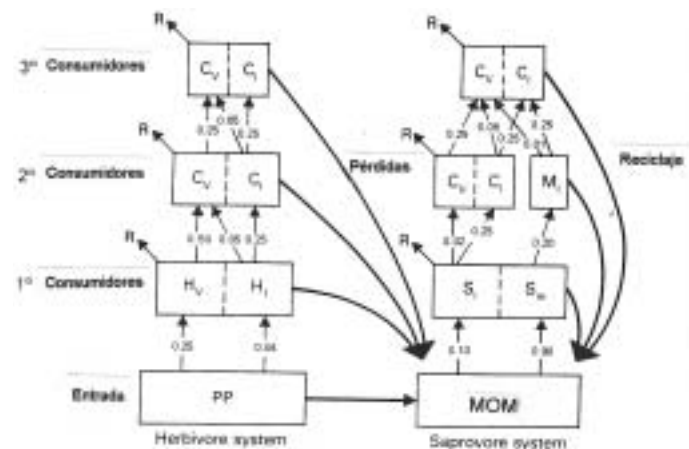


Figura 8. Estructura trófica generalizada para ecosistemas terrestres, y eficiencias de consumo utilizadas en el cálculo de la productividad heterotrófica en praderas. Materia orgánica muerta (MOM) sobre el sistema de los herbívoros que consumen la producción primaria (PP). H= herbívoro, S= sapróvoro, M= microbio, C= carnívoro, V= vertebrado, I= invertebrado, R= respiración. Los números entre niveles se refieren a la eficiencia para transferir al nivel superior siguiente (Heal y MacLean, 1980).

Heal y MacLean (1980) cuantificaron la importancia relativa de una cadena alimenticia en una comunidad de sapróvoros, o el consumo de materia orgánica muerta, con relación a la cadena alimenticia de los herbívoros, o el consumo de tejidos vegetales vivos. Se calcula que el consumo de la producción primaria anual neta en un ecosistema de pastizales, pasa a través de las dos cadenas en proporciones muy diferentes (Cuadro 3). Las principales variaciones en el patrón de la producción heterotrófica en diferentes ecosistemas no son obvias, con excepción de la producción de los herbívoros vertebrados en áreas de pastizales y sin pastizales, sin embargo, la producción heterotrófica probablemente sigue a la productividad primaria.

A la luz de la discusión anterior, ¿Qué es la productividad de plantas y animales en un ecosistema desértico? Aunque bajos, los valores para un desierto no son los más bajos que se han determinado (Cuadro 4).

CUADRO 3. Porcentaje de producción primaria neta que pasa a través de la cadena alimenticia de herbívoros y sápróvoros (Heal y Maclean, 1980).

Actividad	Herbívoros (%)	Sápróvoros (%)
Ingestión	15.2	84.8
Egestión*	42.9	57.1
Respiración	13.5	86.5
Producción	1.6	98.4

*Eliminación de materiales alimenticios que no pueden ser digeridos o asimilados por un animal.

En la zona árida, Noy-Meir (1973) concluye que el promedio anual neto de la producción primaria sobre el terreno, varía entre 100 y 400 g·m⁻² para comunidades áridas y entre 250 y 1,000 g·m⁻² para comunidades semiáridas. Le Houérou (1979) proporciona valores más específicos relacionados con la precipitación para el Sahara (Cuadro 5), mientras que Seely (1978) midió un incremento lineal en la producción relacionado con la lluvia, de 0.75 a 49.92 g·m⁻² para 18 a 98 mm de lluvia. Esa precipitación puede usarse para predecir la producción primaria neta, en el aspecto de que todos los otros posibles

factores que afectan el crecimiento de la planta, nuevamente acentúan la importancia del agua en los ambientes áridos.

El consumo de la producción primaria, así como de los organismos en los niveles tróficos superiores, bien puede ser controlado por la disponibilidad de agua en el alimento, de la misma forma en la que el agua se bebe libremente, mediante el balance del consumidor (Noy-Meir, 1973). Así, se esperaría que la cantidad de producción primaria consumida en los desiertos fuera aún menor que en los ambientes donde el agua se encuentra libremente disponible y que este consumo pudiera estar restringido a breves períodos después de la lluvia.

Sin embargo, aunque las precipitaciones escasas asociadas con altas tasas de evaporación y pérdida por drenaje parecen dejar poca agua en el suelo, la cantidad disponible para el crecimiento vegetal varía considerablemente con la profundidad. La superficie de los suelos se seca muy rápido, y el crecimiento de las plantas efímeras normalmente se ve limitado a escasas semanas. Las especies con raíces más profundas aseguran el agua para períodos más largos, pero también podrían entrar en

CUADRO 4. Producción primaria neta y cultivos establecidos de los principales tipos de vegetación (Heal y Maclean, 1980).

Vegetación	Producción primaria neta (peso seco en g·m ⁻² ·año ⁻¹)	Cultivo establecido (g·m ⁻²)	Partes verdes de la biomasa total (%)
Tundras árticas	100	500	15
Tundras de arbustos pequeños	250	2,800	11
Bosques de abetos			
Taiga del norte	450	10,000	8
Taiga media	700	26,000	6
Taiga del sur	850	33,000	6
Bosque de hayas	1,300	37,000	1
Bosque de robles	900	40,000	1
Estepas			
Templada	120	2,500	18
Seca	420	1,000	15
Desiertos			
Semi arbustos pequeños	122	430	3
Subtropicales	50	600	3
Bosques subtropicales	2,450	41,000	3
Sabanas secas	730	2,680	11
Sabanas	1,200	6,660	12
Bosque tropical lluvioso	3,250	50,000	8
Pantanos de <i>Sphagnum</i> con bosque	340	3,700	41
Manglares	930	12,730	6
Océano abierto	125	3	—
Arrecifes continentales	350	10	—
Tierra agrícola	650	1 000	—

CUADRO 5. Producción primaria en áreas áridas y semiáridas del Sahara (Le Houérou, 1979).

Región	Precipitación media anual (mm)	Producción (kg·ha ⁻¹)
Semiárida	300-400	800-1,000
	200-300	400- 500
	100-200	200- 400
Árida	50-100	100-200 (extremo 0-600)
	20-50	~ 500 (10 año ⁻¹)
	0-20	~ 0

latencia en periodos de estrés. Alguna investigación considera que el mínimo de precipitación que se requiere para cualquier crecimiento vegetal debe de oscilar entre 25-75 mm·año⁻¹. En desiertos de Norte América se estimó que es necesaria la precipitación de cuando menos 15 mm·año⁻¹ para el crecimiento de anuales y de 38 mm·año⁻¹ para las plantas perennes. Una vez rebasada tal cantidad, las estimaciones de la eficiencia del uso de agua sugieren, incrementos en la producción a tasas que varían de 0.2 hasta 2 g·m⁻²·mm⁻¹ (Hadley y Szarek, 1981).

La productividad anual de las plantas perennes cuenta inicialmente para una proporción alta de la biomasa en un sitio, pero como las especies persisten de año en año su contribución anual a la cosecha, decrece progresivamente en la medida que el grupo envejece. La producción promedio anual de la biomasa de la parte aérea, es equivalente al 20-40 % de la biomasa en pie de los perennes caducifolios, comparada con el 10-20 % de las especies perennifolias. En desiertos fríos, el crecimiento del nuevo vástago puede ser de sólo el 5 % de la biomasa total del vegetal. En estos, la biomasa se concentra bajo tierra y las proporciones raíz/vástago son comparativamente altas. Ese no es el caso para todas las especies desérticas. Noy-Meir (1973), reporta promedios de relaciones raíz/vástago de 0.2-0.5 % para anuales de desierto, y se han observado valores tan bajos como 0.13 % por otros investigadores. Para muchas perennes de desiertos cálidos esas proporciones son menores a 1 %.

Así, la producción anual en las regiones áridas es normalmente muy baja pero es además extremadamente variable, de acuerdo a la naturaleza de la cobertura vegetal y la cantidad de lluvia en cualquier estación. La producción promedio en el Norte de África varía de casi nada hasta 1200 kg·ha⁻¹ al año, dependiendo de la cantidad de lluvia. Las laderas inferiores de las cuencas son generalmente más productivas que cualquier otro sitio topográfico y la producción anual puede aumentar considerablemente en sitios húmedos tales como depresiones de drenaje y vados donde el agua persiste por algún tiempo (Le Houérou, 1986).

En síntesis, se puede decir que la producción heterotrófica anual es función de: i.- la entrada a partir de la producción primaria; ii.- las eficiencias de consumo, asimilación y crecimiento de las poblaciones que son características de sus posiciones taxonómicas y tróficas; iii.- la organización de los heterótrofos en un sistema trófico de los herbívoros y otro de los sapróvoros. De este modo, la producción heterotrófica en un ecosistema es por tanto la consecuencia lógica de la combinación de estos factores (Heal y MacLean, 1980).

LITERATURA CITADA

- ALLEN, E. B. 1982. germination and competition of *Salsola kali* with native C₃ y C₄ species under three temperature regimes. *Bull. Torrey Bot. Club* 109: 39-46.
- BARNES, P. W.; HARRISON, A. T. 1982. Species distribution and community organization in a Nebraska Sandhills mixed prairie as influenced by plant/soil-water relationships. *Oecologia* 52: 192-201.
- BELL, K. L.; HIATT, H. D.; NILES, W. E. 1979. Seasonal changes in biomass allocation in eight winter annuals of the Mojave Desert. *J. Ecol.*, 67: 781-787.
- EVANS, D. D.; THAMES, J. L. 1981. Water in desert ecosystems. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- GRODZINSKI, W.; WUNDER, J. 1975. Ecological energetics of small mammals. En: *Small mammals: their productivity and population dynamics*. F. B. Golley, *et al.* (eds.). Cambridge University Press. Cambridge: 173-204.
- HADLEY, N. F.; SZAREK, S. R. 1981. Productivity of desert ecosystems. *BioScience* 31:747-753.
- HEAL, O. W.; MACLEAN, S. F. 1980. productividad comparada en los ecosistemas: productividad secundaria. En: *Conceptos unificadores en ecología*. Dobben, W. H. *et al.* (eds.). Editorial Blume, primera edición, Barcelona, España.
- KEMP, P. R. 1983. phenological patterns of Chihuahuan desert plants in relation to timing of water availability. *J. Ecol.* 71: 427-436.
- KORMONDI, E. J. 1975. *Conceptos de ecología*. Alianza Editorial, Madrid, España. Segunda edición.
- LE HOUÉROU, H. N. 1986. The desert and arid zones of Northern Africa. In: *Ecosystems of the World Vol. 12B. Hot Deserts and Arid Shrublands*. Evanari, M. *et al.* (eds). Elsevier, Amsterdam, pp. 101-47.
- LE HOUÉROU, H. N. 1979. Description and structure of arid ecosystems: North Africa. In: *Arid-land ecosystems: Structure, Functioning and Management Goodal et al.* (eds.), vol. 1. Cambridge, United Press.
- LOUW, G. N.; SEELY, M. K. 1982. *Ecology of desert organisms*. Longman Group Limited, Longman House. Burnt Mill, Harlow, Essex, U. K.
- LUDWIG, J. A. 1986. Primary production variability desert ecosystems. In: *Pattern and Process in Desert Ecosystems*, Whitford, W. G. (edit.). University of New Mexico Press, Albuquerque New Mexico, pp. 5-18.
- MACMAHON, J. A. 1979. Description and structure of arid ecosystems: North America. In: *Arid-land ecosystems: Structure, Functioning and Management Goodal et al.* (eds.), vol. 1. Cambridge, United Press.

- MOONEY, H. A. 1972. The carbon balance of plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 315-346.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert Ecosystems: environments and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 25-51.
- PITELKA, L. F. 1977. energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus*: Leguminosae). *Ecology*, 58: 1055-1065.
- RICKLEFS, R. E. 1973. *Ecology*. Nelson, London, U. K.
- RUTHERFORD, M. C. 1980. Annual plant production-precipitation relations in arid and semi-arid regions. *S. Afr. J. Sci.*, 76: 53-56.
- SAUER, R. H.; URESK, D. W. 1976. Phenology of steppe plants in wet and dry years. *Northwest Sci.* 50: 133-139.
- SCHULZE, E. D.; ZIEGLER, H.; STICHLER, W. 1976. Environmental control of Cassulacean Acid Metabolism in *Welwitschia mirabilis* Hook fil. In its range of natural distribution in the Namib Desert. *Oecologia*, 24: 323-334.
- SEELY, M. K. 1978. Grassland productivity: the desert end of the curve. *S. Afr. J. Sci.*, 74, 295-297.
- SEELY, M. K.; LOUW, G. N. 1980. First approximation of the effects of rainfall on the ecology and energetics of a Namib Desert dune ecosystem. *J. Arid Environments* 3: 25-54.
- SYVERSTEN, J. P.; NICKELL, G. L.; SPELLENBERG, R. W.; CUNNINGHAM, G. L. 1976. Carbon reduction pathways and standing crop in three Chihuahuan desert plant communities. *The Southwestern Naturalist*, 21: 311-320.
- SZAREK, S. R. 1979. Primary production in fourth North American deserts: indices of efficiency. *J. Arid Environments*, 2: 311-320.
- TEERI, J. A.; STOWE, L. G. 1976. Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America: *Oecologia* 23: 1-12.
- TING, I. P.; JOHNSON, H.; SZAREK, S. 1972. net CO₂ fixation in CAM plants. In: *Net CO₂ Assimilation in Higher Plants*, C. C. Black (ed.). Symposium of the southern section of the American Society of Plant Physiologists, Cotton Inc., N. C.
- WEBB, R. H.; STEIGER, J. W.; TURNER, R. M. 1987. Dynamics of Mojave Desert shrub assemblages in the Panamint Mountains, California. *Ecology* 68: 478-490.