

namiento o la naturaleza dinámica de éste. Por medio de la simulación por computadora, cada componente cambia, en la misma dirección con el mismo grado, indefinidamente. Debido a que se están usando grados promedio, el sistema que se ha delimitado no puede responder al cambio con los cambios en los grados.

Esta respuesta es la que caracteriza al ecosistema del mundo real que se desea simular. Por ejemplo, si la estación de crecimiento es excesivamente seca, los grados de transferencia de calcio del mantillo al suelo y de éste a las plantas se verán marcadamente reducidos, y la salida del sistema será sustancialmente diferente del promedio estimado. Así, el uso de un grado promedio (un simple número) más que un grado variable (una función matemática) correspondiente a los cambios en los factores del medio ambiente, destruye las propiedades dinámicas del sistema.

Smith (1970) describe lo que es necesario de la siguiente manera:

*Resulta, de hecho, que el nuevo problema tiene un grado de magnitud más complejo que la estimación de los promedios. En particular, los grados deben ser expresados como funciones del sistema y no simplemente como números, si deseamos aprender algo acerca del sistema. Cada grado de transferencia,  $y_{ij}$ , y cada salida,  $z_i$ , es un juego de funciones, una ecuación, que relaciona el grado de todos estos factores causales directos que lo gobiernan. Es solamente en este momento en el que podemos predecir como cambiará cada grado si el sistema es modificado. Además, si todos éstos son combinados en la computadora, podemos predecir cómo responderá el sistema al cambio. Esta es la única forma en que podemos descubrir cómo opera el ecosistema.*

Este desarrollo significa que se debe realizar una gran cantidad de investigaciones experimentales de los elementos relevantes del sistema y de su fi-

TABLA 18.3

Representaciones adicionales necesarias para la especificación de las relaciones funcionales en un ecosistema de  $n$  componentes

Componente	Atributos de los componentes (lista abierta)					
1	$w_{11}$	$w_{12}$	$w_{13}$	•	•	•
2	$w_{21}$	$w_{22}$	•	•	•	
3	$w_{31}$	$w_{32}$	$w_{33}$	$w_{34}$	•	•
•						
•						
•						
$n$	$w_{n1}$	$w_{n2}$	$w_{n3}$	•	•	•

Fuente: Smith, 1970.

Atributos externos (es decir, clima, erosión, lista abierta):  $A_1, A_2, A_3, A_4$ , etcétera.

siología ecológica. La determinación de los grados como juegos de funciones requiere la estimación de muchos parámetros además de las cantidades y grados de transferencia de calcio. En forma simplificada, pueden ser ordenadas como se muestra en la Tabla 18.3. Además de  $x_i, a_i$  e  $y_i$ , normalmente se necesitan, para cada componente, propiedades o atributos adicionales. Estos  $w_{ij}$  pueden incluir el tamaño promedio, la edad y el número de individuos para un componente, la distribución en el espacio, el hábito de crecimiento, etc. Como con los  $y_{ij}$  y los  $z_i$  puede haber distintos juegos de funciones. Además es necesario incorporar las condiciones de los insumos adicionales ( $A_i$ ) al sistema, mostrado en la parte inferior de la Tabla 18.3. Hay variables externas o variables de conducción tales como los factores climáticos y estacionales que afectan el sistema globalmente. Estos y las afluencias,  $a_i$ , son variables controladas externamente que influyen el sistema pero no son afectados por él. Los grados  $y_{ij}$  y  $z_i$ , denominadas variables de estado, determinan los procesos del sistema que pueden ser funciones, tanto de las variables externas como de cualquiera o todas las otras variables y grados que han estado presentes.

El objetivo inmediato de los investigadores de sistemas es encontrar las funciones matemáticas apropiadas para definir el efecto de las variables externas y para las relaciones entre las variables internas. La fase inicial de la determinación del modelo del sistema se puede realizar una vez desarrollado un conjunto satisfactorio de estas funciones.

La validez del modelo puede ser confirmada comenzando con una distribución inicial de las variables,  $x_i$ , y un programa en función del tiempo de las variables de insumo ( $A_i$  y  $a_i$ ), comparando luego las cantidades de componentes predichas por la computadora con las observaciones en el campo. Esta es la fase de validación del sistema de procedimiento y el interés primario descansa en cómo imita el modelo de salidas al sistema real. Para obtener una mayor fidelidad con el sistema real se requiere un proceso de aproximación sucesiva, con el modelo progresivamente cambiado hasta que se logra la exactitud deseada.

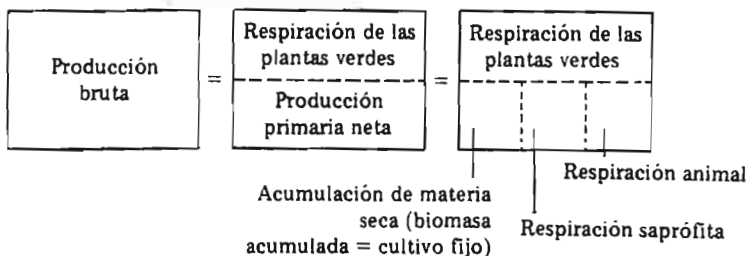
Los efectos en el sistema de un tratamiento, como puede ser la fertilización, pueden ser simulados incrementando la salida de nutrientes minerales en el programa computarizado. Los resultados pueden ser comparados con las pruebas en el campo y a partir de esto realizar nuevos ajustes en el modelo, si es necesario. Una vez que se ha construido un modelo satisfactorio, se vuelve una herramienta muy eficaz de manejo para predecir los efectos de los tratamientos. Al mismo tiempo, aumenta los conocimientos biológicos y generales del sistema permitiendo así una comprensión de determinadas porciones de un ecosistema. O'Neill (1975) y Wiegert (1975) realizaron revisiones generales de la formulación de un modelo.

## PRODUCTIVIDAD

La mayor contribución de la investigación sobre los sistemas ecológicos es la determinación de los procesos funcionales de los bosques, como la fotosíntesis, la respiración y el ciclo del agua; el del carbono y el de los nutrientes, y el efecto de estos procesos sobre la productividad forestal (Ovington, 1962). La

mayor parte de los bosques del mundo, con cada vez menos excepciones, están modificados por los seres humanos debido al manejo o a una mala administración. Por lo tanto, los procesos forestales deben ser entendidos en detalle para predecir no sólo la producción sino los otros efectos potenciales de las administraciones. El primer paso, al estudiar cómo se relacionan los procesos con la productividad, es esencialmente un inventario de los niveles de materia seca ( $\text{g m}^{-2}$ ) en cada componente del ecosistema. El aspecto más extensamente estudiado de los ecosistemas forestales dentro del contexto de los sistemas ha sido el flujo de energía en la fotosintetización, su división en producción de materia seca de las plantas y flujo de energía a través de la cadena alimenticia de los consumidores y los degradadores. Los estudios de producción, aunque no corrientemente aplicables en la estimación de la calidad de la localización, proveen formas de caracterizar y comparar comunidades forestales y también aportan estimaciones brutas de la productividad promedio de los sectores importantes de la tierra. En este momento se pueden encontrar análisis generales de la historia, los métodos y los patrones de productividad de los ecosistemas mundiales (Lieth y Whittaker, 1975; Reichle *et al.*, 1975). En esta sección se considera la terminología de la producción y los ejemplos de los atributos de productividad de muchas comunidades forestales.

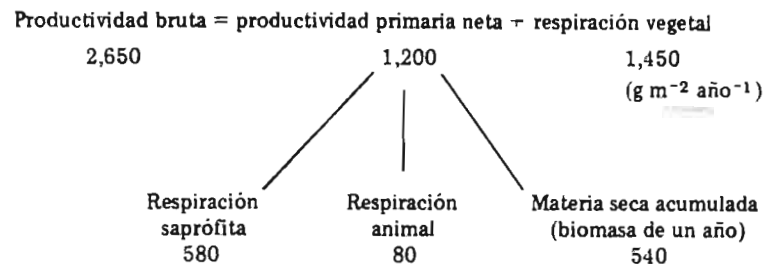
Una pequeña parte de la energía radiante alcanza la superficie terrestre, alrededor del 2 por ciento, y es convertida por las plantas verdes en energía química por medio de la fotosíntesis; se denomina producción primaria bruta. Esta producción bruta puede ser utilizada en la formación de los tejidos vegetales (biomasa) o usada en la respiración. Así, la producción primaria bruta menos la respiración de las plantas verdes (los productores primarios) determina una biomasa denominada producción primaria neta. La energía utilizada en la producción primaria neta puede dividirse en muchas alternativas. Una porción es acumulada en la comunidad como tejidos vegetales y animales (acumulación de biomasa) y parte es usada en la respiración de los animales y las plantas que consumen a las plantas verdes. Estas relaciones se observan claramente cuando se diagraman:



La productividad puede ser expresada como una cantidad para un período determinado o una cantidad por unidad de tiempo (grado), normalmente un año. La energía o materia seca en las plantas que queda después de sustraer

la respiración vegetal por unidad de área y tiempo, es productividad primaria neta que puede ser expresada como energía ( $\text{cal cm}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) materia orgánica seca ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ). Los equivalentes de energía de la producción de materia seca están basados en las medidas de bomba calorimétrica para los diferentes tejidos.

Los tejidos vegetales de la tierra promedian alrededor de 4.25 Kcal por gramo seco. Por ejemplo, se estimó la productividad de un bosque de encino-nogal sobre Long Island, Nueva York (Whittaker y Woodwell, 1969) y se dividió de la siguiente manera:



La mayor parte de la productividad bruta y menos de la mitad de la productividad primaria neta se utiliza en el metabolismo del ecosistema y sólo el 20 por ciento de la productividad bruta permanece en el cultivo fijo de los árboles, plantas del sotobosque y animales.

La biomasa, que es el peso de todos los organismos (expresado normalmente en contenido de materia seca), por unidad de área en un ecosistema en un momento determinado, se denomina cultivo fijo. En una comunidad forestal, el cultivo fijo es la biomasa acumulada en el momento de medirse, mientras que la productividad primaria neta es sólo una fracción de ésta, la cantidad de materia seca producida en un período determinado de tiempo, normalmente un año. Por ejemplo, el cultivo fijo por hectárea en un bosque de palo rojo de 1,500 años puede ser muy grande comparado con su productividad presente neta por año. Un ecosistema sobre una localidad de 15 años, con álamo del este de rápido crecimiento, sin embargo, puede representar sólo una fracción de la biomasa del ecosistema del palo rojo, pero a su vez, una productividad primaria neta muchas veces superior a la del sistema. La relación de cultivos fijos con la productividad primaria neta, que se puede definir también como la relación de acumulación de biomasa, es normalmente inferior en las localidades jóvenes de rápido crecimiento, donde la mayor parte de la energía se usa para el crecimiento. Es mayor en localidades antiguas, donde la mayor parte de la energía se utiliza para mantener la alta biomasa existente.

Los consumidores (herbívoros y carnívoros) que se alimentan directa o indirectamente de los productores primarios crean una producción secundaria (Figura 18.5). A medida que la energía fluye o es transportada rápida-

mente de un nivel trófico a otro, del productor primario al herbívoro y de éste al carnívoro, la energía se pierde y la producción disminuye. Los herbívoros de una comunidad forestal utilizan realmente sólo una pequeña parte de la producción bruta total de las plantas verdes. Parte de esta producción es utilizada en la respiración de los productores primarios y la mayor parte del material, simplemente no se encuentra disponible en las raíces, el tallo leñoso, la corteza y las ramas. Incluso gran parte de las hojas, los brotes, los frutos y las semillas disponibles pueden tener una calidad que no es aceptable para los mamíferos, los pájaros y los insectos. Similarmente, en el siguiente nivel trófico, la producción secundaria de los carnívoros es sustancialmente menor que la de los herbívoros. De esta forma, la energía que entra en el sistema se disipa al medio ambiente por la respiración y la actividad biológica, y debe ser constantemente reabastecida de la fuente de radiación externa.

La producción secundaria puede ser significativa en un ecosistema de tierras de pastoreo o acuático, donde el grupo herbívoro-carnívoro (cadena de apacentamiento) se encuentra bien desarrollado. Sin embargo, en los ecosistemas forestales, especialmente las plantaciones, la descomposición del mantillo y los degradadores son fuentes primarias de disipación de la energía.

La Figura 18.6 ilustra la partición de la energía en una plantación joven de pino silvestre. En un período de 18 años, la mayor parte de la producción neta fue almacenada en los árboles o el mantillo, o bien fue descompuesta por los organismos del suelo. En vez de pasar de los herbívoros a los carnívoros, gran parte de la energía de la producción neta fue recolectada por el hombre.

Las recopilaciones de los datos de la biomasa de cultivo fijo y productividad primaria neta (Art y Marks, 1971; Newbould, 1967; Ovington, 1962, Rodin y Bazilevich, 1968) muestran una productividad creciente frente a un aumento

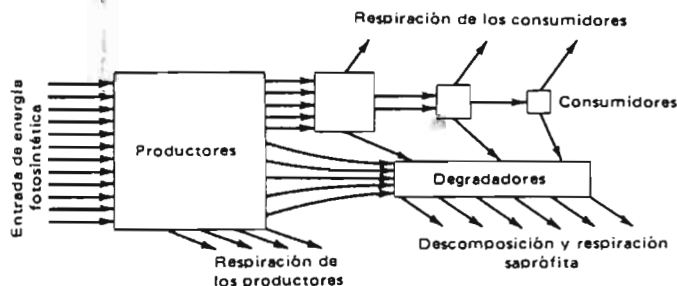


Figura 18.5

Flujo de energía en una comunidad natural. En una comunidad estable la absorción de energía fotosintética (a la izquierda) y la disipación de la energía que regresa al medio ambiente (a la derecha) se encuentran en balance. La circulación de energía de los componentes orgánicos dentro de la comunidad permanece constante. (Según Whittaker, 1975. Reimpreso con autorización de Macmillan Publishing Co., Inc. de *Communities and Ecosystems* de Robert H. Whittaker; Copyright 1975, Robert H. Whittaker)

de la radiación (de las áreas árticas a las tropicales) y una disminución del nivel y el incremento de la humedad. La estimación de productividad permite una comparación muy general de los ecosistemas de varias clases (Tabla 18.4). Las estimaciones deben observarse con cuidado. Por ejemplo, parecería que los bosques de climas templados son casi dos veces más productivos que las tierras cultivadas si se considera su productividad primaria neta (Tabla 18.4). Sin embargo, esto no indica necesariamente que la tierra forestal sea más fértil que la tierra cultivada o que los bosques sean más eficientes para producir materia orgánica. Realmente, estas productividades no son completamente comparables ya que la de los cultivos agrícolas está basada, lógicamente, sobre las plantas que utilizan sólo parte de una estación de crecimiento, mientras que la producción anual de los bosques se basa en un stock de crecimiento que puede tener 30, 50 o más de 100 años de biomasa acumulada. En la Tabla 18.4, por ejemplo, la biomasa media acumulada en los bosques de climas templados de árboles de hojas perennes y caducas es de 38 veces la de la tierra cultivada.

El cultivo fijo no es una medida de la productividad potencial de la localización.

La biomasa del tallo se acumula año tras año, y se convierte en una parte cada vez mayor de la biomasa total de la comunidad. El cambio de la biomasa con el tiempo en una localidad natural de encinos y pino de brea (Figura 18.7) ilustra el incremento en peso seco de los árboles y la declinación de la biomasa de arbustos del monte bajo a medida que los árboles se vuelven dominantes.

Las comparaciones de comunidad o localidades de biomasa deben también tomar en cuenta la densidad de la localidad y su desarrollo, además de

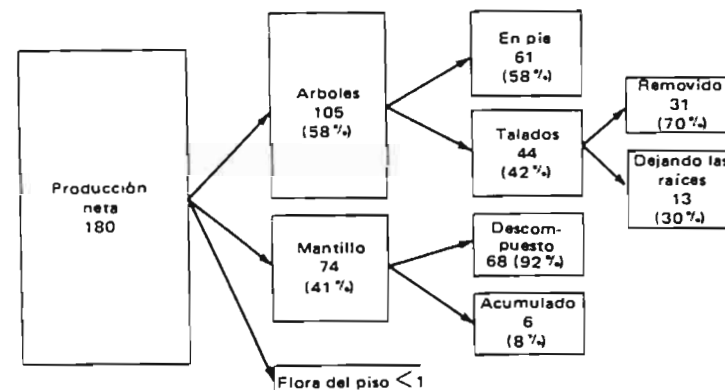


Figura 18.6

Flujo de energía en una plantación de pino silvestre (*Pinus sylvestris*) de 18 años, en 10<sup>7</sup> kilocalorías por hectárea. (Basada sobre datos de Ovington, 1962; según Kormondy, 1969. Con autorización de Advances in Ecological Research 1:103-192; Copyright Academic Press Inc., Londres, Ltd.)

TABLA 18.4  
Producción primaria neta y biomasa vegetal para los ecosistemas importantes de la superficie terrestre

Tipo de ecosistema	Área* (10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup> )	Productividad primaria neta por unidad de área <sup>b</sup> (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	Producción primaria neta mundial (10 <sup>9</sup> T año <sup>-1</sup> )	Biomasa por unidad de área <sup>c</sup> (kg m <sup>-2</sup> )	Biomasa mundial <sup>c</sup> (10 <sup>9</sup> T)
Bosque tropical lluvioso	17.0	1,000 - 3,500	2,200	37.4	765
Bosque tropical estacional	7.5	1,000 - 2,500	1,600	12.0	260
Bosque templado de follaje perenne	5.0	600 - 2,500	1,300	6.5	175
Bosque templado de follaje caduco	7.0	600 - 2,500	1,200	8.4	210
Bosque boreal	12.0	400 - 2,000	800	9.6	240
Tierras forestales y arbustivas	8.5	250 - 1,200	700	6.0	60
Sabana	15.0	200 - 2,000	900	13.5	60
Tierras templadas de pastoreo	9.0	200 - 1,500	600	5.4	14
Tundra alpina	8.0	10 - 400	140	1.1	5
Monte bajo desértico y semidesértico	18.0	10 - 250	90	1.6	13
Extremadamente desértico, rocoso, arenoso y helado	24.0	0 - 10	3	0.07	0.5
Tierras cultivadas	14.0	100 - 3,500	650	9.1	14
Pantanos y ciénagas	2.0	800 - 3,500	2,000	4.0	30
Lagos y corrientes	2.0	100 - 1,500	250	0.5	0.05
Continental total	149		773	115	1,837
Mar abierto	332.0	2 - 400	125	41.5	1.0
Zonas ascendentes	0.4	400 - 1,000	500	0.2	0.008
Pratiforma continental	26.6	200 - 600	360	9.6	0.27
Arrecifes y lechos de algas	0.6	500 - 4,000	2,500	1.6	1.2
Estuarios	1.4	200 - 3,500	1,500	2.1	1.4
Marino total	361		152	55.0	3.9
Total	510		333	170	3.6

Fuente: Whittaker, 1975. Reimpreso con autorización de MacMillan Publishing Co., Inc., de *Communities and Ecosystems* de Robert H. Whittaker. Copyright

a 1970, Robert H. Whittaker.

b Gramas por metro cuadrado x 0.01 = miligramos por metro cuadrado.

c Gramas por metro cuadrado x 0.01 = miligramos por metro cuadrado.

d Toneladas métricas (10<sup>3</sup> kg) x 1.1023 = toneladas cortas inglesas.e Kilogramos por metro cuadrado x 10 = T ha<sup>-1</sup> x 8.922 = 1 ba acre<sup>-1</sup> x 4.461 = toneladas cortas inglesas por acre.

la edad. Por ejemplo, se encontraron diferentes estimaciones de la biomasa para tres localidades con 100 años de pino retorcido de diferentes densidades y desarrollo temporal en el oeste de Alberta, Canadá (Tabla 18.5; Johnstone (1971). Las condiciones de la localización eran similares para todas las comunidades y la vegetación de la tierra era insignificante en las tres. La localidad 2 había sido raleada a los 70 años, pero no se conoce el peso seco del material removido. Un problema importante al utilizar la biomasa para comparar la productividad potencial de las comunidades forestales naturales sobre grandes áreas de Norteamérica, es que varían mucho sus densidades y sus desarrollos incluyendo, a menudo, cosechas, incendios, quemas, pastoreo o acción del viento.

La medida de la biomasa y de la productividad neta anual de los componentes vegetales del ecosistema es una tarea muy difícil. En una plantación de árboles de la misma edad se puede obtener una muestra de los árboles y de otra vegetación, y el peso seco por unidad de área de las raíces, los tallos, las ramas y las hojas, para determinar la biomasa de la comunidad existente. En una localidad de 70 años, la biomasa total dividida por 70 más las correcciones, tanto por la producción anual de las hojas, las flores y los frutos como la mortalidad de las raíces, el tallo y las ramas, darían una estimación de la

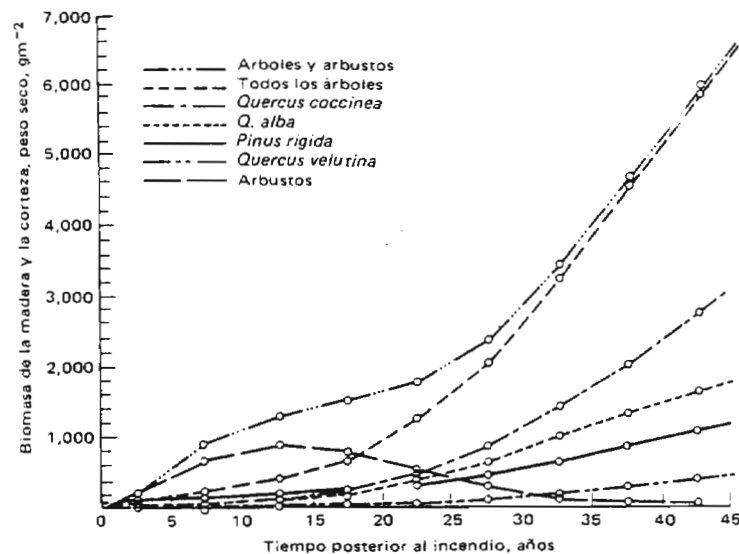


Figura 18.7

Acumulación de biomasa de la madera y la corteza en los árboles vivos sobre un suelo afectado por un incendio en los 45 años posteriores al mismo en el Bosque de Brookhaven, Long Island, Nueva York. (Según Whittaker y Woodwell, 1969)

TABLA 18.5

Atributos de la localidad y cultivo fijo de biomasa para tres localidades de 100 años de pino retorcido

	Localidad 1	Localidad 2 <sup>a</sup>	Localidad 3
Número de tallos vivos por hectárea	2,520	717	12,256
Diámetro medio (cm)	16.3	24.9	5.6
Altura media (m)	16.8	20.1	5.8
Volumen del tallo ( $m^3 ha^{-1}$ )	445	357	182
Peso seco (de las agujas, las ramas, el tallo y las raíces) ( $kg ha^{-1}$ )	271,900	221,680	111,750

Fuente: Johnstone, 1971.

<sup>a</sup>Habían sido raleadas.

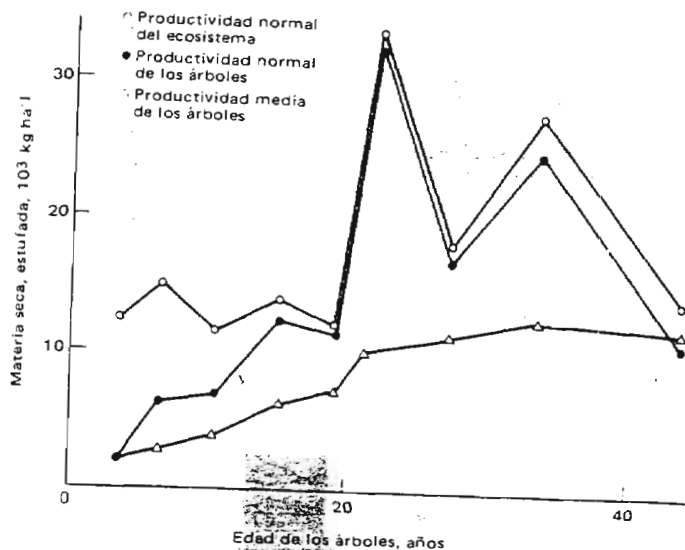


Figura 18.8

Producción neta anual de los árboles y el ecosistema (árboles + vegetación del sotobosque) en plantaciones de pino silvestre. (Según Ovington, 1962. Con autorización de Advances in Ecological Research 1:103-192; Copyright Academic Press Inc., Londres, Ltd.)

productividad neta promedio por año. En las comunidades forestales naturales que están compuestas por muchas especies de diferentes edades, se requieren muestreos y procedimientos de análisis complejos (Newbould, 1967; Whittaker, 1966; Whittaker y Woodwell, 1968; Whittaker y Marks, 1975) que son mejorados continuamente.

La productividad primaria neta cambia con la edad, probablemente en relación con la curva de incremento medio anual de la madera del tallo (Bruce y Schumacher, 1950) y por esto, como con el cultivo fijo, las comparaciones de la productividad neta de la comunidad deben considerar la edad.

En la Figura 18.8 se muestra el cambio en productividad neta en una plantación de pino silvestre en Inglaterra (Ovington, 1962). La productividad media de los árboles va aumentando y llega a un máximo alrededor de los 35 años, disminuyendo levemente después. La productividad normal de los árboles crece rápidamente hasta los 20 años, se mantiene durante varios años y declina rápidamente después de los 35 años. La vegetación del sotobosque hace su mayor contribución cuando la localización es joven y se pierde a medida que aumenta la dominancia arbórea (densa cubierta de una corona y mayor desarrollo de las raíces). En etapas posteriores, particularmente después de los 35 años, el raleado crea aberturas en la canopia que no está completamente cerrada, de tal manera que una cantidad adicional de luz y humedad se encuentra disponible para los niveles inferiores.

La productividad de una comunidad joven de encino-pino sobre una localización pobre en el centro de Long Island, Nueva York, que fue estudiada ampliamente por Whittaker y Woodwell (1968, 1969), la comparación con la cubierta forestal de árboles mixtos de madera dura en Tennessee y un bosque de crecimiento antiguo de abeto Douglas en Oregon (Tabla 18.6), ilustran varias formas en las cuales se pueden caracterizar los diferentes ecosistemas.

Pequeñas plantas de encino blanco, encino escarlata y encino negro, junto con pinos de breja diseminados dominan el bosque de Long Island. Estos crecen sobre suelos podzólicos bien drenados derivados de arenas y gravas arrastradas por el agua o el hielo. La comunidad es florísticamente simple, espacialmente homogénea y de pequeño tamaño. En contraste con ésta, la cubierta forestal es florísticamente rica y espacialmente heterogénea con árboles maduros de grandes dimensiones. La juventud y pequeño tamaño del bosque de pino-encino es una evidencia del bajo cultivo fijo de la biomasa, la alta proporción de la biomasa en las ramas, corteza y hojas, y la baja relación de acumulación de biomasa.

El bosque de crecimiento antiguo de abeto Douglas está caracterizado por una biomasa mayor que los otros bosques; una alta relación de acumulación de biomasa y, además, un alto grado de respiración (como se puede esperar para un bosque maduro).

La biomasa del sistema de raíces del bosque de encino-pino es alrededor de 2 veces y media la de la cubierta forestal (Whittaker y Woodwell, 1969) y es tan grande como la de los bosques más maduros. Los encinos y muchos árboles del bosque de encino-pino están adaptados a los incendios y los brotes que se encuentran en la localidad actual, provienen del sistema de raíces que sobrevivieron a un incendio de grandes proporciones en 1918. Las raíces