

Aspectos termodinámicos de la estructuración de los ecosistemas

José F. Díaz *

Resumen

Este trabajo intenta ser una aportación para entender las bases termodinámicas de la estructuración de los ecosistemas. Deja en claro que el principal factor es la energía interna y que la complejidad dentro del ecosistema depende de las redes de flujo de energía que se establezcan. El resultado es una comunidad clímax de baja tasa de producción interna de entropía que es estable ante cualquier perturbación relativamente pequeña y en el cual las cadenas tróficas tienen una longitud que depende de la eficiencia con que las poblaciones de organismos de las especies implicadas utilizan la energía disponible. En consecuencia, la complejidad de los ecosistemas depende del número de cadenas tróficas entrelazadas y por lo tanto, del número de vías disponibles para el flujo de energía. Dentro de esta red energética es poco probable que las poblaciones naturales exhiban una dinámica caótica debido a los mecanismos de retroalimentación establecidos, pero esta podría presentarse en los ecosistemas perturbados donde las azas o ciclos de retroalimentación han sido alteradas o no existen.

Abstract

This work attempts to be an contribution to the understanding of the thermodynamical basis of ecosystem structure. It asserts that the main factor is the internal energy and the complexity of the ecosystem depends on the flow energy network established. The result is a climax community with a low rate of internal entropy production, stable against relatively small disturbances in which the trophic chains have a length that depends on the efficiency of the energy use by the organisms of the species of the chain. As a consequence, the complexity of the ecosystem depends on the number of interconnected trophic chains, i.e., on the number of available channels for energy flow. The probability that natural populations show a chaotic dynamic inside this energetic network is very small, but it could happen inside perturbed ecosystems in which the feedback loops have been altered or do not exist.

Introducción

Este trabajo tiene la finalidad de analizar las posibles bases físicas de la estructuración de los ecosistemas. Se considera que las variables de estado fundamentales para este fin son la energía interna (E) y la entropía (S) del sistema. Como se trata de un sistema abierto es posible establecer una ecuación que explica la variación de la energía del sistema en función de los factores abióticos y factores bióticos, estos últimos representados por las dinámicas poblacionales de las especies del ecosistema, que inciden en el sistema. En ésta se considera que no hay impedimento alguno para utilizar el tamaño poblacional como variable macroscópica de estado y la ecuación de balance obtenida nos brinda información sobre la

posible forma en que los factores bióticos y abióticos determinan la forma en que la energía interna se distribuye entre ellos durante el proceso de estructuración del sistema. La fuente primaria de energía para la biosfera es el Sol. Se estima que la cantidad de energía que llega a la Tierra es de aproximadamente 15.3×10^8 cal/m² año (Phillipson, 1981). Parte de ella es capturada por los autótrofos fotosintéticos iniciando el flujo de energía que caracteriza a la biosfera.

En consecuencia, los ecosistemas son sistemas termodinámicamente abiertos y la energía interna de los mismos toma un papel de variable de estado que determina su estructuración temporal y espacial, mientras que la entropía, otra variable de estado de importancia, determina la evolución temporal del ecosistema. Recordemos que de acuerdo de la primera ley de la termodi-

* Profesor- Investigador. Laboratorio de Biofísica y Fisiología, UMAR.

námica el cambio de energía interna de un sistema es un balance entre el calor que fluye hacia o del sistema y el trabajo efectuado por o sobre el sistema:

$$\partial E / \partial t = \delta Q / \partial t - \delta W / \partial t$$

donde "d" representa una diferencial inexacta.

La segunda ley implica que el balance de entropía de un sistema abierto es la resultante de la cantidad de entropía producida internamente y la cantidad de entropía disipada hacia el exterior:

$$dS / dt = d_i S / dt + d_e S / dt$$

de acuerdo a Nicolis y Prigogine (1977, 1987) el término de producción de entropía es siempre positivo en un proceso irreversible ($d_i S > 0$), aunque el término de intercambio ($d_e S$) no tiene signo definido y puede ser de tal magnitud que el balance neto de entropía puede ser positivo, negativo o cero.

En el ecosistema el cambio de energía interna está determinado por un balance entre la energía solar incidente, la energía incorporada al flujo de energía a través de las cadenas alimenticias y la energía disipada al exterior. De las 15.3×10^8 cal/m²año que llegan a la tierra sólo se utiliza un promedio de 1.5×10^7 cal/m²año por parte de los autótrofos fotosintéticos. Esta cantidad es la que marca el inicio de las cadenas alimenticias y es la limitante a la forma en que puede ser estructurado el ecosistema, i.e., el número de nichos ecológicos disponibles para ser ocupados en una región dada en un tiempo dado (Schneider, 1988).

En cada organismo del ecosistema, la energía disponible es utilizada sólo en parte y parte es desperdiciada en forma de calor. Para entender este fenómeno se utiliza una nueva variable de estado denominada energía libre de Gibbs (G) definida como:

$$G = E + PV + TS$$

se puede demostrar que bajo condiciones de presión y temperatura constantes:

$$-(\partial G / \partial t) = T d_i S / dt + dW' / dt$$

donde W' representa el trabajo útil realizable y $T d_i S / dt$ es la tasa de disipación de energía no útil por parte del sistema. Es decir, en todo organismo, la energía disponible para efectuar trabajo diferente al de expansión es utilizada sólo en parte, debido a que durante cualquier proceso irreversible se disipa una fracción de la energía disponible en forma de energía no útil expresada generalmente en forma de calor no aprovechable. En consecuencia, la energía disponible para los siguientes niveles tróficos es cada vez más escasa y el número de individuos que pueden acceder a ella va disminuyendo consecuentemente. Es por ello natural, que las pirámides alimenticias tengan un gran número de individuos en su base habiendo una disminución progresiva entre los dos extremos, fenómeno descrito desde los inicios de la ecología moderna por Elton en 1927 (Morin y Lowler, 1995). La energía interna del sistema determina la estructuración temporal y espacial del sistema ya que induce la creación de estrategias por parte de los organismos de las comunidades para poder utilizarla eficientemente y en cantidad suficiente para sobrevivir.

De esta forma la estructuración de un ecosistema queda supeditada también a que en todo proceso irreversible el término de producción de entropía es siempre positivo, por lo que este término determina la evolución temporal del ecosistema y limita la cantidad de energía disponible para su organización.

Estados estacionarios y estabilidad

Los sistemas cercanos al equilibrio tienden a evolucionar a un estado estacionario de mínima producción interna de entropía (Nicolis y Prigogine, 1977 y 1987) y el cual es estable ante perturbaciones no muy grandes (Nicolis y Prigogine, 1987). Dado que todo proceso irreversible implica la producción interna de entropía, el sistema tiende a minimizar su producción estableciendo un estado en el que todas las fuerzas que inciden sobre el sistema alcanzan un valor constante.

Podemos expresar matemáticamente esta tendencia mediante la ecuación:

$$\partial_x f / \partial t = (1/T) \int_V \sum_i J_i (\partial X_i / \partial t) dV \leq 0$$

donde $d_x \phi$ toma el papel de un potencial de evolución. J representa los flujos de materia, energía, carga eléctrica, etc. que inciden sobre el sistema y X las fuerzas generalizadas (gradientes y afinidades químicas) que provocan dichos flujos.

Si representamos por β la distancia del sistema al equilibrio, conforme las fuerzas generalizadas se hacen más intensas las fluctuaciones en el seno del sistema provocan una crisis en la cual $d_x \phi$ deja de comportarse como un potencial de evolución, rompiéndose la estabilidad del sistema (bajo ciertas restricciones) y provocando su evolución a un nuevo estado estacionario caracterizado por alguna forma de estructuración dinámica temporal y/o espacial.

En la figura 1 se muestra un ejemplo de la estructuración dinámica de un sistema alejado del equilibrio. En estos sistemas la rama termodinámica principal se bifurca cada vez más conforme algún parámetro β apropiado, aumenta creándose la posibilidad de que el sistema se encuentre en alguno de varios estados estacionarios posibles, i.e., las posibilidades de estructuración se incrementan. Conforme se incrementa aún más el valor de β los puntos de bifurcación y las trayectorias posibles se incrementan también, creándose la posibilidad de que el sistema se comporte en forma "caótica" debido a que nuestro poder de predicción sobre la trayectoria seguida por el sistema durante su evolución es anulado debido a la gran cantidad de trayectorias posibles. Hablamos entonces de caos determinista. En el espacio de fases, las trayectorias caóticas descansan sobre atractores extraños con estructura fractal, con dimensión no entera y extrema sensibilidad hacia las condiciones iniciales. Si bien, la

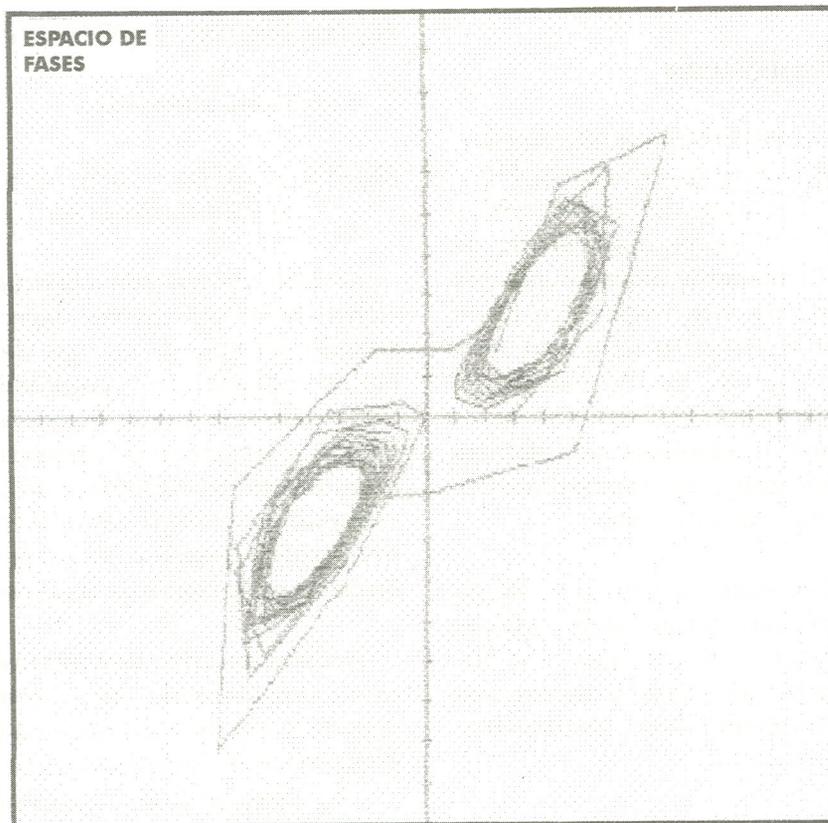


FIGURA 1.- BIFURCACIÓN DE TRAYECTORIAS EN LAS ECUACIONES DE LORENZ. SE MUESTRA LA PRESENCIA DE UN ATRACTOR "EXTRAÑO" O CAÓTICO. SIN EMBARGO, EL SISTEMA EN SU CONJUNTO EXHIBE ESTABILIDAD GLOBAL. IMAGEN OBTENIDA UTILIZANDO EL SIMULADOR PHASER Y LAS ECUACIONES DE LORENZ PARA EL CLIMA DE UNA REGIÓN.

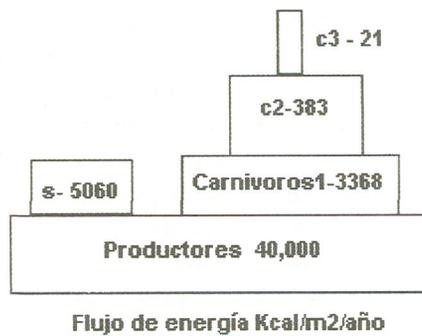


FIGURA 2.- PIRÁMIDE DE ENERGÍA PARA UNA COMUNIDAD DE SILVER SPRINGS, FLORIDA, ESTADOS UNIDOS, SEGÚN H. T. ODUM. C2: CARNÍVOROS SEGUNDO NIVEL; C3: CARNÍVOROS TERCER NIVEL; S: SAPRÓFITOS.

estructuración dinámica de los sistemas alejados del equilibrio ponen una cota a nuestra capacidad de descripción y predicción de la evolución del sistema en los alrededores de los puntos de bifurcación, las crisis provocadas en estos puntos abren posibilidades de estructuración dinámica que de otra manera no aparecerían en la naturaleza.

Flujo energético y estabilidad del ecosistema

En la figura 2 se muestra la pirámide de energía para una comunidad de Silver Springs, Florida, EUA, según H. T. Odum (Phillipson, 1981). Como se aprecia en esta figura, la estructura de la comunidad está firmemente determinada por la energía disponible para cada nivel trófico. Dado que el número de individuos en cada piso de la pirámide va disminuyendo, los individuos del nivel inmediato superior son los menos numerosos y deben desarrollar estrategias adaptativas que le ayuden a conseguir y aprovechar la energía disponible de una forma óptima.

Considerando al ecosistema como un sistema macroscópico, su energía interna puede considerarse como una función de la entropía y del número de organismos de cada especie que inciden en el sistema en un momento dado. Matemáticamente podemos escribir:

$$E = E(S, N_1, N_2, \dots, N_r)$$

donde N_j representa el número de organismos de la j -ésima especie del ecosistema. Si derivamos esta ecuación con respecto al tiempo obtenemos:

$$\partial E / \partial t = (\partial E / \partial S)(\partial S / \partial t) + \sum_j (\partial E / \partial N_j)(\partial N_j / \partial t)$$

que nos lleva a:

$$\partial E / \partial t = T(\partial S / \partial t) + \sum_j (\partial E / \partial N_j)(\partial N_j / \partial t) \quad \dots(I)$$

o en forma alternativa:

$$\partial E / \partial t = T(\partial_e S / \partial t) + T(\partial_i S / \partial t) + \sum_j (\partial E / \partial N_j)(\partial N_j / \partial t) \quad \dots(II)$$

es decir, de acuerdo a la ecuación (II) la variación de la energía interna del ecosistema es el resultado del flujo de energía debida al intercambio de entropía con los alrededores, de la cantidad de energía que se dispersa en forma no útil debido a los procesos irreversibles que se efectúan dentro del sistema y de la variación en la cantidad de energía interna contenida en cada nivel trófico debida a las variaciones en el tamaño de las poblaciones de las especies involucradas.

Podemos escribir una forma alterna de la ecuación I considerando que la entropía es una función de la entalpía del sistema (H) y del tamaño poblacional de cada especie, i.e., $S=S(H, N_1, N_2, \dots, N_r)$. Derivando esta expresión obtenemos:

$$\partial S / \partial t = (\partial S / \partial H)(\partial H / \partial t) + \sum_j (\partial S / \partial N_j)(\partial N_j / \partial t)$$

es decir:

$$\frac{\partial S}{\partial t} = \frac{1}{T} \left(\frac{\partial H}{\partial t} + \sum_j \left(\frac{\partial S}{\partial N_j} \right) \left(\frac{\partial N_j}{\partial t} \right) \right) \dots \text{(III)}$$

dado que $S = (H - G) / T$ y que T no depende de N_j , obtenemos la expresión:

$$\frac{\partial S}{\partial t} = \frac{1}{T} \left[\left(\frac{\partial H}{\partial t} + \sum_j \left(\frac{\partial H}{\partial N_j} \right) \left(\frac{\partial N_j}{\partial t} \right) \right) - \sum_j \left[\left(\frac{\partial G}{\partial N_j} \right) \left(\frac{\partial N_j}{\partial t} \right) \right] \right]$$

Sustituyendo finalmente en la ecuación (I) y considerando que $\partial E / \partial t = \partial E_{\text{ent}} / \partial t - \partial E_{\text{sal}} / \partial t$, es decir, la tasa con la que varía la energía interna del sistema es un balance entre la tasa con que entra energía y la tasa con la que sale energía del sistema, tenemos:

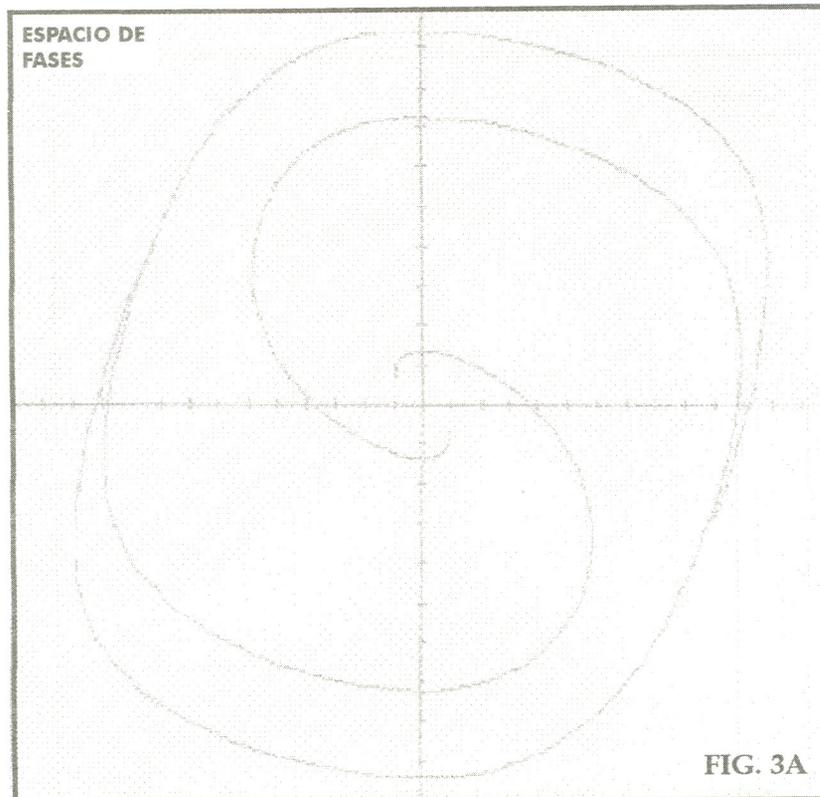
$$\frac{\partial E}{\partial t} = \left[\left(\frac{\partial H}{\partial t} + \sum_j \left(\frac{\partial H}{\partial N_j} \right) \left(\frac{\partial N_j}{\partial t} \right) \right) + \sum_j \left[\left(\frac{\partial E}{\partial N_j} - \frac{\partial G}{\partial N_j} \right) \left(\frac{\partial N_j}{\partial t} \right) \right] \right] \dots \text{(IV)}$$

disipación de energía al entorno debido a procesos abióticos y bióticos

+

cambio de energía interna resultado del balance entre la energía interna disponible para cada organismo de la especie j y la energía utilizada por cada organismo de la especie j para efectuar trabajo útil.

La ecuación (IV) nos muestra en forma más explícita que la evolución energética temporal del ecosistema depende de los siguientes factores: i) de la entalpía del sistema, que bajo condiciones de presión atmosférica aproximadamente constante, representa el intercambio de calor entre el ecosistema y sus alrededores. El cambio de entalpía, en este caso, será la suma de los procesos de intercambio de calor debidos a procesos atmosféricos de conducción, convección, evaporación, radiación (procesos abióticos) y al calor disipado por los organismos debido a su metabolismo y conforme a la dinámica de crecimiento de las poblaciones del ecosistema (procesos bióticos); ii) al cambio temporal de la distribución de la energía entre los diferentes niveles



FIGURAS 3A Y 3B.- CICLOS LÍMITES QUE MUESTRAN LA INSENSIBILIDAD A LAS CONDICIONES INICIALES. CUALQUIER TRAYECTORIA LLEVA AL MISMO CICLO EL CUAL ES ESTABLE. UN ECOSISTEMA EXHIBE ESTAS MISMAS PROPIEDADES. CURVAS GENERADAS USANDO EL SIMULADOR PHASER.

tróficos debido a la dinámica de las poblaciones del ecosistema (término $(\partial E / \partial N_k)(\partial N_k / \partial t)$); iii) cambio temporal de la distribución de la energía libre de Gibbs utilizada por los diferentes niveles tróficos debido a la dinámica de las poblaciones del ecosistema (término $-(\partial G / \partial N_k)(\partial N_k / \partial t)$).

En consecuencia, la disponibilidad de energía para el ecosistema queda fuertemente determinada por la dinámica poblacional de cada especie, que a su vez, queda determinada por las estrategias adoptadas de crecimiento, regulación del tamaño poblacional e interacción con otras especies depredadoras, competidoras, parásitas, etc. La búsqueda de energía se convierte en uno de los factores principales que determinan la distribución y abundancia de los organismos dentro de un ecosistema. Es decir, de como un ecosistema dado se estructura espacial y temporalmente y como se protege de las perturbaciones que puedan alterar dicha estructura, i.e., su estabilidad.

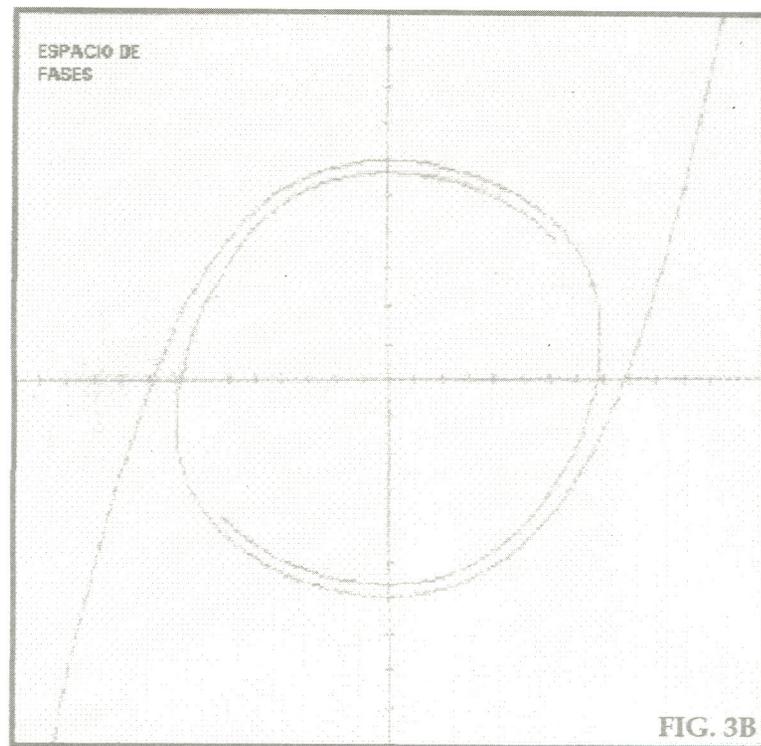
Un ejemplo clásico de estructuración temporal es la interacción depredador-presa descrito en

el modelo de Lotka-Volterra. Si N_1 es el tamaño de la población de presas y N_2 el de depredadores, podemos describir esta interacción mediante el sistema de ecuaciones diferenciales acopladas:

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= k_1 N_1 - k_2 N_1 N_2 \\ dN_2/dt &= -k_2 N_1 N_2 + k_3 N_2 \end{aligned}$$

en este caso el sistema se estructura temporalmente en un ciclo límite con un período definido que gira alrededor de un punto estacionario llamado centro. Sin embargo, este ciclo límite es sensible a las condiciones iniciales, de tal manera que cualquier variación en el tamaño inicial de cualquiera de las poblaciones provocará que el sistema evolucione hacia un nuevo ciclo con un período diferente de oscilación.

El panorama resulta distinto cuando se presentan fenómenos de migración y "difusión" de individuos dentro del ecosistema (Pielou, 1977). En este caso la ecuación de evolución que describe la interacción de las poblaciones del ecosistema incluye una función no lineal del tamaño de las



FIGURAS 3A Y 3B.- CICLOS LÍMITES QUE MUESTRAN LA INSENSIBILIDAD A LAS CONDICIONES INICIALES. CUALQUIER TRAYECTORIA LLEVA AL MISMO CICLO EL CUAL ES ESTABLE. UN ECOSISTEMA EXHIBE ESTAS MISMAS PROPIEDADES. CURVAS GENERADAS USANDO EL SIMULADOR PHASER.

poblaciones involucradas, un término que describe el proceso de migración de organismos hacia o, fuera del ecosistema y un término que describe la "difusión" de organismos dentro del ecosistema. La evolución de un sistema con estas características llevará al establecimiento de un ciclo límite caracterizado no sólo por una estructuración temporal, sino también espacial e insensible a las condiciones iniciales (figuras 3A y 3B). Es decir, las fuentes de energía disponible variarán no sólo en el tiempo, sino que se distribuirán espacialmente dependiendo de las estrategias adoptadas por cada especie para su propia alimentación y protección en contra de depredadores. Estas variaciones se reflejan en las fluctuaciones periódicas en el tamaño de las poblaciones y/o en su distribución espacial. Estas oscilaciones, observadas a nivel de campo (Krebs, 1994), son una propiedad intrínseca de los ecosistemas como resultado de sistemas alejados del equilibrio (Nicolis y Prigogine, 1987).

Un ecosistema cuya dinámica global esté caracterizada por oscilaciones espacio-temporales con periodos bien definidos es estable frente a perturbaciones relativamente pequeñas. Mac Arthur señaló en 1952 (Phillipson, 1981) que una estabilidad dada en un ecosistema puede ser alcanzada sea por un gran número de especies cada una con una dieta muy restringida o por un número menor de especies cada una alimentándose de una gran variedad de otras especies, alcanzándose la máxima estabilidad del ecosistema cuando hay un número de niveles tróficos tales que cada uno contiene una especie que se alimenta de todas las especies por debajo de ella. Es decir, la estabilidad de un ecosistema está en función de la existencia de especies que puedan acceder a variadas fuentes de energía; así mientras mayor sea el número de especies altamente especializadas, menor será la estabilidad del ecosistema. Esto se deduce de la ecuación (IV) ya que, conforme aumente el número de especies la energía libre de Gibbs disponible (que es escasa) se distribuye entre un mayor número de ellas y disminuye su cantidad, lo que obliga a que las especies muy especializadas accedan a una cantidad relativamente restringida y pequeña de energía, siendo susceptibles a extinguirse cuando sus fuentes de alimentos disminuyen por algún mo-

tivo. Así, debe existir un número dado de especies que optimicen el número de vías de flujo de la energía a través del ecosistema manteniendo su estabilidad, i.e., la resistencia de las especies a la extinción frente a perturbaciones internas y/o externas.

Sin embargo, cuando las perturbaciones son muy grandes, el ecosistema podrá sufrir una transición a un estado estable alterno, evolución caracterizada por un punto de bifurcación en la cual una crisis determina su extinción o su reestructuración bajo nuevas condiciones. Ejemplos muy claros son aquellos ecosistemas perturbados por el hombre y en los que el daño es tal que ya no se regenera el sistema original sino que surge un nuevo equilibrio entre los factores ambientales y las especies supervivientes.

Cadenas tróficas en el ecosistema

La cantidad de energía disponible para un ecosistema está acotada y depende, principalmente, de la cantidad de energía solar que incida sobre el área del ecosistema en un tiempo dado y generalmente esta cantidad máxima de energía disponible varía estacionalmente. En consecuencia, la energía interna del sistema está acotada, así como la energía libre disponible, y varían estacionalmente.

Se estima que de la energía solar capturada sólo el 3.5% es convertida en biomasa (Odum, 1992). En consecuencia la energía disponible debe aprovecharse en forma eficiente.

Si E_{\max} es la cantidad de energía máxima que llega al ecosistema en un tiempo dado, entonces a_1 es la fracción de energía utilizada por los organismos fotosintéticos, a_2 es la fracción de energía utilizada por el segundo eslabón de la cadena alimenticia, a_k es la fracción de energía que llega al k-ésimo eslabón de la cadena y así sucesivamente hasta el m-ésimo eslabón, entonces la cantidad de energía interna disponible para cada eslabón es:

$$E_k = \pi_k \alpha_k E_{\max}$$

donde $k = 1, 2, 3, \dots$

Suponiendo que en cada eslabón se utilizara 20% de la energía proveniente del eslabón anterior (Schneider, 1988), la energía disponible sería prácticamente cero después del quinto eslabón. Esta es la razón por la que las cadenas tróficas son cortas en general (Morin y Lawler, 1995) y del porqué en los últimos eslabones debe incrementarse la eficiencia de utilización de la energía. Es decir, la longitud de la cadena trófica depende de la eficiencia con que la energía es utilizada en cada eslabón, i.e., de la tasa de disipación de la energía no útil, lo que es una propiedad intrínseca de los organismos de cada eslabón, y no de la cantidad máxima de energía disponible.

No linealidad, complejidad y caos en el ecosistema.

Morowitz (1968) estableció que en todo sistema abierto el flujo de energía da lugar al menos a un ciclo dentro del sistema. En consecuencia, el flujo de energía proveniente del sol provocará el establecimiento de los ciclos materiales característicos de los ecosistemas, iniciando, en las primeras etapas de la sucesión ecológica, con ciclos característicos por un subaprovechamiento de la materia y energía disponibles; con la energía interna distribuida entre pocas especies que la aprovechan con poca eficiencia (estrategias r). Sin embargo, se puede establecer nuevos pasos en la secuencia autocatalítica al incorporarse nuevas especies que se integran a los nichos disponibles; con lo que la energía interna se distribuye entre más especies que, dada la menor cantidad de energía disponible (disminuyendo $\partial E / \partial N$ para cada especie), la aprovechan en forma más eficiente (estrategias K). Por lo visto en la sección anterior las cadenas tróficas son cortas, por lo que la complejidad del ecosistema no se puede basar en cadenas alimenticias muy largas, pero sí en tramas alimenticias, donde los eslabones de las cadenas tróficas están entrelazadas con otras cadenas alimenticias, generándose una red para el flujo de energía. Este proceso de estructuración no es lineal desde el principio debido a los intensos flujos de materia y energía, así como a los mecanismos de retroalimentación que se van estableciendo, los cuales se conducen a la formación de una estructura disipativa estable de mínima producción interna de entropía, compati-

ble con las condiciones de frontera impuestas sobre el sistema lo cual se denomina: comunidad clímax.

Una de las características de esta estructura son las oscilaciones espacio-temporales en los tamaños de las especies de la comunidad con periodos estadísticamente bien definidos (Krebs, 1994; May, 1974) que están englobadas dentro de las oscilaciones estacionales ocasionadas por las variaciones en la incidencia de energía solar sobre el ecosistema en turno.

Mientras que la amplificación de fluctuaciones es el mecanismo por el cual el ecosistema se estructura a lo largo de la etapa de sucesiones, cuando se alcanza la comunidad clímax, los mecanismos de retroalimentación la protegen del efecto de las mismas, siempre y cuando sean de una magnitud relativamente pequeña.

Experimentos recientes han demostrado que la dinámica poblacional de *Tribolium* puede exhibir un comportamiento caótico bajo condiciones de laboratorio (Costantino, et al., 1977). Sin embargo, en condiciones naturales es poco probable el establecimiento de atractores caóticos, ya que los mecanismos de retroalimentación del sistema tenderían a anularlos. Sin embargo, bajo condiciones de perturbación, estos atractores podrían ser observados e incluso, participar en el establecimiento de un nuevo régimen espacio-temporal para el ecosistema.

Conclusión

La estructuración de los ecosistemas puede ser descrita en forma macroscópica utilizando la energía interna y la entropía como variable de estado. Como es un sistema abierto, la energía interna es un balance entre la energía que fluye hacia el ecosistema y la energía que sale del mismo, por lo que su distribución entre los niveles tróficos determina el número de nichos disponibles en cada uno, ocasionando la estructuración espacial y temporal del ecosistema. En cambio, la entropía determina la evolución irreversible del ecosistema y marca su historia en el tiempo. La tasa de producción interna de entropía es el costo que se debe pagar por cada proceso de auto-organización den-

tro del ecosistema y provoca que la longitud de las cadenas tróficas sea pequeña debido a que la eficiencia de utilización de la energía en cada eslabón no sobrepasa al 20%.

Estas dos variables determinan que la complejidad dentro del ecosistema sea consecuencia del establecimiento de una red para el flujo de energía, donde las cadenas alimenticias están entrelazadas en grados diferentes. Estas vías de flujo de energía actúan también en forma de azas o ciclos de retroalimentación que dan la estabilidad al ecosistema, lo cual evita que perturbaciones de magnitud relativamente pequeña puedan alterar la estructura del ecosistema y que las poblaciones exhiban una dinámica caótica que pueda alterar el equilibrio energético del mismo.

Bibliografía

- Costantino, R.F.; R. A. Desharnais; J. M. Cushing; Brian Dennis (1997). «Chaotic Dynamics in an Insect Population». *Science* 275: 389-91.
- Krebs, Charles J. (1994). *Ecology*. 4a. Ed. Harper Collins College Publishers, New York.
- May, Robert M. (1974). *Stability and Complexity in Model Ecosystems. Monographs in Population Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Morin, Peter J.; Sharon P. Lawler (1995). «Food Web Architecture and Population Dynamics: Theory and Empirical Evidence». *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 505-29.
- Morowitz, H. (1968). *Energy Flow in Biology*. Academic Press, New York.
- Nicolis, G.; I. Prigogine (1977). *Self-organization in Non-equilibrium Systems*. Wiley Interscience, New York.
- Nicolis, G.; I. Prigogine (1987). *La Estructura de lo Complejo*. Alianza Editorial, Madrid.
- Odum, Eugene P. (1992). *Ecología*. 3a. Ed. Editorial Interamericana, México.
- Phillipson, John (1981). *Ecología Energética*. 2a. Ed. Editorial Omega, Barcelona.
- Pielou, E. C. (1977). *Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- Schneider, Eric D. (1988). «Thermodynamics, Ecological Succession and Natural Selection : a Common Thread». En *Entropy, Information, and Evolution. New Perspectives on Physical and Biological Evolution* Ed. por Bruce H. Weber; David J. Depew; James D. Smith. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.