

El flujo de energía en los ecosistemas de bosques

Productividad Primaria Bruta, Productividad Primaria Neta, Productividad Secundaria y Productividad Neta en los ecosistemas forestales.

El consumo en el ecosistema, importancia de las vías tróficas de los detritos y de pastoreo en los bosques.

Organismos vivos y sus fuente de energía

- La radiación solar es la principal fuente de energía para la vida.
- La relación entre la radiación entrante y saliente en el planeta determina la energía disponible para impulsar el sistema climático de la Tierra.
- La energía solar es la mayor determinante de la fisiología, morfología, comportamiento e historia de vida de la mayoría de los organismos vivientes

Organismos vivos y sus fuente de energía

- La energía fijada por la fotosíntesis sustenta el crecimiento de las plantas y produce la materia orgánica que es consumida por los animales y microorganismos del suelo.
- La producción primaria determina la cantidad de energía disponible para sostener a todos los organismos, incluidos los humanos.

Los bosques y la productividad primaria

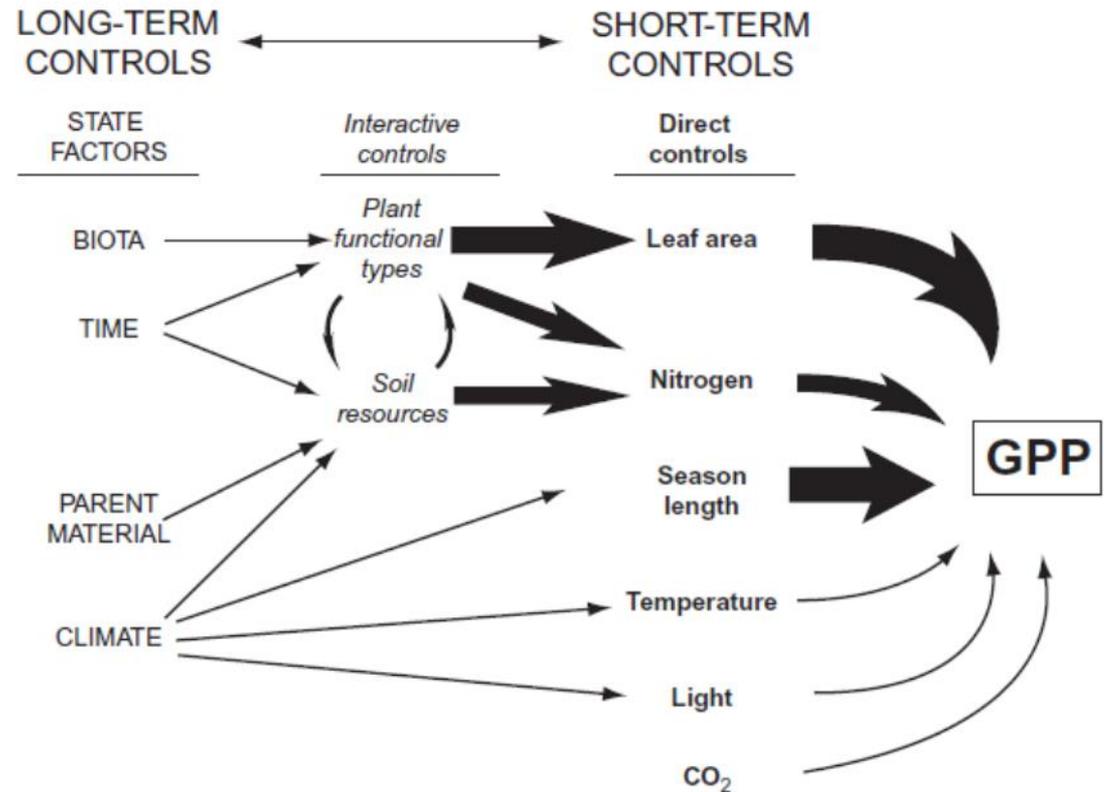
- Los bosques cubren 4.030 millones de hectáreas a nivel mundial,
- Ocupan aproximadamente el 30% de la superficie terrestre total de la Tierra.
- Representan el 80% de la biomasa vegetal total de la Tierra,
- contienen más carbono en biomasa y suelos que el almacenado en la atmósfera y
- el 75% de la producción primaria bruta terrestre (GPP).

Productividad primaria bruta (PPB)

La productividad primaria bruta de un ecosistema es la energía total fijada por fotosíntesis por las plantas en un tiempo dado. Es la suma de la fotosíntesis de todas las hojas medidas en la escala del ecosistema.

Por lo general, se integra en periodos de tiempo de días a un año (por ejemplo $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$).

Los principales factores que controlan la productividad primaria bruta (GPP) en los ecosistemas pueden ser directos (flechas gruesas) o indirectos o interactivos (flechas finas).



Productividad primaria bruta

PPB de bosques situados a varias latitudes en Europa, América del Norte y América del Sur, estimada como la suma de la productividad primaria neta más la respiración (calculada como el flujo de CO₂ medido en el canopeo de los bosques).

Tipo de bosque	Rango de PPB (g C m ² año ⁻¹)	PPB promedio (g C m ² año ⁻¹)
Bosque tropical lluvioso	3249	3249
Bosque templado caducifolio	1122-1507	1327
Bosque templado de coníferas	992-1924	1499
Bosque frío caducifolio	903-1165	1034
Bosque boreal de coníferas	723-1691	1019

Productividad primaria neta

- La productividad primaria neta (PPN) es la ganancia neta de carbono de la vegetación en un tiempo dado y es igual a la diferencia entre la productividad primaria bruta (PPB) y la respiración de las plantas.
- $PPN = PPB - R_{\text{planta}}$

La respiración de las plantas

- La respiración proporciona la energía para que una planta adquiera nutrientes y produzca y mantenga biomasa.
- A escala del ecosistema, la respiración de las plantas incluye la respiración mitocondrial de los órganos no fotosintéticos durante todo el día y la respiración de las hojas por la noche
- La respiración de la planta no es carbono "desperdiciado". Cumple la función esencial en las plantas de proporcionar energía para el crecimiento y el mantenimiento.

La respiración de las plantas

- Podemos separar la respiración total de la planta (R_{planta}) en tres componentes funcionales:
- $R_{\text{planta}} = R_{\text{crecimiento}} + R_{\text{mant}} + R_{\text{ion}}$
- Respiración de crecimiento ($R_{\text{crecimiento}}$).
- Respiración de mantenimiento (R_{mant}).
- Respiración para la absorción de iones (R_{ion}).

La respiración de las plantas

- **Respiración de crecimiento:** El crecimiento de tejido nuevo requiere biosíntesis de muchas clases de compuestos químicos, incluida la celulosa, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos.
- **Respiración de mantenimiento:** Todas las células vivas, incluso aquellas que no están creciendo activamente, requieren energía para mantener gradientes de iones a través de las membranas celulares y para reemplazar proteínas, membranas y otros componentes. La respiración de mantenimiento proporciona el ATP para estas funciones de mantenimiento y reparación.
- **El costo respiratorio total de la absorción de nutrientes** a través de las membranas es energéticamente costoso y puede representar del 25 al 50% de la respiración de las raíces. Varios factores hacen que este costo de absorción de iones difiera entre los ecosistemas.

Productividad primaria neta

PPN es definida como la totalidad de nueva materia orgánica producida durante un intervalo de tiempo.

Incluye:

- la formación de nueva biomasa por parte de las plantas,
- los compuestos orgánicos que son secretados por las raíces hacia el suelo (exudados de las raíces)
- El C transferido a microorganismos simbiotes tales como micorrizas y bacterias fijadoras de N
- La emisión de compuestos volátiles desde las hojas a la atmósfera

Productividad primaria neta

Las plantas **transfieren parte de su PPN** a través de varias vías:

- Por caída a la hojarasca
- la exudación de la raíz (la secreción de compuestos orgánicos solubles por las raíces en el suelo) y
- las transferencias de carbono a microbios que están asociados simbióticamente con las raíces (por ejemplo, micorrizas y bacterias fijadoras de nitrógeno).
- Los herbívoros también eliminan el carbono de las plantas a través del consumo.

Principales componentes de la Productividad Primaria Neta

Componentes de la Productividad Primaria Neta	% de la Productividad Primaria Neta
Nueva biomasa	40-70
Hojas y estructuras reproductivas	10-30
Crecimiento apical del fuste	0-10
Crecimiento secundario del fuste	0-30
Raíces nuevas	30-40
Secreciones de las raíces	20-40
Exudados de las raíces	10-30
Transferencia a micorrizas	10-30
Pérdidas por herbivoría y mortalidad	1-40
Emisiones volátiles	0-5

Productividad Primaria neta

Una gran proporción de la biomasa total está bajo tierra y, por lo tanto, está "fuera de nuestra vista". Por lo tanto, la información sobre la biomasa de raíces, su productividad y mortalidad son más difíciles de obtener que las mismas variables en la parte aérea de la vegetación. En promedio, la proporción las raíces finas representan, aproximadamente, entre el 22 y 28% de la biomasa total, según el tipo de bosques y entre el 39 y el 44% de la productividad primaria neta.

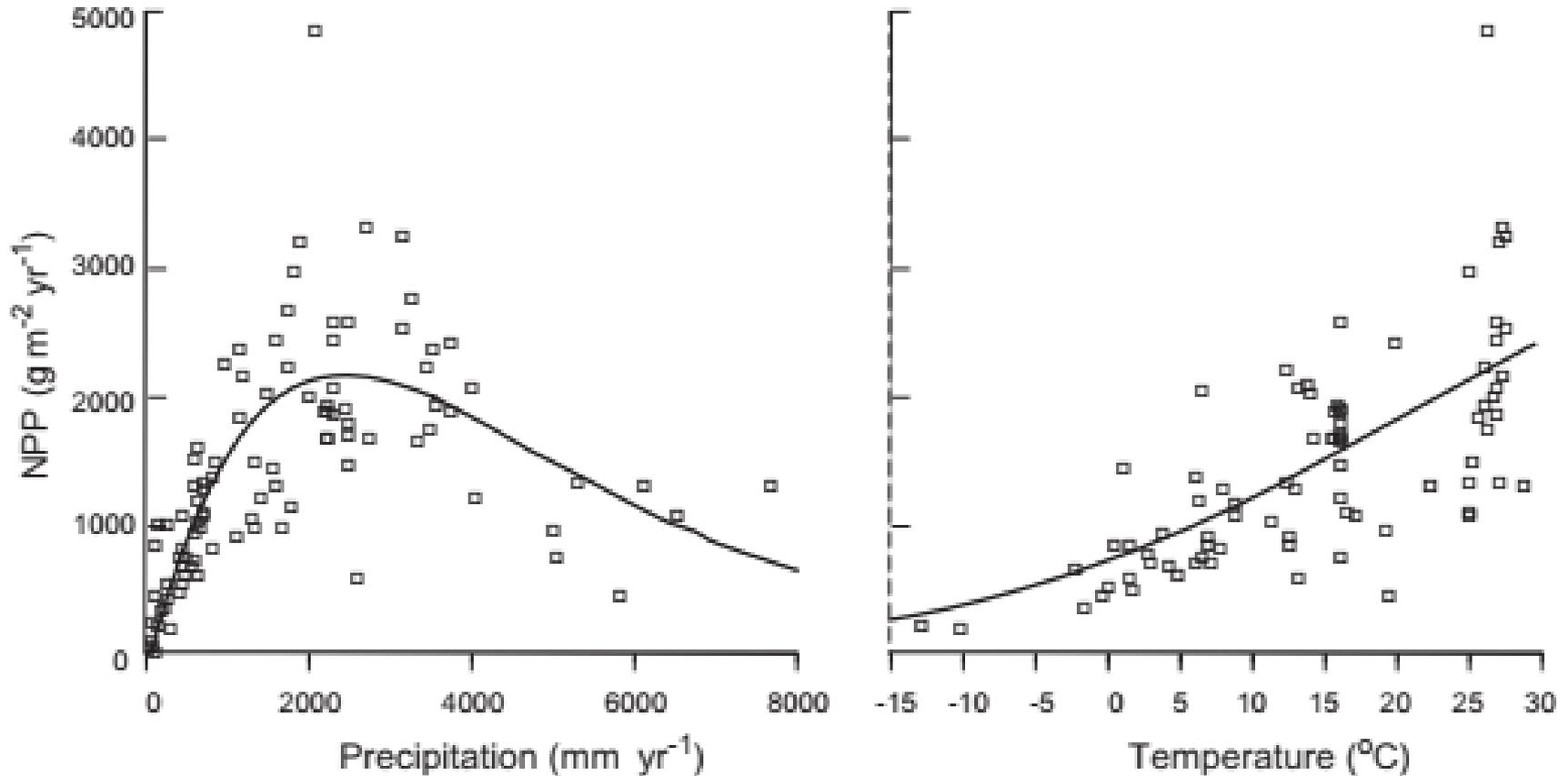
TABLE 6.3. Net primary production of the major biome types based on biomass harvests^a.

Biome	Aboveground NPP (g m ⁻² yr ⁻¹)	Belowground NPP (g m ⁻² yr ⁻¹)	Belowground NPP (% of total)	Total NPP (g m ⁻² yr ⁻¹)
Tropical forests	1400	1100	0.44	2500
Temperate forests	950	600	0.39	1550
Boreal forests	230	150	0.39	380
Mediterranean shrublands	500	500	0.50	1000
Tropical savannas and grasslands	540	540	0.50	1080
Temperate grasslands	250	500	0.67	750
Deserts	150	100	0.40	250
Arctic tundra	80	100	0.57	180
Crops	530	80	0.13	610

Productividad primaria neta de los biomas

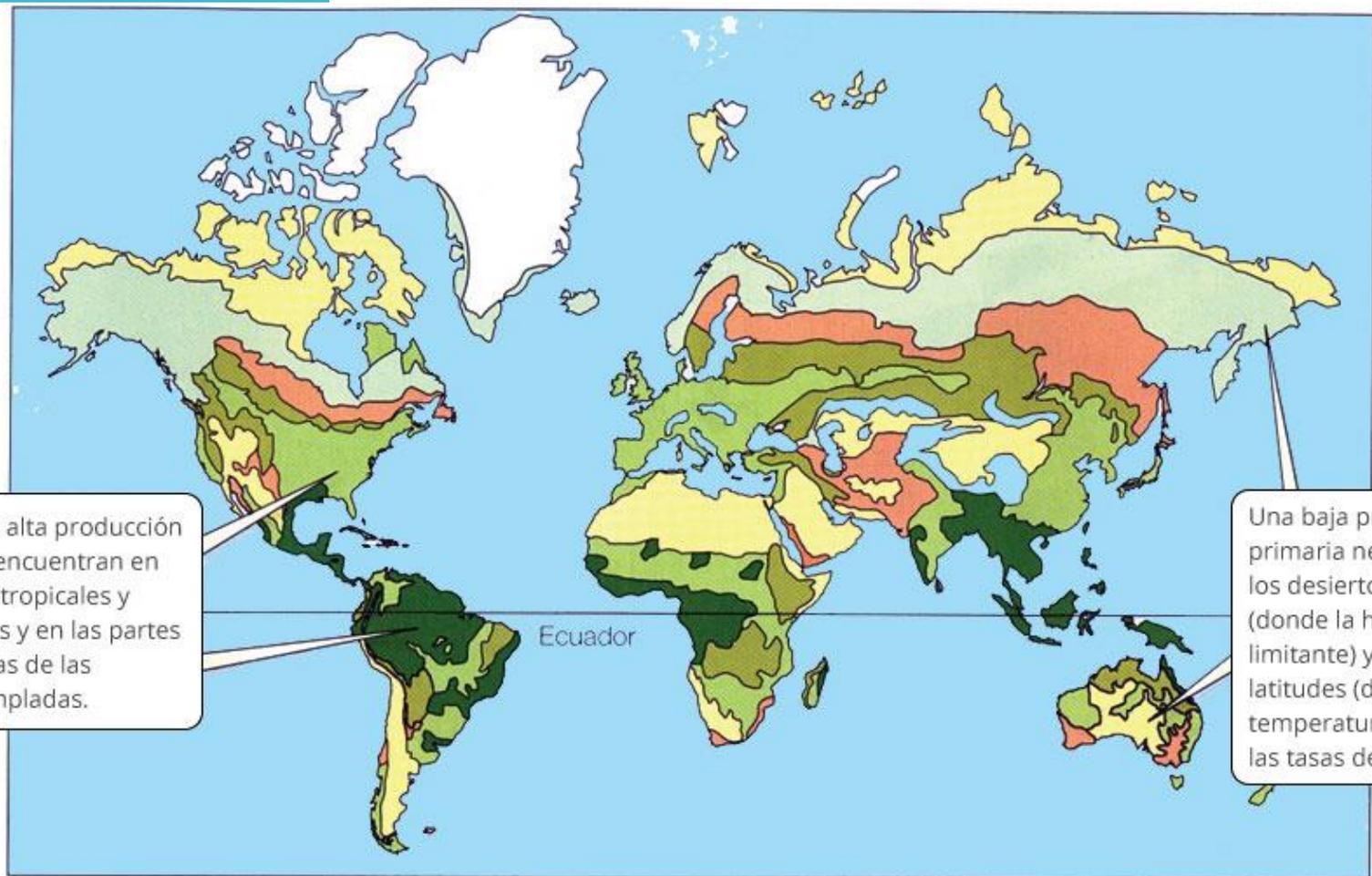
- A escala global, las mayores diferencias de la PPN entre los ecosistemas están asociadas con la variación en el clima.
- La PPN se correlaciona más fuertemente con la precipitación;
- Las mayores diferencias en la PPN reflejan las diferencias entre los biomas debidas tanto al clima como a la estructura de la vegetación.
- Cuando se excluyen los ecosistemas secos (es decir, los desiertos), la PPN también aumenta exponencialmente al aumentar la temperatura

Correlación de la NPP con la precipitación y la temperatura.



PPN y variables ambientales

La NPP es mayor en ambientes cálidos y húmedos, como los bosques tropicales. En los bosques tropicales, la NPP disminuye a precipitaciones extremadamente altas (> 3m. año⁻¹), debido a los efectos indirectos del exceso de agua, como la falta de oxígeno en el suelo y la pérdida de nutrientes a través de la lixiviación.



Las áreas de alta producción primaria se encuentran en las regiones tropicales y subtropicales y en las partes más húmedas de las latitudes templadas.

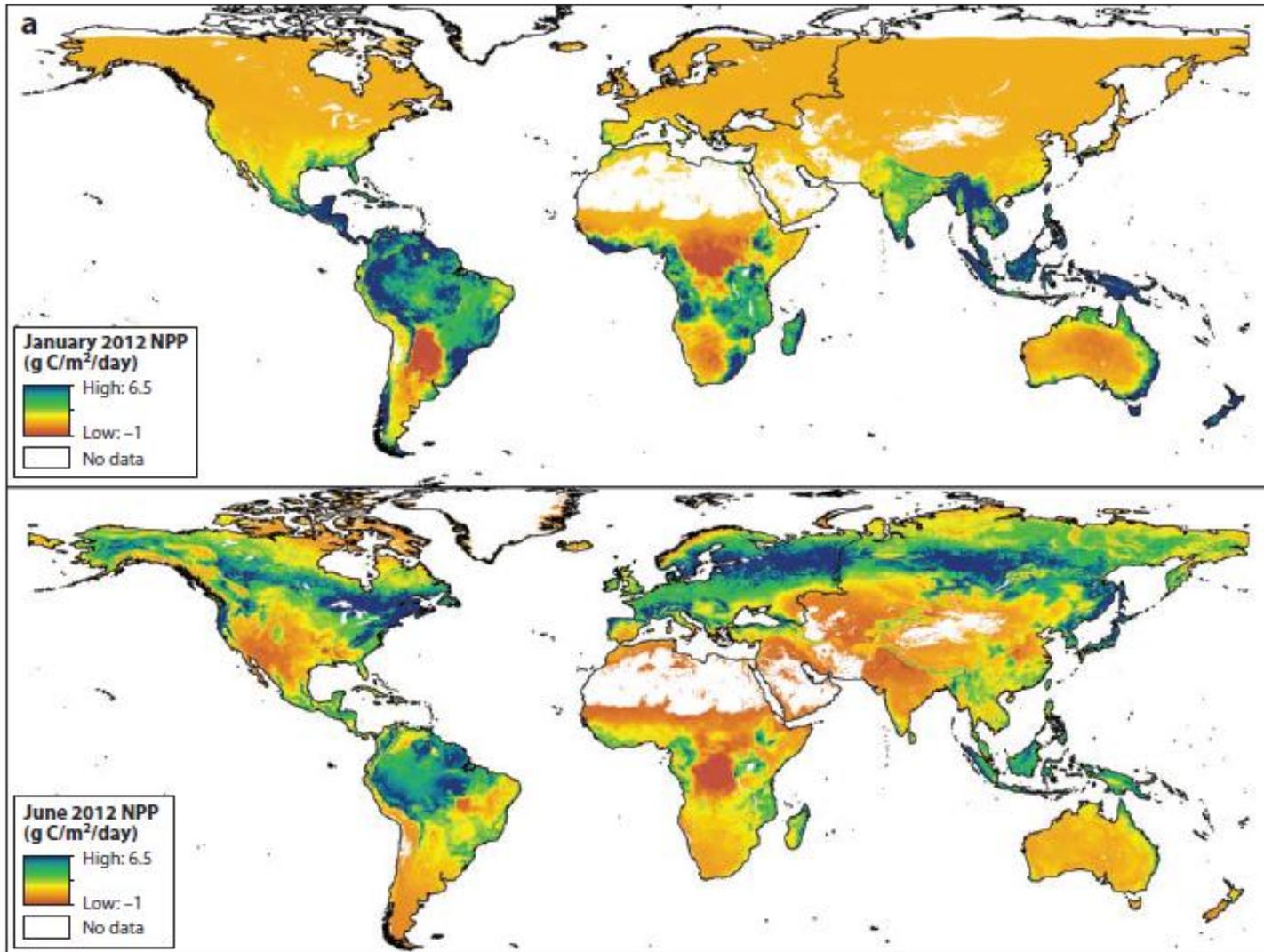
Una baja producción primaria neta caracteriza a los desiertos subtropicales (donde la humedad es limitante) y a las altas latitudes (donde las temperaturas frías reducen las tasas de fotosíntesis).

Toneladas de carbono fijadas por hectárea por año

Capas de hielo	0 - 2.5	2.5 - 6.0	6.0 - 8.0
	8.0 - 10.0	10.0 - 30.0	>30.0

Producción primaria neta de los ecosistemas terrestres.
 Las variaciones en la temperatura y la disponibilidad del agua sobre la superficie continental de la Tierra influyen en la producción primaria neta.

Productividad primaria neta a escala global



Global net primary production (NPP) estimated from *MODIS* satellite data for January 2012 and June 2012 (<http://neo.sci.gsfc.nasa.gov/>) https://www.annualreviews.org/doi/full/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914?casa_token=ncak5b-uLSYAAAAA:Jz_4yNxslV9FeHglDrDXapOGOLE9skUbqAd1QYld7W7vyimO7u-Y1AiQzZh_pZHfrelSQFoyfJdZTrnA

Productividad primaria neta

- El **área foliar** explica gran parte de las diferencias entre biomas en la ganancia de carbono durante la época de crecimiento.
- El **índice de área foliar (IAF)** es la expresión numérica adimensional resultado de la división aritmética del **área** de las hojas de la vegetación, expresado en m^2 y el **área** de suelo sobre el cual se encuentra establecida, también expresado en m^2 .
- El IAF total promedio varía aproximadamente seis veces entre los biomas.
- Los ecosistemas más productivos tienen el IAF más alto.
- IAF es tanto una causa como una consecuencia de las diferencias en la PPN.
- IAF está determinada en gran medida por la disponibilidad de recursos del suelo (principalmente agua y nutrientes), el clima y el tiempo desde que ocurrió alguna perturbación.
- La **duración de la estación de crecimiento** es la otra variable que explica las diferencias de PPN entre biomas.

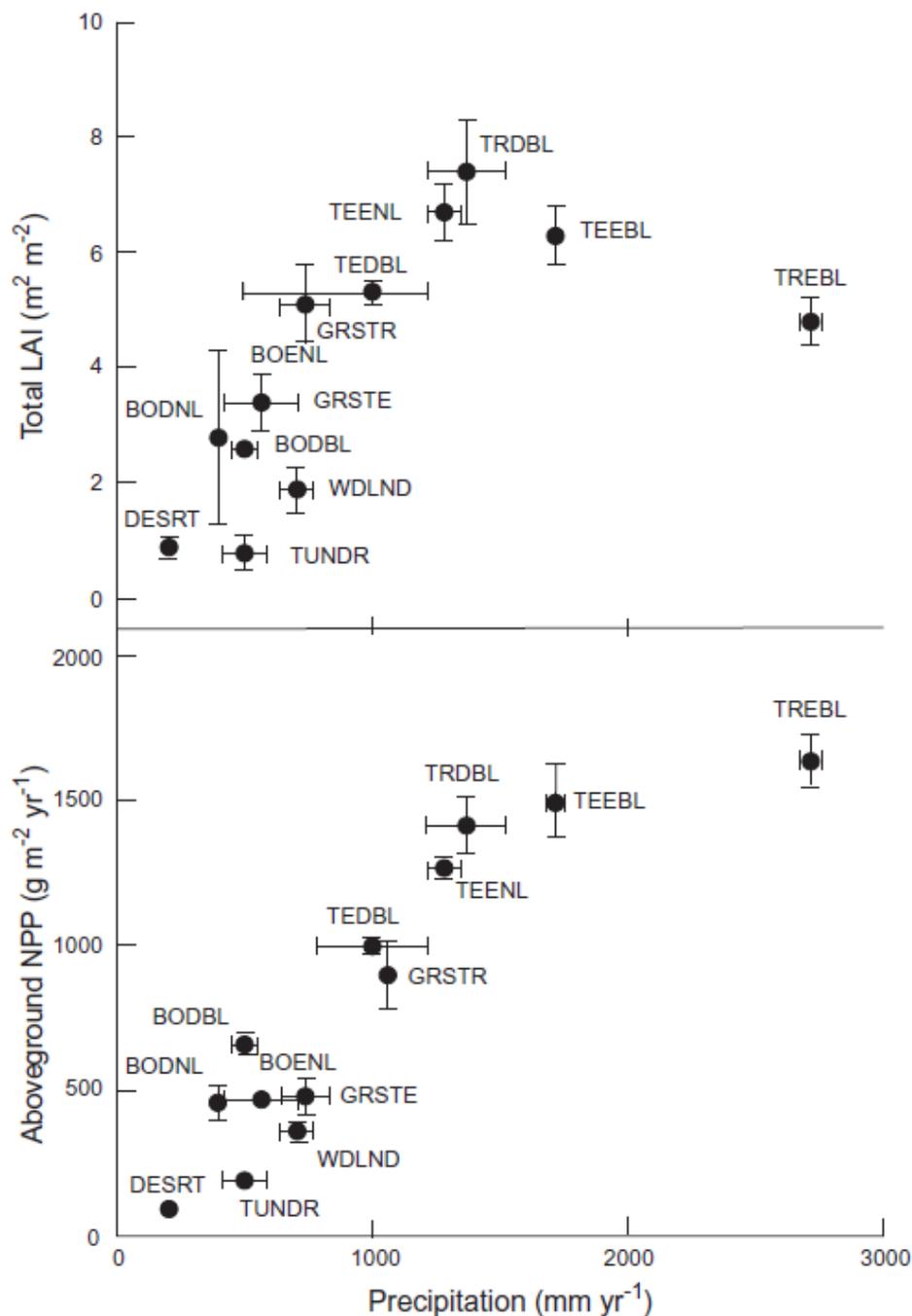
Productividad primaria neta

TABLE 6.6. Productivity per day and per unit leaf area^a.

Biome	Season length ^b (days)	Daily NPP per ground area (g m ⁻² d ⁻¹)	Total LAI ^c (m ² m ⁻²)	Daily NPP per leaf area (g m ⁻² d ⁻¹)
Tropical forests	365	6.8	6.0	1.14
Temperate forests	250	6.2	6.0	1.03
Boreal forests	150	2.5	3.5	0.72
Mediterranean shrublands	200	5.0	2.0	2.50
Tropical savannas and grasslands	200	5.4	5.0	1.08
Temperate grasslands	150	5.0	3.5	1.43
Deserts	100	2.5	1.0	2.50
Arctic tundra	100	1.8	1.0	1.80
Crops	200	3.1	4.0	0.76

IAF y productividad primaria neta aérea de los principales tipos de bioma en función de la precipitación:

DESERTO, desierto; TUNDR, tundra; BOENL, bosque boreal de coníferas; WDLND, bosque abierto; BODBL, bosque boreal de hojas anchas caducifolio; BODNL, bosque boreal perennifolio; GRSTE, pastizales templados; TEDBL, bosque templado caducifolio; TEENL, bosque templado de coníferas; TRDBL, bosque tropical de hojas anchas caducifolio; TREBL, bosque tropical de hoja ancha perennifolio; GRSTR, pastizales tropicales; y TEEBL, bosques templados de hoja ancha perennifolios.

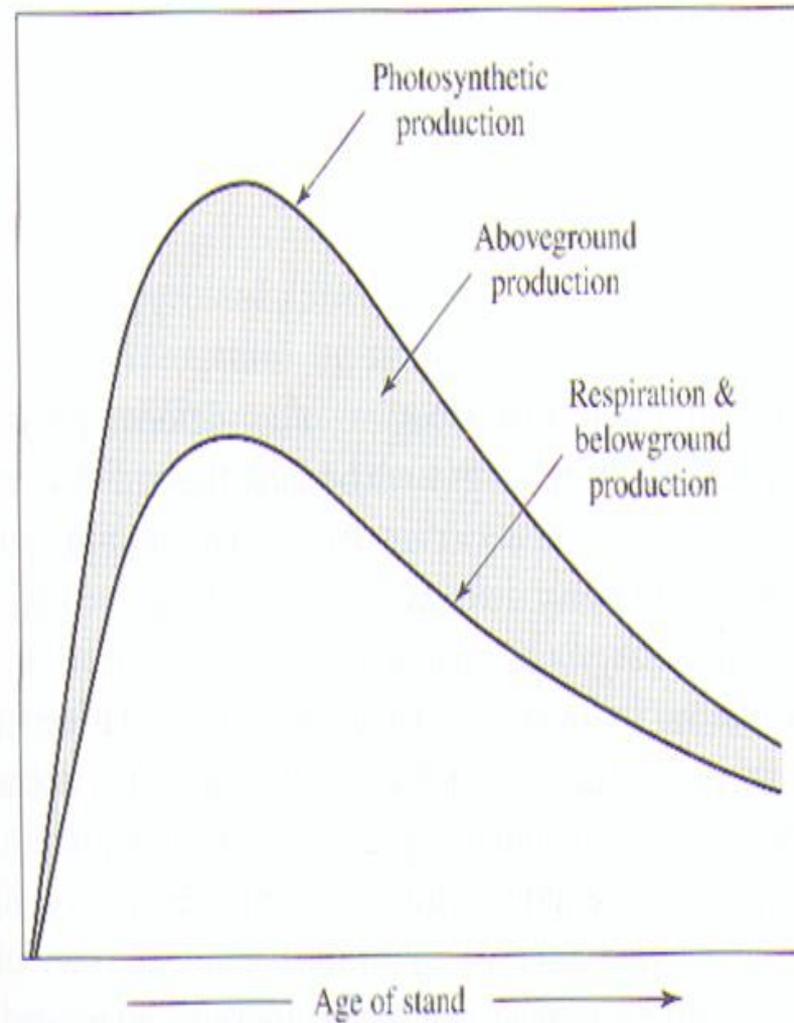


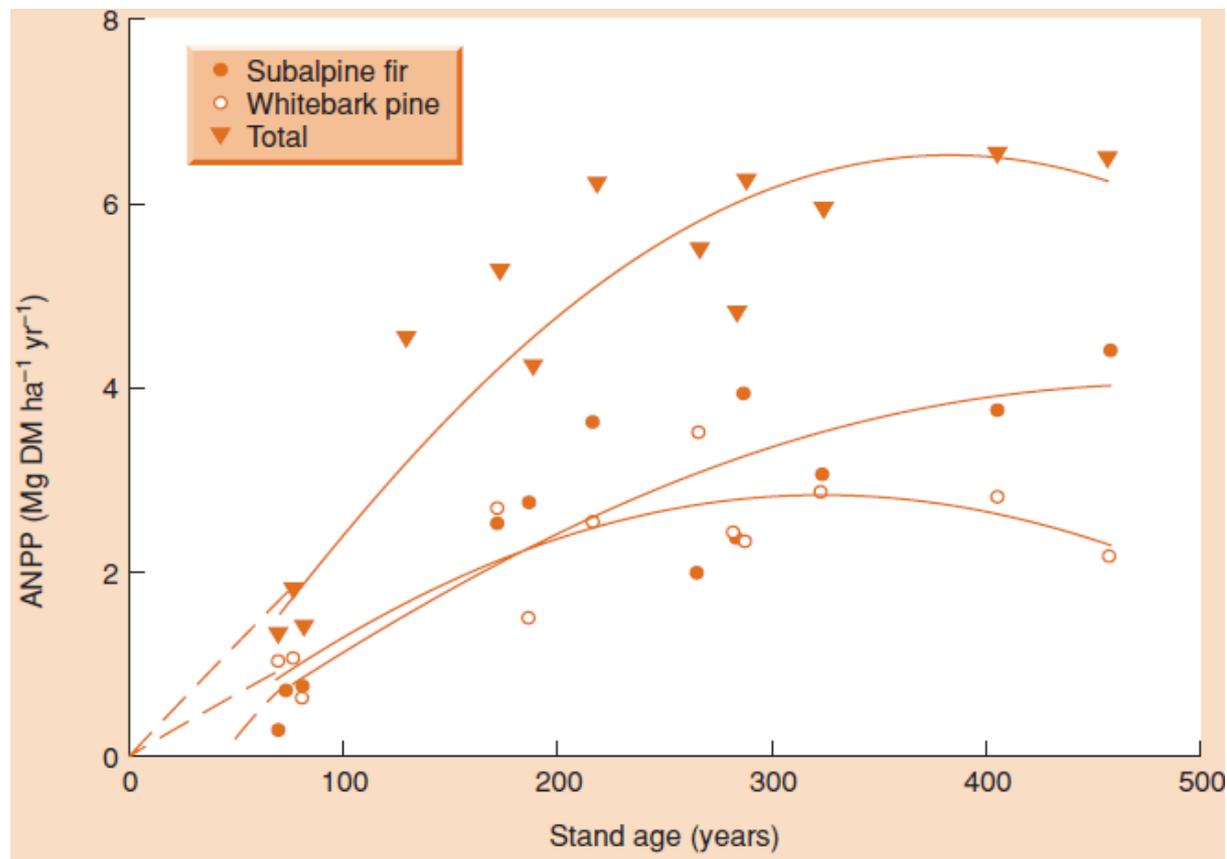
Productividad primaria neta en el tiempo

- En un rodal, la PPN se incrementa hasta alcanzar un pico en una edad intermedia y luego declina a medida que la edad del rodal se incrementa
- Entre las causas de esta disminución en la PPN se señalan:
 - Incremento del costo de mantenimiento
 - reducción del área foliar
 - menor eficiencia fotosintética del follaje
 - reducción en la disponibilidad de nutrientes
 - mayor estrés hídrico en los árboles muy altos
 - incremento de la mortalidad de los árboles

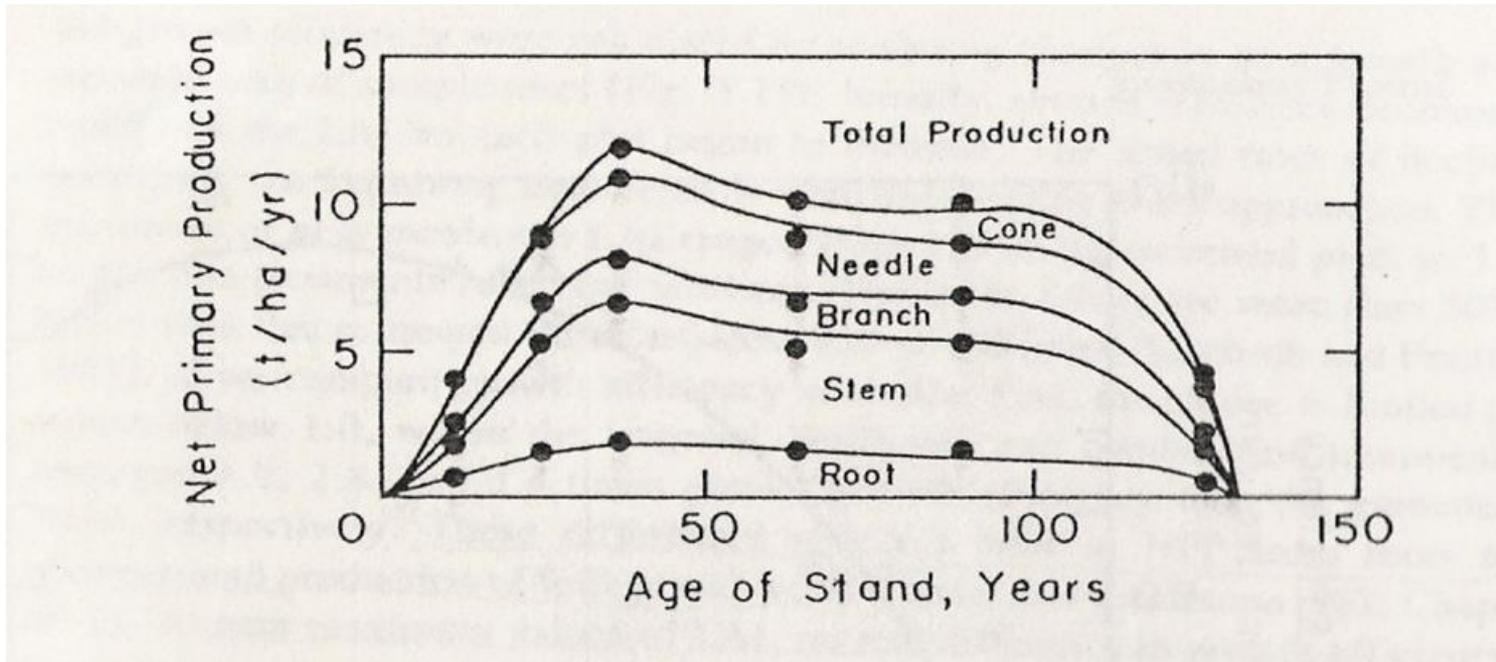
Productividad primaria neta en el tiempo

Modelo conceptual de la relación entre la edad del rodal y la fotosíntesis, producción y respiración de las raíces. La diferencia entre las dos líneas es la productividad aérea. Nótese que la productividad aérea es máxima a edades relativamente jóvenes del rodal y luego declina.



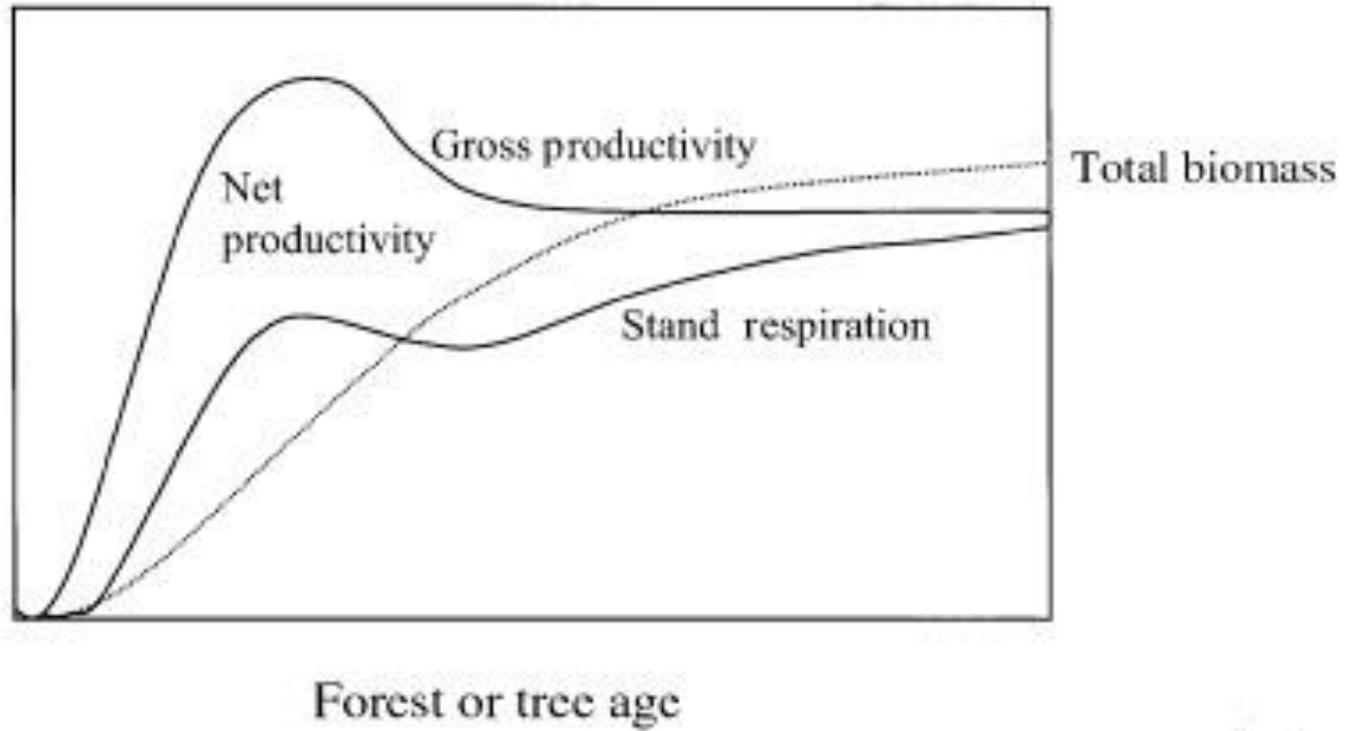


Productividad primaria neta en el tiempo



Productividad primaria neta en el tiempo

Cambios en la asignación de la PPN hacia varios componentes estructurales en función de la edad de un rodal de *Abies* sp.



Productividad primaria neta en el tiempo

Biomasa, cosecha en pie y productividad primaria neta

- En una comunidad forestal, la **biomasa acumulada** hasta el momento de medirse, suele llamarse *cosecha en pie*, mientras que
- **la productividad primaria neta** es sólo una fracción de la biomasa, es la cantidad de nueva materia orgánica formada en un periodo determinado de tiempo (1, 5 o 10 años), que generalmente se expresa por año.

Biomasa y Productividad Primaria Neta

Ejemplos:

- Un bosque de 250 años de *Nothofagus betuloides* en Tierra del Fuego tiene una biomasa aérea de $700 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$, sin embargo su productividad primaria aérea neta es de aproximadamente $6 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.
- Una plantación de *Eucalyptus* de rápido crecimiento, de 10 a 14 años, en la Mesopotamia argentina puede tener una biomasa de 180 a $250 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ pero su productividad primaria aérea neta es elevada (20 - $25 \text{ m}^3\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$).
- La biomasa o cosecha en pie no es una medida de la productividad potencial de una masa o sitio forestal.

Biomasa y Productividad

El cociente entre la biomasa y la productividad primaria neta (B/P), es el tiempo de recambio o renovación de la biomasa

- El tiempo de renovación es el tiempo necesario para que un determinado ecosistema renueve o recambie su biomasa
- La tasa de renovación es la cantidad de biomasa que se renueva en un sistema determinado en una unidad de tiempo, por ejemplo en un año, es la inversa del tiempo de renovación, se calcula como P/B y se expresa en años⁻¹.

Biomasa y Productividad

B/P es inferior en los bosques jóvenes, donde la mayor parte de la energía se usa para el crecimiento.

- B/P mayor en los bosques maduros, donde la mayor parte de la energía se utiliza para mantener la alta biomasa existente.

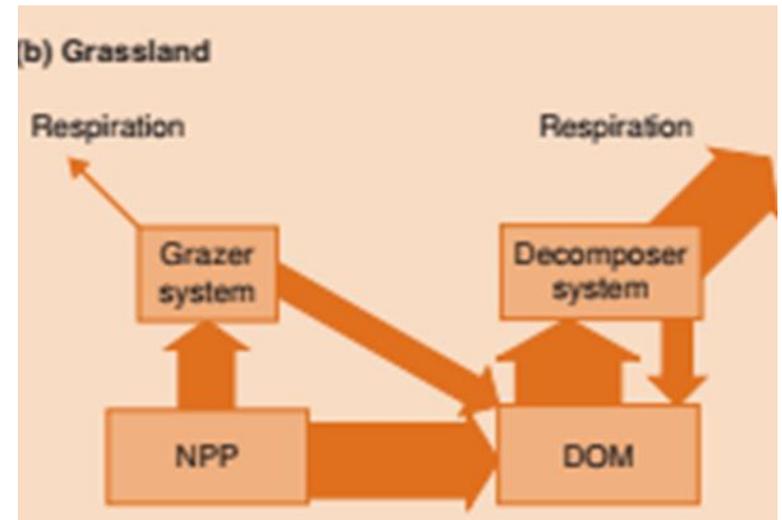
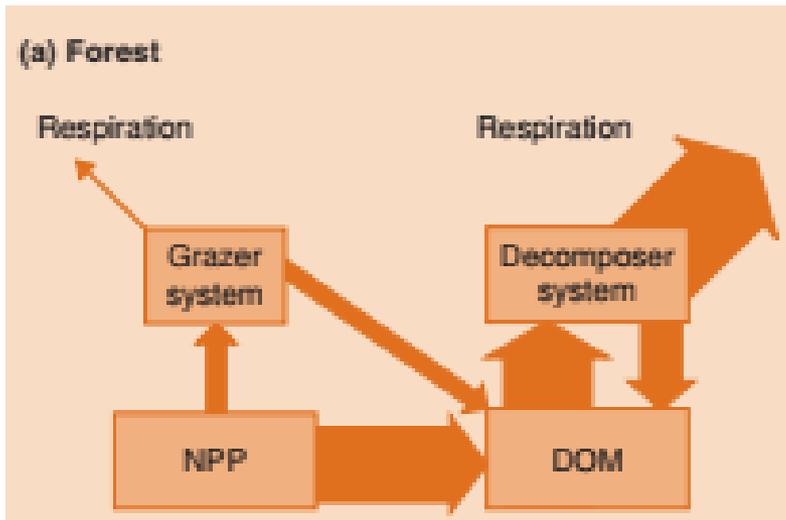
Ecosistema	Biomasa (Mg ha ⁻¹)	PPN (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Tiempo de renovación (años)
Bosque lluvioso tropical	60-800 (450)	10-35 (22)	20
Bosque caducifolio templado	60-600 (300)	6-25 (12)	25
Bosque boreal	20-400 (200)	4-20 (8)	25
Sabanas	20-50 (40)	2-20 (9)	4,4
Pastizal templado	1-30 (16)	2-15 (6)	2,7

Biomasa, productividad y tiempo de renovación (B/P) de ecosistemas terrestres

Se presentan rangos de biomasa y PPN y valores promedio entre paréntesis. El tiempo de renovación fue calculado con los valores medios.

Flujo de energía en los ecosistemas de bosque

- La transferencia de energía define la estructura trófica de un sistema.
- La dinámica trófica gobierna el movimiento de carbono, nutrientes y energía entre organismos en un ecosistema.
- Aunque en los ecosistemas terrestres los animales consumen una pequeña proporción de la productividad primaria neta, afectan de manera notable el flujo de energía y el ciclo de los nutrientes.
- **Los animales consumen entre el 5 y el 10% de la PPN del ecosistema aunque en algunos bosques puede ser inferior al 1% y en algunos pastizales puede alcanzar el 50% de la misma**

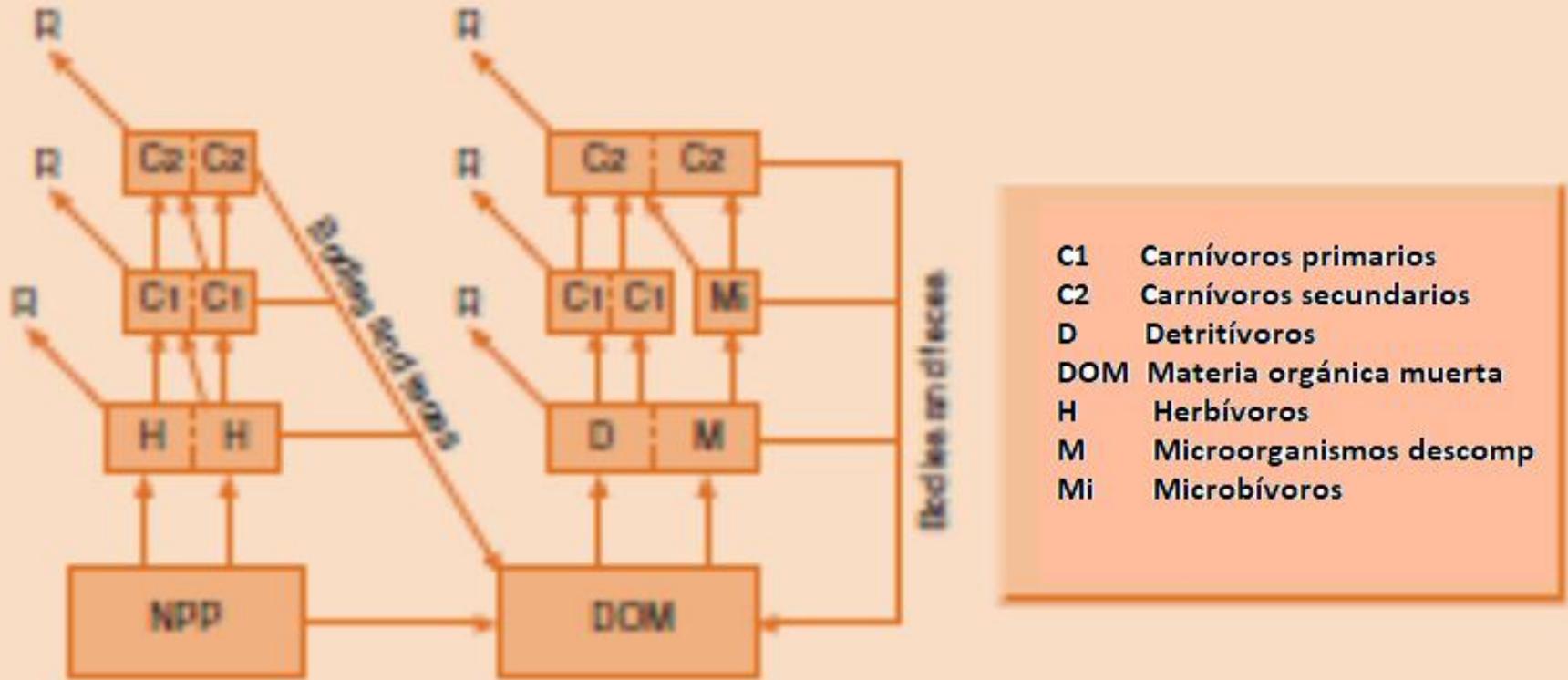


Flujo de energía en los ecosistemas de bosque

El grosor de las flechas indica la magnitud del flujo.

Flujo de energía en los ecosistemas de bosque

- Los autótrofos convierten el CO_2 , el agua, y la energía solar en biomasa.
- Los heterótrofos son organismos que derivan su energía comiendo materia orgánica viva o muerta.
- Los heterótrofos funcionan como parte de dos grandes vías tróficas:
- Una que se basa en las plantas vivas (el sistema trófico basado en las plantas o trama trófica de pastoreo) y
- Otra que se basa en materia orgánica muerta (el sistema trófico basado en detritos o trama de los detritos).



Flujo de energía en los ecosistemas de bosque

Microbívoros son los organismos que se alimentan de los hongos y bacterias que proliferan sobre la materia orgánica muerta, por ejemplo: rotíferos y nematodos.

Flujo de energía en los ecosistemas de bosque

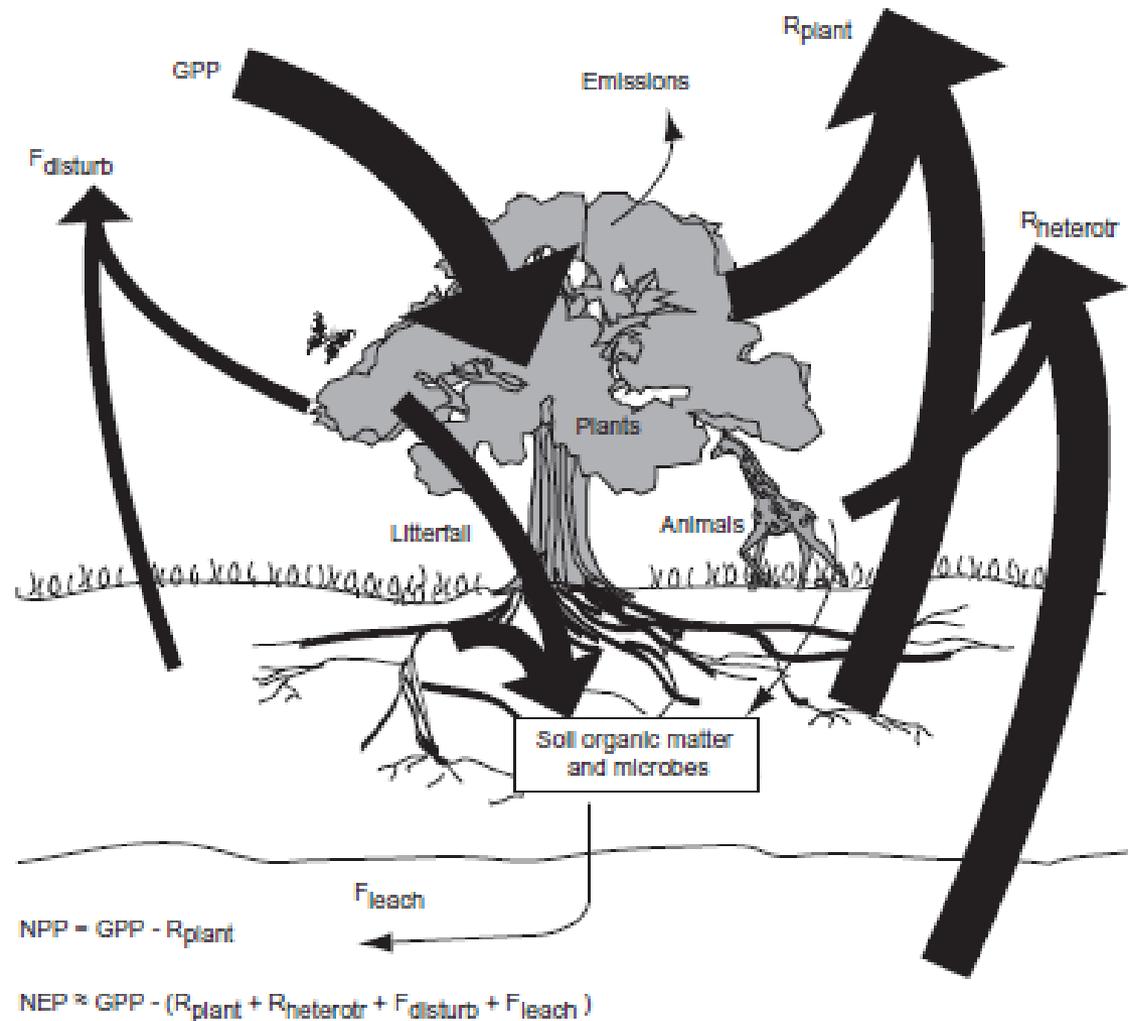
- En los ecosistemas forestales, **las tramas de pastoreo** representan una fracción muy pequeña de canalización de la energía hacia los consumidores (en general <10%).
- **La mayor parte de la materia orgánica es consumida una vez muerta a través de la cadena de los detritos que se inicia en la necromasa.**
- Por ello los fraccionadores, degradadores y sus depredadores integran tramas importantes y son la fuente primaria de transferencia de energía por los heterótrofos en el bosque.
- De allí la importancia que tiene el manejo y conservación de los “stocks” de materia muerta forestal y de los organismos del suelo.

Productividad Neta del Ecosistema

- Parte de la PPN es consumida por los animales y, a veces, se pierde del ecosistema debido a los disturbios.
- También transfieren carbono a los suelos por excreción y mortalidad.
- La mayor parte del C que ingresa al suelo se pierde a través de la respiración microbiana.
- La respiración animal más la respiración microbiana, se denomina respiración heterotrófica $R_{(heterotr)}$.
- Adicionalmente se puede perder C de los suelos a través de la lixiviación y disturbios.
- **La Productividad Neta del Ecosistema (PNE) es la acumulación neta de C en un ecosistema.**

Productividad neta del ecosistema

El carbono ingresa al ecosistema como CO₂ a través de la GPP (PPB) y sale del sistema como CO₂ a través de la respiración autotrófica (raíz, tallo, follaje) y heterotrófica (consumidores de distinto orden, microbios, fauna del suelo). Se producen pérdidas adicionales de carbono como lixiviación de carbono orgánico e inorgánico disuelto, así como a través de la erosión, cosechas e incendios. El balance entre la entrada y salida de C es la **productividad neta del ecosistema**



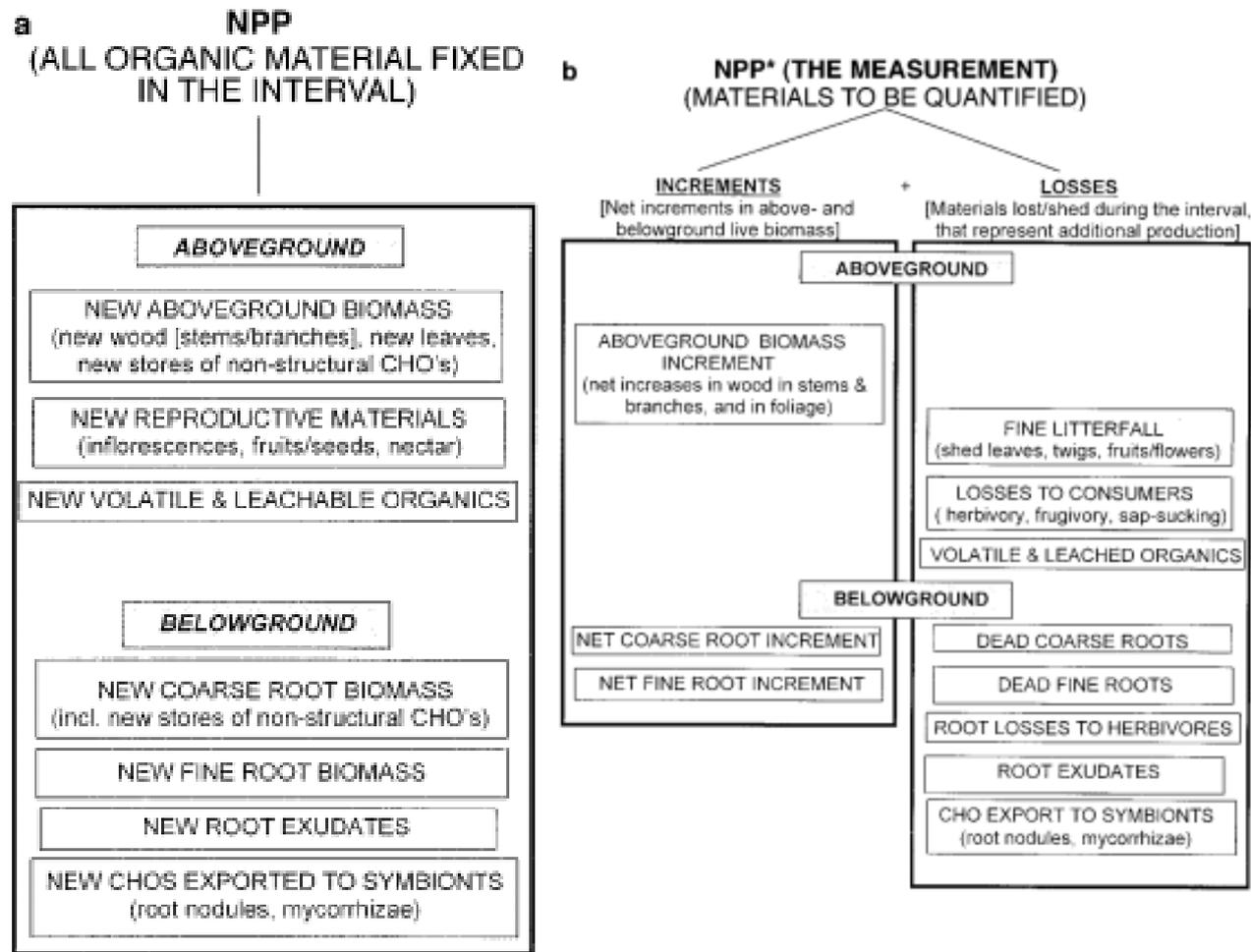
Productividad Neta del Ecosistema

- La **PNE** es igual a las entradas de C por GPP (Productividad Primaria Bruta) menos las diversas vías de pérdida de carbono: respiración, lixiviación y disturbios.
- Si un ecosistema se encuentra en estado estable, en ausencia de perturbaciones, la entrada de C equilibraría aproximadamente a las emisiones de C en la respiración de las plantas (aproximadamente el 50% de la GPP), la respiración heterótrofa (40 a 50% de las GPP), y lixiviación (0 a 10% de PPB).
- Sin embargo, la mayoría de los ecosistemas generalmente muestran una ganancia neta o una pérdida neta de carbono, debido a un desequilibrio entre la GPP y las diversas vías de pérdida de carbono.

Estimación de la productividad primaria neta

Clark, D. A., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chambers, J. Q., Thomlinson, J. R., & Ni, J. (2001). Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological applications*, 11(2), 356-370.

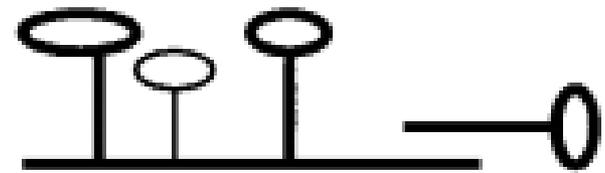
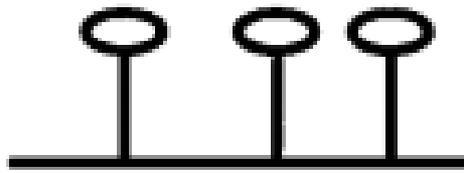
https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdfdirect/10.1890/1051-0761%282001%29011%5B0356%3AMNPPIF%5D2.o.CO%3B2?casa_token=MQkmYkoPZ2wAAAAA:PdKXmwLLD8p6b-Rd9CbS3X7JRLzpKU63rr81DyzkuAmryFuU p5zaA8CN2yjHQeyhIGv_L_fgj3pvVwLX3g



Los componentes de (a) NPP forestal y (b) NPP *, la suma de todos los materiales que juntos representan: (1) la cantidad de materia orgánica nueva que retienen las plantas vivas al final del intervalo, y (2) la cantidad de materia orgánica producida y perdida por las plantas durante el mismo intervalo. CHO = carbohidratos.

Estimación de la Productividad Primaria Neta

- Muchos componentes de la PPN son difíciles de estimar, tales como los exudados de las raíces, compuestos volátiles o lixiviables y el C destinado a los organismos simbiotes de las raíces (bacterias, micorrizas).
- La PPN se estima considerando los incrementos de biomasa entre momentos consecutivos, más los órganos y tejidos producidos durante el intervalo de mediciones (hojas, flores, frutos, ramas finas, entre otros). Estos órganos y tejidos de vida relativamente breve, se recambian periódicamente y se pueden estimar a través de la caída a la hojarasca.
- La caída a la hojarasca es el proceso por el cual parte de la PPN de las plantas llega al suelo y pasa a formar parte de la necromasa (mantillo) que sustenta la cadena de los detritos



Time:

t_1

t_2

Estimación de la Productividad Primaria Neta

PPAN = Δ Biomasa + Caída + Consumo de los herbívoros

Dado que el consumo de los herbívoros se considera despreciable en los bosques:

PPAN = [Biomasa_{t₂} - (Biomasa_{t₁} - biomasa de Muertos)] + Caída

PPAN = Biomasa_{t₂} - Biomasa_{t₁} + Biomasa de Muertos + Caída

Esta es la fórmula que se utiliza para el cálculo de la PPN

Se asume que los árboles que murieron durante el intervalo entre dos momentos consecutivos de estimación de la biomasa, murieron al inicio del intervalo y no aportaron a la productividad del sistema.

Estimación de la PPN

Componentes de la productividad primaria neta ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en bosque basales de *Nothofagus* spp. en Tierra del Fuego.

Compartimiento	<i>N. antarctica</i>	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>
Aéreo			
Caída detritos finos	2.9	3.5	2.6
Caída detritos gruesos	0.2	1.9	2.7
Cambio biomasa	2.3	3.1	0.2
Subtotal	5.5	8.5	5.6
Subterráneo			
Raíces finas [≠]	3.8	5.0	1.7
Total	9.3	13.5	7.3

[≠] 0-30 cm profundidad