

LAS PLANTAS Y EL ECOSISTEMA

Billings

Serie/Fundamentos de la Botánica

**SERIE/FUNDAMENTOS
DE LA BOTANICA**

Directores de la serie :

WILLIAM A. JENSEN, Universidad de California

LEROY G. KAVALJIAN, Sacramento State College

LA CELULA VEGETAL

William A. Jensen, Universidad de California

REPRODUCCION, HERENCIA Y SEXUALIDAD

Stanton A. Cook, Universidad de Oregon

LAS PLANTAS NO VASCULARES: FORMA Y FUNCION

William T. Doyle, Universidad de Northwestern

LAS PLANTAS VASCULARES: FORMA Y FUNCION

Frank B. Salisbury y Robert V. Parke, Universidad del Estado de Colorado

LAS PLANTAS Y EL ECOSISTEMA

W. D. Billings, Universidad de Duke

LAS PLANTAS Y LA CIVILIZACION

Herbert G. Baker, Universidad de California

VARIACION Y CLASIFICACION DE LAS PLANTAS

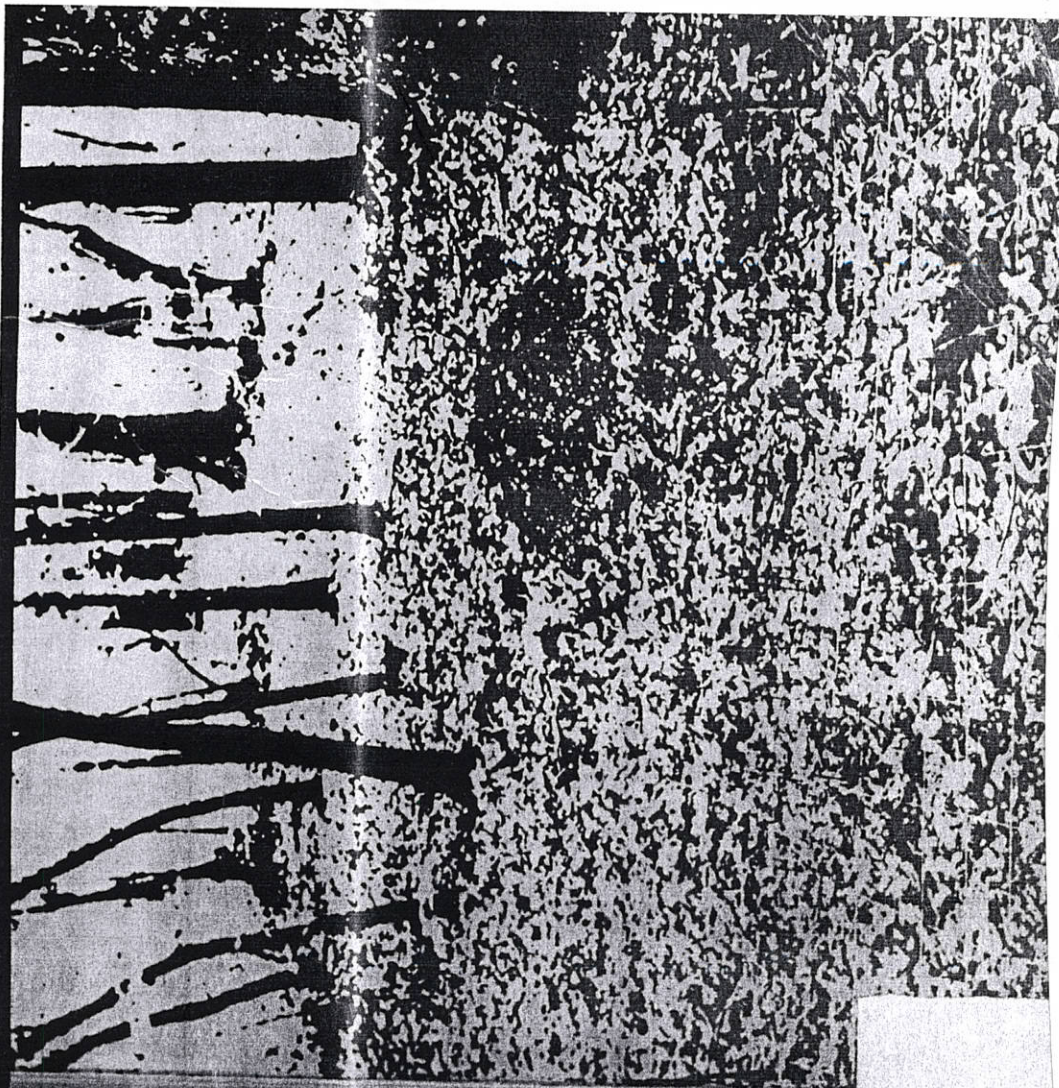
C. Ritchie Bell, Universidad de Carolina del Norte

LA EVOLUCION Y LAS PLANTAS DEL PASADO

Harlan C. Banks, Universidad de Cornell

Billings

LAS PLANTAS Y EL ECOSISTEMA



T_3 y T_4 consisten de carnívoros, animales que toman su energía alimentándose de herbívoros, alejándose así la energía un paso más de su fuente original. Los animales de T_4 obtienen por lo menos una parte de su energía, comiendo carnívoros de T_3 . Aunque uno imagine que los carnívoros típicos son tigres o leones, hay muchos otros carnívoros que van desde insectos y arañas hasta pájaros y lagartijas, comadrejas y musarañas. Algunos organismos como los osos y el hombre son difíciles de considerar como T_2 o T_3 por ser omnívoros; ya que a veces comen plantas y a veces animales.

El nivel T_3 comprende hongos, bacterias, algunos protozoarios y otros organismos pequeños que utilizan en su alimentación plantas y animales muertos. Estos desintegradores fragmentan estructuras y sustancias orgánicas, liberando compuestos y elementos que regresan al medio ambiente, y también utilizando energía y llevándola una o varias etapas más desde su capacitación. Aunque para simplificar agrupamos a todos los desintegradores en un solo nivel trófico, la situación es mucho más compleja. Por ejemplo: hay hongos parásitos de hongos, bacterias que viven en hongos, virus que viven en bacterias, etc., y todos ellos son desintegradores en cierto sentido. El nivel trófico 5 es en realidad una colección de varios niveles tróficos diferentes, todos los cuales utilizan energía; los más "altos" desintegradores terminan por liberar la última energía del ciclo, regresándola al medio ambiente. Los diversos miembros de este nivel desintegrador también utilizan material vegetal o animal muerto y sustancias de desecho de todos los niveles tróficos inferiores.

En los ecosistemas terrestres, muchos de los desintegradores viven en la superficie o en la parte superior del terreno, convirtiendo el material muerto en humus y a la larga en minerales, gases y agua. La importancia de los desintegradores es obvia; sin ellos el material muerto simplemente se iría acumulando y las materias primas de escasa producción tales como el fósforo, permanecerían en los restos de plantas y animales. Los desintegradores proporcionan el mecanismo cíclico necesario en el ecosistema. La energía simplemente fluye en un extremo del ecosistema (en la fotosíntesis) y refluye (por la respiración) a lo largo de toda la línea. Pero gracias a los desintegradores, todos los materiales elementales circulan, al menos hasta cierto grado, dentro del sistema y entre los sistemas.

A nivel de individuo, a nivel de población y aún a nivel de vegetación, es posible hablar de ecología vegetal y ecología animal. Pero las interacciones del ecosistema comprenden a toda clase de organismos en una comunidad compleja cuyo conocimiento requiere un punto de vista más amplio: el de la propia ecología.

EL MEDIO AMBIENTE

Un medio ambiente ocupa un espacio tridimensional y se extiende a lo largo del tiempo. Pero esto no significa que el medio ambiente sea uniforme a través del espacio y del tiempo. Por el contrario, el medio ambiente natural casi siempre muestra gradientes verticales y laterales en su dimensión espacial, y en su dimensión temporal refleja los poderosos ciclos diurnos y anuales de radiación solar. Además de estos efectos cíclicos, algunos medios muestran cambios acumulativos (no cíclicos) lentos o rápidos, tales como la erosión de tierras superficiales y la sedimentación de lagos y lagunas. Por lo tanto, lo mejor es considerar espacio y tiempo más bien como dimensiones del medio ambiente que como factores o componentes.

Consideremos, por ejemplo, el medio ambiente del árbol *Sequoia sempervirens*, que crece en las costas nubladas del norte de California. Dentro del volumen tridimensional del medio ambiente del árbol hay fuertes gradientes verticales de luz, temperatura, niebla y otros componentes. Hay una clara discontinuidad en estos gradientes verticales en la superficie del suelo. Por ejemplo, la temperatura del suelo es totalmente diferente de la temperatura del aire y puede aumentar o disminuir según las épocas del año. Marginalmente también existen gradientes ambientales similares, pero más ligeros. En todo caso es muy difícil definir con precisión los límites espaciales del medio ambiental del árbol; la corriente de energía (radiación, calor), atmósfera, agua y nutrientes que entran y salen del medio ambiente inmediato pueden depender de fenómenos y condiciones relativamente distantes. Así estos fenómenos y fuentes distantes también constituyen parte del medio ambiente total del árbol, aunque no se ajustan dentro del volumen tridimensional, comparativamente preciso, del medio ambiente inmediato. Los minerales necesarios, tales como calcio y fosfatos, están en el terreno cerca de las raíces; pero la luz utilizada en la fotosíntesis viene del sol, que está a 150 millones de kilómetros en el espacio. Aunque la luz tarda alrededor de 8 minutos en llegar del sol al árbol, puede llegar a las hojas que están a 100 metros de altura sobre el terreno mucho antes que un ion fosfato que parta del suelo al mismo tiempo. En consecuencia, el distante sol forma parte del medio ambiente inmediato, tanto como los iones

fosfato del suelo. El medio ambiente de *Sequoia sempervirens* ocupa un espacio tridimensional, pero con límites mal definidos. El medio del árbol tiene asimismo una cierta continuidad a lo largo del tiempo, ya que la noche alterna con el día, el invierno sigue al verano y el árbol crece más alto y adquiere nuevo espacio ambiental año con año.

COMPONENTES AMBIENTALES

Un medio ambiente es un complejo de muchos factores que interactúan no solamente con los organismos, sino entre ellos mismos. Como resultado de ello, es difícil aislar una parte del medio y cambiarla sin afectar a otras partes del medio ambiente. Sin embargo, si queremos entender la estructura y funcionamiento de un medio, debemos subdivirlo de una manera abstracta para saber qué medir y qué estudiar.

Algunos ecólogos dividen el medio ambiente en dos partes: el medio físico y el medio biológico. En cierta forma esto es un tanto artificial, puesto que el medio actúa como un sistema complejo único y los efectos que otros organismos producen en el medio generalmente se expresan y perciben por medio de los factores físicos. Por ejemplo, el efecto que un árbol alto y frondoso produce en un semillero que crece bajo él, se expresa fundamentalmente como una reducción de la cantidad de luz que cae sobre los vástagos. El diagrama que aparece en la fig. 2-1 muestra algunas de las complejas interacciones que tienen lugar entre las plantas y los principales componentes de su medio ambiental. Nótese cuán indirectos pueden ser los efectos de muchos factores.

En cualquier momento dado, los ambientes difieren tanto en el valor absoluto como en el relativo de estos factores. Asimismo difieren en velocidad con que algunos factores circulan a través del medio, por ejemplo, calor y agua. Debemos recordar que los medios son dinámicos —esto es, cambian con el tiempo (cíclica, o acumulativamente) y hay un flujo y reflujo de algunos componentes que entran y salen de ellos. El resultado es que en cualquier medio ambiente natural existen gradientes, fuertes o débiles, a través del tiempo y del espacio. No basta con medir las acumulaciones de los componentes principales de un punto dado en un instante de tiempo dado; es preciso conocer ambos gradientes, el espacial y el temporal, y los grados de variación para los factores ambientales de importancia.

En una pequeña hondonada o barranca, la cantidad de radiación solar recibida en invierno mostrará una empinada gradiente horizontal de las zonas soleadas a las sombreadas. Esto ocasiona que las temperaturas de la tierra y de las partes bajas del aire tengan gradientes similares a través de la barranca. En las zonas más cálidas habrá asimismo un

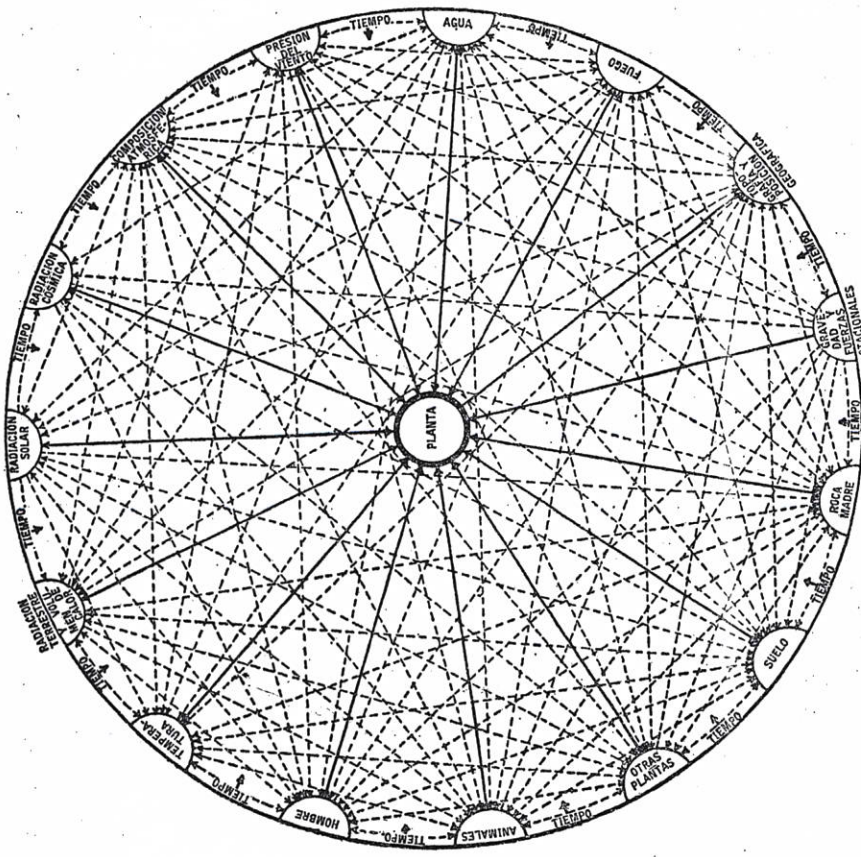


Fig. 2-1. Representación esquemática de las complejas interacciones holocénicas entre los factores del medio ambiente y un organismo. Las líneas continuas muestran las relaciones planta-factor; las líneas quebradas muestran las interacciones entre los factores. El tiempo no es un factor del medio ambiente, sino una dimensión; su influencia modificadora está indicada por flechas dirigidas hacia adentro en el borde del diagrama. Diagrama tomado de Billings (1952).

gradiente vertical excesivo de la temperatura del aire en un día despejado de invierno. Esto ocurre porque el aire muy cercano a la tierra absorbe el calor de ésta, mientras que el aire más alto permanece frío. La temperatura en esta misma zona muestra un gradiente empinado en relación con el tiempo, cuando la noche reemplaza al día y la absorción de calor cesa, mientras la pérdida de calor continúa. Por consiguiente, el medio en la barranca es dinámico, aun por la sola temperatura. La distribución y el crecimiento de organismos en ella refleja estas diferencias; la parte soleada estará poblada por formas que requieren calor y resisten a la desecación, las cuales comenzarán a crecer a prin-

cipios de primavera, mientras que las partes sombrías tendrán organismos que requieran menos calor, menos luz y más agua.

La tabla 2-1 enumera los principales componentes físicos y biológicos de un medio natural típico, componentes que describiremos brevemente a continuación.

TABLA 2-1. Componentes ambientales

Factores físicos	Factores biológicos
<ul style="list-style-type: none"> 1 Energía 2 Radiación 3 Temperatura y flujo de calor 4 Agua 5 Gases atmosféricos y viento 6 Fuego 7 Gravedad 8 Topografía 9 Substrato geológico 10 Suelo 	<ul style="list-style-type: none"> Plantas verdes Plantas no verdes Desintegradores Parásitos Simbiontes Animales Hombres

FACTORES FISICOS

Energía

Radiación. Radiación es energía en movimiento a la velocidad de la luz o cercana a ésta. Prácticamente toda la energía de un ecosistema se origina de la radiación del sol —es decir, de "radiación solar". Menores cantidades de radiación cósmica de alta energía que provienen de más allá del sistema solar, llegan también a nuestro medio ambiente; y aunque no contribuyen gran cosa a la corriente energética del ecosistema, tienen considerable importancia biológica debido a sus efectos ionizantes sobre la estructura de los cromosomas. Radiaciones similares de alta energía son recibidas en algunos medios locales debido a la presencia de rocas radiactivas. En los alrededores de volcanes y fumarolas, algo de energía térmica (calor) de origen no solar se añade al medio local. Pero todas estas fuentes son de poca importancia, ya que es la radiación solar la que proporciona la energía necesaria para calentar el ambiente y conducir al ecosistema por medio de energía almacenada durante la fotosíntesis.

La radiación solar tal como es recibida en la superficie terrestre consta fundamentalmente de radiaciones visibles o luz, radiaciones termales o infrarrojas y radiaciones ultravioleta, cuyas cantidades relativas

siguen este orden. Además, rayos X solares y partículas solares de alta energía (electrones y protones) son recibidas en las capas atmosféricas superiores. Los rayos X son absorbidos por gases atmosféricos a grandes alturas, como lo son la mayoría de los rayos ultravioleta. Muchas de las partículas cargadas son atrapadas en las bandas de radiaciones Van Allen a cierta distancia sobre la tierra.

Luz es aquella radiación cuyas longitudes de onda oscilan entre 400 y 760 milimicras, con el violeta colocado en el extremo de longitud de onda más corta del espectro solar y el rojo en el extremo de mayor longitud. La luz es visible a nuestros ojos, mientras que otras radiaciones no lo son. La luz es asimismo la radiación efectiva en la fotosíntesis y es importante para el calentamiento del medio ambiente en una extensión considerable. La luz constituye casi la mitad de la radiación solar que llega a la superficie terrestre.

La mayor parte del resto de la radiación solar es la radiación infrarroja, con rayos cuya longitud de onda es de más de 760 milimicras. Es invisible al ojo humano, pero puede sentirse como calor radiante. Una porción relativamente pequeña de radiación solar es la ultravioleta, con longitudes de onda más cortas que la luz visible. Toda la radiación solar va mermando a medida que atraviesa la atmósfera, por absorción atmosférica y por esparcimiento. Sin embargo, esta reducción es mucho más notable y de mayor importancia biológica en las radiaciones ultravioleta. Buena parte de la radiación solar ultravioleta es absorbida por la capa de ozono de la atmósfera a unos 25 kilómetros de altura, lo cual es un hecho afortunado para la vida en la tierra, debido a los efectos perjudiciales de los rayos ultravioleta sobre las células. A una altura de 4,200 metros, como en la cima del Monte Evans en Colorado, hay el doble de radiación ultravioleta que a nivel del mar. Puede hacer frío en un día despejado de verano en dicha cima, pero, debido a la gran proporción de radiación ultravioleta, una persona se quema con el sol rápidamente —aún más rápidamente si hay bancos de nieve que emitan reflejos solares. La radiación de alta energía de origen cósmico es además más intensa en las cumbres de las montañas. Con cantidades más altas de todas clases de radiaciones, las localidades alpinas presentan un medio ambiente con radiaciones severas que producen efectos biológicos pronunciados.

Puesto que la radiación solar proporciona la energía para la fotosíntesis y además constituye la fuente de calor para el medio ambiente, es preciso saber cómo comparar los diferentes medios por lo que respecta a las cantidades de radiación que reciban. Será menester averiguar tres factores: 1) la intensidad o cantidad por unidad superficial, por unidad

tiempo; 2) la composición en cuanto a calidad o longitud de onda, y 3) la duración o fotoperíodo.

Si bien la intensidad puede medirse por medio de medidores fotoeléctricos en términos de unidades luminicas tales como bujías-pies, es mejor medirla en unidades de energía, tales como: 1) ergios por centímetro cuadrado por segundo o 2) langleys. Un langley es igual a una caloría gramo por centímetro cuadrado. La velocidad de captación de energía a nivel del mar, medida al mediodía en tiempo despejado de verano, suele ser alrededor de 1.3 a 1.4 langleys por minuto. Pero en las montañas altas, el grado de captación de energía puede ser de 1.6 a 1.8 langleys por minuto. En el borde exterior de la atmósfera terrestre, es de 2 langleys por minuto —la llamada "constante solar". Así, la atmósfera absorbe algo de radiación solar. La atmósfera, a su vez, irradia esta energía de ondas de grandes longitudes, algunas de las cuales alcanzan la superficie terrestre. Las cifras registradas, de 1.3 a 1.8 langleys por minuto al mediodía, incluyen parte de esta radiación térmica que desciende de la atmósfera.

Los instrumentos usados para medir la radiación en unidades de energía son muy importantes en el estudio del contingente de *energía* de un medio ambiente. Hay varios tipos y se llaman radiómetros o piroheliómetros; tales instrumentos pueden determinar el número total de langleys recibidos por día en las diferentes épocas del año en diferentes latitudes y altitudes. Otros instrumentos conocidos como radiómetros netos, indican la diferencia entre esta radiación aférente (ganancia de energía) y la pérdida de energía térmica que escapa del suelo o de las superficies con vegetación. Con estos radiómetros netos, podemos obtener alguna idea sobre la cantidad neta de energía disponible para calentar el aire y el suelo, para evaporar el agua y efectuar la fotosíntesis en los distintos tipos de ecosistemas.

Temperatura y flujo de calor. La energía radiante puede ser absorbida por las moléculas de gases líquidos o sólidos. Dicha absorción origina la temperatura de la sustancia absorbente. Si en el medio existen temperaturas diferentes, la energía fluye en forma de calor de la sustancia más caliente a la sustancia o región más fría. Esto puede efectuarse por conducción molecular, por movimiento de masas (corrientes de agua o aire), o por rerradiación de ondas de mayor longitud. La energía también puede liberarse de nuevo como calor latente, por evaporación. Como resultado de estos procesos, se produce una disminución en la temperatura de la sustancia o cuerpo que está perdiendo calor. Por lo tanto, la temperatura es la medida de la tendencia de una sustancia a liberar calor. El calor va de sustancias calientes (temperaturas altas) a sustancias más frías (temperaturas más altas).

En el medio y los organismos, son importantes dos aspectos de la temperatura. Primero, la *temperatura absoluta* que gobierna la velocidad de los procesos biológicos y las reacciones físicas. La temperatura absoluta de un cuerpo o superficie determina también su pérdida de calor por radiación; esta pérdida radiacional es proporcional a la temperatura absoluta del cuerpo elevada a la cuarta potencia. Segundo, las *temperaturas relativas* de los organismos y de las diferentes partes del medio indican la dirección y velocidad del flujo de calor por otros procesos, como la conducción. Ambas temperaturas, absoluta y relativa, pueden ser convenientemente determinadas por medio de termómetros a escala, pequeños o grandes, con registradores o de lectura directa.

Puesto que tanto la radiación solar como la temperatura tienen ciclos diarios y anuales, el calor está lejos de permanecer estático en la mayoría de los ambientes. Existe una corriente externa continua de calor entre el medio ambiente y los organismos, primero en un sentido y luego en el opuesto. Para poder entender las relaciones de energía en el medio ambiente y el ecosistema, es preciso tener amplios conocimientos sobre estos procesos de transferencia de calor. Por supuesto, esto significa que debemos conocer las temperaturas absoluta y relativa de los organismos y componentes ambientales no sólo en un momento dado, sino continuamente a través de los ciclos diarios y anuales.

Toda vez que la fuente primaria de la mayor parte del calor del medio ambiente es la radiación solar, cabría esperar encontrar las más altas temperaturas en aquellos medios que reciban las mayores cantidades de radiación solar. Así sucede hasta cierto punto. Por ejemplo, en los trópicos, donde la radiación solar es alta durante todo el año, la temperatura también lo es durante todo el año. Esto acontece particularmente en los desiertos tropicales, donde hay pocas nubes que se interpongan a la radiación solar. Esta misma carencia de nubes también ocasiona una pérdida de radiación térmica, por lo que las noches tienden a ser relativamente frías y se registra una considerable amplitud diaria en el ciclo de temperatura. Hay más uniformidad en las temperaturas cálidas de las regiones tropicales de bosques lluviosos, donde las nubes evitan que las temperaturas diurnas y nocturnas alcancen los extremos que se encuentran en las condiciones desérticas.

Los medios con temperaturas más bajas están en las regiones polares y en las regiones alpinas, aledañas a las cumbres de las altas cordilleras. Estos medios tienen, en el verano, períodos durante los cuales la proporción de radiación solar es alta, pero estos períodos de alta radiación solar se sobrecompensan con prolongados períodos invernales de oscuridad, con bajos ángulos de recepción de los rayos solares, fusión de buena cantidad de nieve por reflexión y, en el caso de las regiones

alpinas, con una atmósfera enrarecida que no absorbe mucha radiación de la tierra ni del sol. Considerando el año en su conjunto, los totales de radiación solar que alcanzan las superficies secas del suelo no son grandes. El poco calor que se absorbe no tarda en irradiarse al enrarecido aire montañoso o al despejado cielo nocturno. En consecuencia, la temperatura desciende a niveles extremadamente bajos y permanece así durante meses durante el período de escasa iluminación solar.

El aire no absorbe una gran cantidad de radiación solar directamente. La temperatura de las capas más bajas de aire aumenta primordialmente por la absorción de radiaciones termales de onda larga procedentes del suelo caliente, así como por difusión y conducción del calor, a partir de esta superficie caliente del terreno. Compárense, por ejemplo, las temperaturas cálidas de las capas inferiores de aire en un desierto seco, rocas y arena con las temperaturas frías de la nieve en fusión, ambas en días brillantes y soleados.

Debido a la densidad y al bajo calor específico del suelo seco, su temperatura se eleva rápidamente bajo la acción de la luz solar. Mientras más alta sea la temperatura del suelo, mayor será la tendencia de éste a perder calor por radiación, conducción o difusión hacia las capas bajas de aire. La temperatura del agua aumenta más lentamente que la de la tierra o del terreno rocoso, pero conserva el calor por más tiempo. Debido a la transparencia y mezcla del agua, el calor tiende a difundirse con bastante rapidez a una profundidad considerable. En el suelo, en cambio, el calor se trasmite con relativa lentitud hacia las profundidades, debido a que sólo puede hacerlo por conducción. El resultado es un gradiente de temperatura un tanto agudo de la superficie de los suelos a una profundidad de 30 cm y bajo condiciones secas y soleadas. La superficie tiene una temperatura relativamente alta durante el día, pero algo más fría por la noche, a medida que el calor fluye hacia el interior del suelo y fuera de él. Esta diferencia de temperatura diurna en la superficie de los terrenos desérticos puede llegar hasta 38°C. La curva diaria del flujo de calor no penetra más allá de 30 cm, pero la curva anual de calor puede penetrar mucho más allá, hasta varios metros en los climas cálidos.

Los datos de la figura 2-2 muestran el marcado ciclo diario de la temperatura en la superficie del suelo y capas bajas de aire, así como la falta de tal ciclo diurno en la temperatura del subsuelo. Sin embargo, la temperatura del subsuelo muestra un largo y paulatino ciclo anual, alcanzando su máximo a principios del otoño y sus niveles más bajos a fines del invierno o comienzos de la primavera.

Además de los ciclos diarios y anuales hay gradientes de temperatura horizontales y verticales. En lugares donde la radiación solar alcan-

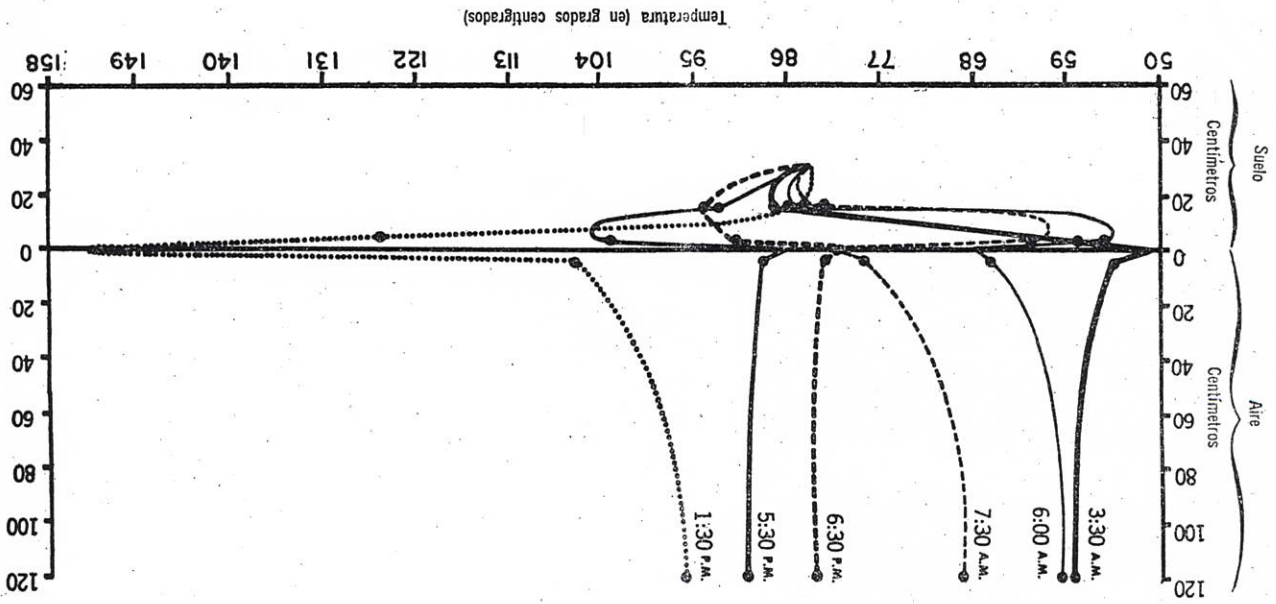


Fig. 2-2. Ciclo diario de las bajas temperaturas del aire y del suelo como se observa en los perfiles de temperatura en determinados momentos del día. Nótese la severidad del medio ambiente de la superficie del suelo indicada por los extremos altos y bajos comparados con la relativa carencia de variación diaria por arriba de los 30 centímetros donde solo existe un ciclo anual. Datos de una área arenosa con vegetación en el desierto de Nevada (31 de julio de 1953) con tiempo despejado.

za la mayor parte de la superficie del terreno, la temperatura del aire durante el día aumenta hacia abajo, de tal modo que la temperatura máxima se encuentra exactamente sobre la superficie del suelo. Al mismo tiempo la temperatura más alta del suelo se registra, claro está, en la superficie, que por regla general tiene una temperatura un poco más alta que el aire inmediatamente por encima de ella. En tales localidades, los gradientes de temperatura generalmente se invierten por la noche; tanto la temperatura mínima del aire como la temperatura mínima del suelo están muy cerca de la superficie del suelo. Desde el punto de vista de la tolerancia de las plántulas a la temperatura, es fácil ver que esta capa de aire que limita con la superficie del suelo puede alcanzar temperaturas críticamente altas o bajas, lo cual ocasionará la muerte o el daño de la planta. Las primeras temperaturas de congelación en el otoño y las últimas de la primavera a menudo se confinan exclusivamente a esta delgada capa de aire en las noches despejadas y sin viento. Mientras más espesa sea la cubierta vegetal, menos marcada será esta capa de temperatura cercana a la superficie del suelo. Los días brillantes, cálidos y las noches claras a principios de primavera, producen un marcado ciclo diario de las temperaturas de las capas inferiores de aire en los bosques deciduos desprovistos de hojas que crecen al este de los Estados Unidos. En cambio, hay muy poca variación diurna de estas temperaturas en mayo, después que árboles y arbustos han formado sus nuevos follajes.

Los gradientes horizontales de temperatura están grandemente influenciados por la topografía y por el tipo de cubierta vegetal. Debido al efecto cobertor del follaje sobre la entrada y salida de radiación en las áreas boscosas, en éstas se registran temperaturas más bajas durante el día y más altas durante la noche, que en las áreas abiertas adyacentes a ellas. Las áreas de topografía ondulada o quebrada, a menudo presentan diferencias considerables en la temperatura de lugar en lugar. En el hemisferio norte, por ejemplo, una vertiente orientada hacia el sur estará más caliente en el verano que un declive vecino orientado hacia el norte, el cual, debido al menor ángulo solar, recibe menos radiación solar. Además puede haber muchas capas de nieve en el declive orientado hacia el norte, mientras que el declive opuesto, orientado hacia el sur, está caliente y soleado. Este tipo de situación de temperatura permite que al iniciarse la primavera, las plantas comiencen a crecer primero en el declive soleado. Esto además permite que muchas clases de plantas existan en lugares alejados muy al norte de su localidad usual, en las laderas cálidas de las colinas orientadas hacia el sur. Y a la inversa, la vegetación comienza a crecer más tarde en los declives sombreados y fríos, donde las plantas nórdicas o boreales alcanzan

su límite de crecimiento hacia el sur. Por supuesto, en el hemisferio sur, la situación es inversa.

Comparado con el aire caliente, el aire frío es relativamente denso y pesado. Debido a este aumento de peso que sufre el aire conforme se va enfriando durante la noche, desciende por las laderas y cañones hasta las hondonadas y valles. Este fenómeno, denominado *corriente de aire frío* (cold air drainage), se efectúa de la siguiente manera: En la tarde, cuando el tiempo está apacible y claro, el aire frío procedente de las laderas más altas desciende a las barrancas, cañadas y cañones hasta el valle y, por ser más pesado, corre bajo el cálido aire de los valles, empujándolo hacia arriba y formando un "lago" de aire frío en el valle. El aire queda entonces por encima del aire frío, a una altura de cien o varios cientos de metros sobre el piso del valle. En resultado es la llamada *inversión de temperatura*. En tal situación, las laderas medias de una montaña son mucho más cálidas en una noche de tiempo despejado, que el valle que yace abajo o que las cumbres más altas. En un cañón, durante la noche, es posible sentir el aire frío moviéndose hacia abajo desde las laderas superiores. Por consiguiente, el fondo de un cañón no es un lugar particularmente confortable para acampar de noche, pues es más frío que cualquiera de sus laderas. En lugares montañosos o con colinas como California, Nevada y la parte oeste de Carolina del Norte, los fondos de los valles pueden estar de 10 a 20°F (—12 a —11.6°C) más fríos que las laderas situadas a más de 300 metros de altura. Muchas especies de plantas tales como el piñonero (*Pinus monophylla*) de Nevada, están restringidas a vivir en los declives cálidos más que en los valles fríos o en las heladas cúspides azotadas por el viento. El conocimiento de los efectos de la corriente de aire frío (cold air drainage) y la inversión de temperatura, es de gran significado práctico para el cultivo de plantas delicadas, así como para emplazar arboledas de naranjos, huertos de duraznos y otros cultivos susceptibles a las heladas.

Las plantas difieren en sus respuestas metabólicas a la temperatura y en su tolerancia a las temperaturas extremas. Hay diferencias considerables en la tolerancia de temperaturas no sólo de una especie a otra, sino en una misma planta de una época a otra del año. En general, hay poca actividad metabólica a temperaturas inferiores a 0°C (32°F) o superiores a 45°C (113°F). Sin embargo, existen plantas árticas y alpinas extremadamente resistentes, capaces de fotosíntesis a temperaturas inferiores a la congelación, y buen número de plantas están activas a temperaturas por encima de los 40°C (104°F). Muchas plantas mueren con temperaturas de congelación tales como 0°C, y muchas plantas tropicales mueren por enfriamiento aun a temperaturas más altas. Algunas plantas ártico-alpinas mueren a temperaturas moderada-

mente cálidas, mientras que casi todas las semillas son inactivadas o mueren después de una exposición prolongada a temperaturas superiores a 55°C (131°F). Por otra parte, algunas clases de algas cianofíceas pueden tolerar, en las primaveras calientes, temperaturas sobre los 70°C (158°F) y mueren o se inactivan a temperaturas inferiores a 55°C.

Las plantas, al contrario de lo que sucede en los animales de sangre caliente, están a merced del medio ambiente en lo que se refiere a la temperatura. Las temperaturas en los vegetales son el resultado de procesos complejos, en los cuales el calor es intercambiado con el medio ambiente. Excepto en las plantas expuestas a la luz solar de alta intensidad, las temperaturas de hojas, tallos, flores y frutos son muy semejantes a la temperatura del aire ambiental. Sin embargo, bajo la luz del sol brillante, la temperatura de las plantas, puede estar de 10 a 20°C por encima de la temperatura del aire que las rodea, aunque cuando una sombra pasa entre la planta y los rayos directos del sol, la temperatura desciende rápidamente hasta igualar la del aire circulante, y en ocasiones llega incluso a estar por debajo de ésta.

Una planta puede captar calor en varias formas. Esta captación es principalmente por absorción de la radiación, por conducción desde la tenue capa de aire o agua que rodea la superficie de la hoja o el tallo, y por la respiración. La pérdida de calor puede hacerse por conducción y difusión hacia el medio que rodea a la planta, por radiación de ondas de gran longitud o como calor latente por evaporación y transpiración de agua. Todas las hojas, asimismo, reflejan algo de luz y de energía infrarroja, antes de que la energía radiante pueda entrar a la economía térmica de la hoja. En último análisis, una hoja ordinaria es un eficiente colector de energía luminosa por medio de la fotosíntesis, y al mismo tiempo se encarga de que la temperatura de la hoja no se eleve más de un determinado límite, para lo cual pierde calor en la transpiración, conducción, difusión, y radiación.

La mejor medida de la ganancia y pérdida de calor en un medio ambiente está proporcionada por la determinación del calor o energía almacenada. La cantidad de energía es un excelente integrador de las condiciones físicas del medio ambiente, pero comprende algunas cosas que todavía no han encontrado explicación y que se discutirán más adelante.

Agua

Puesto que todo ser viviente requiere agua, y puesto que dicho líquido está desigualmente distribuido sobre la tierra, su abundancia o escasez se refleja notablemente en las características de la vegeta-

ción. Exuberantes bosques lluviosos de clima templado, saturados de agua y musgos, se localizan a lo largo de las costas y montañas cercanas al mar del estado de Washington. Y sin embargo, a menos de 160 Km al este, cruzando la cadena montañosa de las Cascades, hay especies de *Artemisia* calcinadas por el sol desértico. ¿Por qué es esto? La respuesta es parcialmente física y parcialmente biológica. Los medios son decididamente diferentes en ambas regiones, debido a diferencias en la precipitación y en la radiación solar. En consecuencia, las vegetaciones son distintas debido a los efectos selectivos que el agua y la sequía producen sobre los diversos tipos de sistemas de genes de la flora existente en la localidad.

La cantidad de agua en la atmósfera terrestre es sumamente limitada, pero muy móvil, y circula continuamente del aire a la tierra o al mar y de vuelta a la atmósfera. Según R. C. Sutcliffe, meteorólogo británico, la atmósfera terrestre contiene, en cualquier momento dado, sólo unos 2.5 cm de precipitación pluvial. Considerando a la tierra como un todo, esta cantidad equivaldría a provisión de agua suficiente para diez días. Dado que no hay sequías mundiales, la circulación de

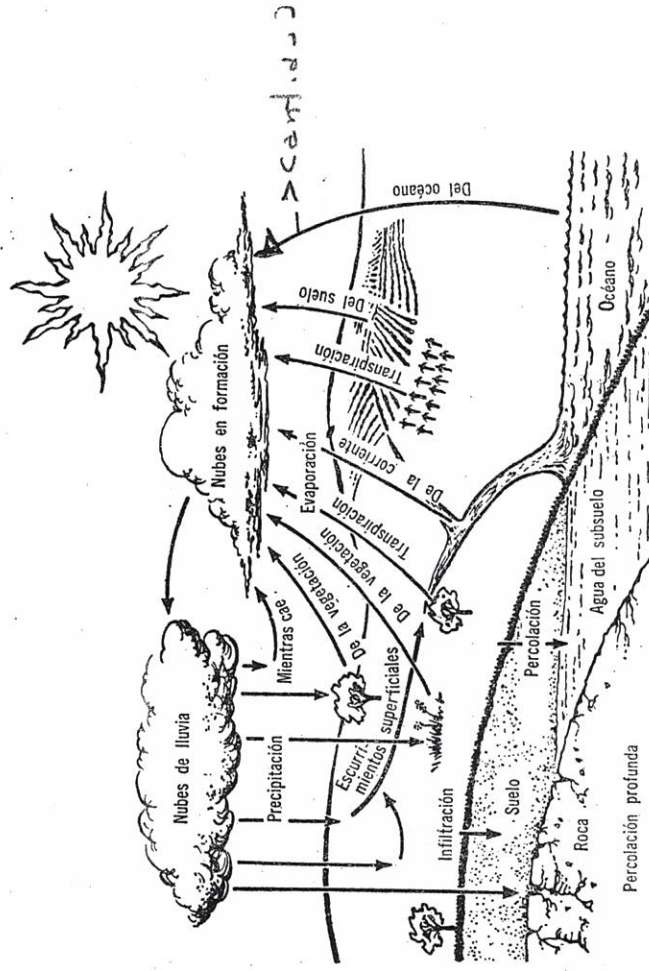


Fig. 2-3. Representación esquemática del ciclo hidrológico. Adaptado de Water ... The Yearbook of Agriculture (1955); cortesía de U. S. Department of Agriculture.

esta agua por precipitación, corrientes, transpiración y evaporación, debe ser continua y relativamente rápida. Esta circulación, llamada *ciclo hidrológico* (o ciclo del agua), está representada en el diagrama de la fig. 2-3.

Aunque considerado con base en un promedio mundial el ciclo tiene un ritmo de rotación relativamente rápido, está lejos de ser uniforme tanto en el tiempo como en el espacio. Algunas partes de la tierra reciben cientos de centímetros de precipitación en un año, mientras que otras, tales como las costas del norte de Chile, son casi nulas en cuanto a ella. En muchos lugares el ciclo cambia durante las estaciones del año, con estaciones secas seguidas regularmente por otras húmedas. En California, por ejemplo, el verano es siempre muy seco, pero durante el invierno caen fuertes lluvias.

En las planicies del norte de la India, en cambio, el verano es la estación húmeda, cuando las lluvias monzónicas siguen a la sequía de primavera. En cada lugar, el período de crecimiento y floración de la vegetación nativa está claramente ajustado a estas lluvias estacionales y períodos de sequía. Las estadísticas climáticas de los últimos 100 años, el estudio de los anillos o círculos anuales de los troncos de árboles y la investigación sobre avances y retrocesos de los glaciares, indican que también existen ciclos más largos de humedad y sequía. Algunos de ellos son cortos, con duración de unos pocos años; otros se miden en miles de años.

Algo del agua que cae sobre los continentes en forma de lluvia o nieve se origina por condensación del vapor de agua que penetra a la atmósfera, proveniente de la evaporación de los terrenos o de la transpiración de los vegetales. Sin embargo, la mayoría de este vapor de agua precipitable que flota sobre los continentes, se deriva directamente de la superficie del mar, por evaporación. Este vapor de agua es llevado sobre las franjas costeras en masas de aire que viajan del mar a la tierra en la circulación atmosférica general. Al elevarse sobre la tierra, ya sea por difusión o debido a las colinas o montañas, el aire se enfría por expansión y el vapor de agua se condensa formando nubes de lluvia. Si la humedad es mayor aún, el agua se precipita en forma de lluvia.

En el estado de Washington, la principal fuente de vapor de agua es el Océano Pacífico. Este vapor de agua es llevado hacia las costas por vientos que circulan alrededor de centros tormentosos de baja presión que se mueven hacia el sudeste procedentes de las Islas Aleutianas o del Golfo de Alaska, principalmente durante la época más fría del año. Como este aire marítimo choca con las cadenas montañosas de las costas, es forzado a elevarse. Al elevarse, se enfría por expansión y el vapor de agua se condensa en nubes de lluvia que se descargan en

aguaceros. Esto ocasiona una elevada precipitación pluvial en las laderas de estas montañas orientadas hacia el mar.

Por ejemplo, en el lago Quinault, en la parte occidental de las montañas costeras, el porcentaje de precipitación anual es de 337 cm. Los majestuosos bosques cercanos al lago, ricos en diversos tipos de abetos, reflejan la abundancia de lluvias. A medida que el aire continúa elevándose sobre la cordillera costera de las Montañas Olímpicas, aumenta la condensación, y por ende, la precipitación. Debido a que las temperaturas descienden en invierno, gran parte de la precipitación durante esa época del año es en forma de nieve, sobre todo en las más altas elevaciones. Cuando el aire desciende por la parte oriental de las Olímpicas hasta el canal de Puget Sound, se calienta por compresión. Puesto que ha perdido parte de su humedad en el lado occidental de las montañas y se ha calentado, ahora puede conservar más de ella, por lo que la precipitación es mucho más baja en las costas del Sur. Seattle recibe sólo alrededor de 88 centímetros por año. Esta cantidad es suficiente para sostener otro bosque de abetos, aunque no tan exuberantes como algunos del lago Quinault. Sin embargo, la mera presencia de este bosque que cerca de Seattle, es una indicación de que buena parte de la precipitación pluvial de Quinault pasa a los ríos y arroyos, y no es utilizada ni necesaria por la vegetación.

Al moverse el aire sobre las montañas Cascade al este de Seattle, se enfría de nuevo rápidamente y la precipitación pluvial en las costas occidentales es considerable. Sin embargo, puesto que el aire está ahora más seco que cuando flotaba sobre el océano, la precipitación no es tan considerable como en Quinault. En las Cascades, varía de 200 a 250 centímetros por año a alturas de 600 metros. Gran parte de esta precipitación cae en forma de nevadas en las máximas alturas. Cuando el aire cruza la cresta de la Cascade, ya ha perdido bastante de su vapor de agua. Conforme desciende y se calienta hacia el lado este, las nubes se evaporan fácilmente, las lluvias son escasas o nulas y el aire es tan seco que favorece una alta evaporación. Debido a esto, el valle del río Columbia es un desierto con un registro de precipitación anual de 23 centímetros en Wenatchee en el norte y de sólo 18 centímetros en Kennewick en el sur. La vegetación nativa en las oscuras rocas volcánicas y en los suelos profundos sedimentarios está representada por arbustos desérticos escasamente esparcidos y macollas de zacates resistentes a la sequía. Sería muy difícil encontrar un contraste más agudo que entre este páramo y los altos, frondosos bosques que crecen al oeste de las montañas; la diferencia puede atribuirse directamente a las variaciones en la cantidad de agua disponible para el crecimiento de las plantas.

En el ejemplo anterior, las montañas causan el efecto llamado *sombra de lluvia*; producen una región seca a sotavento, semejante a la sombra larga que un árbol produce al caer la tarde. El lago Quinault, situado al oeste de las montañas, queda frente a la sombra de lluvia y recibe todo su caudal al empezar a elevarse el aire. Kennewick, en cambio, por estar detrás de las montañas, queda en medio de esa sombra de lluvia, por lo que recibe poca o ninguna lluvia a medida que el aire vuelve a descender a bajas altitudes, se calienta y se evapora.

Por la misma razón, cualquier área montañosa alta recibe mayor cantidad de lluvias que las áreas bajas adyacentes. Las montañas localizadas al paso de los vientos oceánicos húmedos son siempre muy lluviosas, como por ejemplo las montañas de Hawaii y las Filipinas que sufren la acción de los vientos tropicales; las vertientes sur de los Himalayas son cruzados por los monzones del Océano Indico; las Smoky Mountains y el monte Blue Ridge de Carolina del Norte, que interceptan el aire cálido y húmedo procedente del Golfo de México.

Para valorar el papel del agua en el medio, es menester partir de datos sobre la frecuencia, abundancia y tipo de precipitación, según se ha bosquejado líneas arriba. Pero también hacen falta otros informes. Es necesario conocer qué cantidad del agua precipitada penetra a los vegetales e interviene en el metabolismo del protoplasma, a qué ritmo se pierde por transpiración y se reemplaza a partir del agua del suelo por medio de la absorción. En otras palabras, es preciso conocer la efectividad de la precipitación como fuente disponible de humedad del suelo, y también la efectividad de la vegetación para utilizar y conservar dicha humedad.

No toda la lluvia que se precipita en una región queda a disposición de las plantas como humedad del suelo. Según el grado y clase de precipitación, así como de la naturaleza de la vegetación, parte del agua es interceptada por hojas y ramas; de ésta, una buena porción se evapora sin llegar al suelo. Algo del agua gotea de las ramas y hojas, y una cantidad considerable que escurre hacia abajo por los troncos y tallos. En la vegetación abierta, mucha de la precipitación llega al suelo como "caída directa", mientras que en los bosques densos de coníferas las fuertes lluvias pueden producir una "caída indirecta" de consideración por medio del "goteo de hojas" o el "escurrimiento de tallos". Las lluvias de corta duración, sobre todo cuando hay sol, pueden ser casi totalmente interceptadas y el agua evaporarse sin alcanzar la superficie del suelo.

Una vez en la superficie, el agua corre por riachuelos o arroyos, o también puede infiltrarse en el suelo. La proporción entre el agua que corre y la que se filtra depende de muchos factores: el grado y tipo

de precipitación, el grado de interceptación producida por la vegetación; lo poroso o compacto del suelo; la cantidad de restos de hojas y humus acumulada en el suelo y en la superficie de éste; si la tierra está o no congelada; la cantidad de agua que ya contenga la tierra, y el declive de las laderas. Un área desértica, rocosa y con declives, no es capaz de conservar el agua de un breve aguacero o tormenta; gran parte de esa agua corre libremente y el suelo no alcanza a humedecerse más que a unos 5 ó 7 cm de profundidad. En cambio, una lluvia similar sobre una tierra suelta, poblada por bosques densos y con suelos ricos en humus, absorbe el líquido como una esponja y el efecto de la corriente a los riachuelos será insignificante. En tales regiones boscosas, los ríos no aumentan considerablemente su caudal sino hasta después de varios días de fuertes lluvias, o durante el invierno, cuando los árboles pierden sus hojas y el suelo está congelado.

Una vez que el agua penetra en el suelo, se dirige lentamente hacia abajo, e impregna la tierra hasta su máxima capacidad de retención de agua antes de responder a la gravedad y penetrar aún más profundamente. La *capacidad de retención de agua* (o capacidad de campo) de un suelo, se mide en razón de su capacidad para retener el agua contrarrestando la fuerza de gravedad. Esta capacidad está determinada por el tamaño y la distribución de las partículas de tierra y la proporción de humus o materia orgánica. Las fuerzas que intervienen son: 1) *capilaridad*, que se refiere a la tensión superficial del agua en capas delgadas o pequeños espacios; y 2) *higroscopia*, o sea la absorción del agua por las partículas. Los suelos arcillosos o con gran cantidad de humus son capaces de retener mayor cantidad de agua que los suelos arenosos o con escaso material orgánico. Estas fuerzas del suelo son superiores a la gravedad hasta alcanzar la saturación, después de lo cual el agua desciende hacia la tierra seca. Esta agua percolada puede avanzar más profundamente hasta constituir la *capa de agua del subsuelo* o "agua freática", que se localiza a cierta profundidad debajo del suelo, donde se deposita como agua líquida libre, útil para pozos o manantiales.

La mayoría de las plantas dependen para subsistir más bien de la fracción capilar de la humedad del suelo que de la reserva de agua profunda. Sin embargo, existen algunas clases de árboles y arbustos como los algodoneros, los sauces y mezquites, principalmente en regiones secas, cuyas raíces penetran hasta la capa profunda de reserva de agua y utilizan dicho líquido. Tales plantas reciben el nombre de *freatofitas* o "plantas de pozo". Como en muchos casos la reserva de agua profunda fluye a lo largo de muchos kilómetros por debajo del suelo, las freatofitas desérticas pueden permanecer verdes aun después de lar-

que crecen sobre los árboles y utilizan directamente el agua de las lluvias, o bien absorben la que escurre por troncos y ramas. Debido al clima fresco de la región, estas epífitas son casi todas musgos y líquenes, en lugar de las orquídeas y de las epífitas bromeliáceas de las selvas lluviosas del trópico. En cambio, casi toda la escasa vegetación natural parcamente esparcida en la árida Cuenca de Columbia, al este de las Cascades, está compuesta por xerófitas. Hay cuatro tipos principales de xerófitas, a saber: 1) anuales, 2) freatofitas, 3) suculentas y 4) xerófitas verdaderas.

Las *anuales* son en realidad plantas que evaden la sequía, pues permanecen en forma de semilla durante el período seco; semejan diminutas mesófitas de vida corta que viven sólo cuando hay humedad en el suelo y producen semillas antes de su muerte al iniciarse una severa sequía. Las anuales están bien adaptadas a los más hostiles desiertos donde los intervalos entre lluvias pueden durar hasta varios años, pero están presentes en todos los desiertos.

Las *freatofitas* son asimismo plantas que evaden la desecación, ya que soportan largas sequías utilizando el agua freática que corre en el subsuelo del desierto, principalmente en los lugares cercanos a las montañas. *Sarcobatus* y sauce *Salsix* son buenos ejemplos de freatofitas en la cuenca desértica de Columbia.

Las *suculentas* soportan el período de sequía utilizando el agua almacenada en tallos y hojas. Los cactus son suculentas, pero raros en la Cuenca de Columbia, debido a lo frío del invierno y a la carencia de precipitación durante la estación cálida. Muchas suculentas son susceptibles a la congelación, por lo que son más comunes en desiertos subtropicales como los de Arizona.

Las *xerófitas verdaderas* están representadas en la Cuenca de Columbia por arbustos tales como *Artemisia* y *Grayia*. Una verdadera xerófitas debe ser capaz de captar agua de suelos relativamente secos, produciendo marcadas diferencias de presión osmótica en las células de hojas y raíces. Así mismo debe ser capaz de conservar el agua, disminuyendo los grados de transpiración durante la época seca; tal reducción, generalmente se logra mediante la existencia de hojas pequeñas, parduizas, que pueden desprenderse cuando las condiciones de sequedad del suelo llegan a ser severas. Entonces las plantas entran en vida latente y pueden resistir hasta uno o dos años de sequía. Algunas de las plantas pueden morir, pero las mejor adaptadas sobreviven para repoblar los desiertos con sus retoños cuando vuelven las lluvias.

Atmósfera y viento

Atmósfera. La atmósfera característica de la tierra rodea a todos los organismos terrestres, aun hasta las raíces de las plantas superiores y los hongos y bacterias del suelo. Aunque en principio consiste de nitrógeno relativamente inerte, proporciona a los organismos el oxígeno necesario para la respiración y el bióxido de carbono y vapor de agua requeridos en la fotosíntesis. Es también el reservorio a partir del cual se efectúa el lento ciclo del nitrógeno por ciertas bacterias, hacia las partes vivientes del ecosistema.

Con el aumento en altitud, disminuye el número de moléculas de cualquier gas por unidad volumen de atmósfera. En las montañas altas, hay escasez relativa de oxígeno, lo cual a veces puede ocasionar la muerte de seres vivos de lugares de baja altitud. Muchos seres humanos,

gos períodos de sequía, ya que el agua freática se renueva continuamente por las lluvias que caen en las montañas vecinas. En condiciones desérticas cuando la reserva de agua se forma a cierta distancia y queda separada del terreno húmedo cercano a la superficie por varios metros de suelo seco, se plantea un complicado problema: ¿Cómo hacen las raíces para atravesar la barrera del suelo aparentemente seco hasta alcanzar la capa de agua freática?

La mayoría de las plantas, sin embargo, no son freáticas y dependen del agua retenida por capilaridad en las partículas de suelo como su fuente hídrica inmediata. Este líquido penetra a las raíces en respuesta a las diferencias en las presiones de difusión, que son menores en las células radicales. La presión del agua dentro de las plantas se mantiene gracias a la pérdida de ella a través de las hojas por medio de los procesos evaporativos de la transpiración. Mientras la proporción de agua en el terreno sea lo suficientemente abundante para que su tensión sea inferior a la del interior de la planta, el agua penetra fácilmente a las raíces. Procederá entonces hacia el xilema, por el cual asciende hasta las hojas, y a partir de las células del mesófilo se difunde hacia el aire seco del exterior como vapor de agua. De esta manera, el agua regresa al aire en el ciclo hidrológico, ya sea por evaporación de las grandes extensiones de agua o superficies de suelo, o por transpiración del follaje. En este último caso, ha sido biológicamente efectiva en su viaje a través de la planta, aun cuando se necesita una cantidad considerable de agua "traseúnte" (momentánea) por cada gramo de peso seco que la planta crezca.

La cantidad de agua capilar o utilizable del suelo, depende de la textura, estructura y profundidad del mismo; del tiempo y la cantidad de precipitación; así como de la actividad transpirativa y la superficie foliar de la vegetación que utiliza el agua. Cuando el agua capilar se agota en la zona radical del suelo, las hojas se marchitan, caen o entran en vida latente. Si la sequía continúa, las plantas entran en vida latente o mueren, según sus relativas capacidades para resistir dicha sequía.

Plantas tales como los lirios acuáticos las espadañas y aneas, que tienen su raíces en el agua se llaman *hirofílas* y no pueden resistir sequías prolongadas. Las *mesófilas* son plantas que viven en lugares húmedos pero no en condiciones de humedad excesiva; las mesófitas varían en sus cualidades de resistencia a la desecación. Algunas sólo resisten muy pocos días, otras sobreviven algo más. Las plantas capaces de soportar semanas, meses o años en terrenos secos se denominan *xerófilas*.

Casi todas las plantas del bosque aledaño al lago Quinault, con sus 340 cm de precipitación por año y ningún período real de sequía, son mesófitas. Como en casi todos los climas lluviosos, hay plantas *epífitas*

animales y plantas, pueden llegar a adaptarse si se van aclimatando lentamente a las bajas presiones atmosféricas y a las bajas presiones parciales de oxígeno de las altas montañas. La vida nativa está ya metabólicamente ajustada de una u otra manera.

Menos bien conocido, aunque igual de obvio, es el hecho de que el bióxido de carbono varía de lugar a lugar aun a nivel del mar y, por supuesto, su proporción por volumen es pequeña a altitudes elevadas, aunque su concentración relativa se mantiene alrededor de 0.03 por ciento. En la actualidad hay alguna evidencia de que esta reducción en la proporción de bióxido de carbono en las altas montañas puede ser un factor importante en el medio ambiente de plantas alpinas.

La presión atmosférica por sí misma, afecta en su disminución altitudinal al hombre y a algunos animales. La mayoría de las personas han sentido, como si les estallara el tímpano, durante los ascensos o descensos rápidos en un avión o en un camino montañoso. A una altura de 3,600 metros, más de una tercera parte de la atmósfera queda abajo. Tan notable disminución de la presión atmosférica es una característica importante en los medios montañosos. Poco se conoce sobre los efectos que la reducción de presión produce sobre los vegetales, pero indudablemente juega un papel en aprovechamiento de bióxido de carbono y oxígeno.

Viento. El viento es atmósfera en movimiento. Sirve para la circulación del oxígeno, bióxido de carbono y vapor de agua. Sin sus efectos en el ciclo hidrológico la tierra sería árida, ya que el viento también está relacionado con la evaporación y pérdida de agua del medio ambiente. Algunos de sus efectos son físicos. El daño físico ocasionado a los árboles por los huracanes o en los riscos y cordilleras montañosas es prueba visible de su poder para determinar qué plantas pueden desarrollarse en los medios expuestos. Los lugares muy expuestos a los vientos están poblados fundamentalmente por plantas pequeñas que crecen bajo la protección de una roca o grieta, o por razones flexibles que se doblan con la brisa.

El viento es la causa principal del límite del crecimiento arbóreo en las altas montañas del hemisferio norte. Los árboles torcidos de este límite, o "krummholz" (fig. 2-4) no son el resultado de la sola presión del viento. La corteza y ramas de estos árboles son azotados por partículas de hielo y nieve arrastradas por los terribles vientos que soplan a esas altitudes. Sólo aquella parte del árbol que está cubierta por la nieve acumulada puede escapar a esta gélida acción. No obstante, la parte del árbol que da a sotavento está semiprotégida por el tronco, de lo cual resulta un ejemplar "en forma de bandera", es decir, con follaje de un solo lado. Los árboles pelados de un costado por la acción del

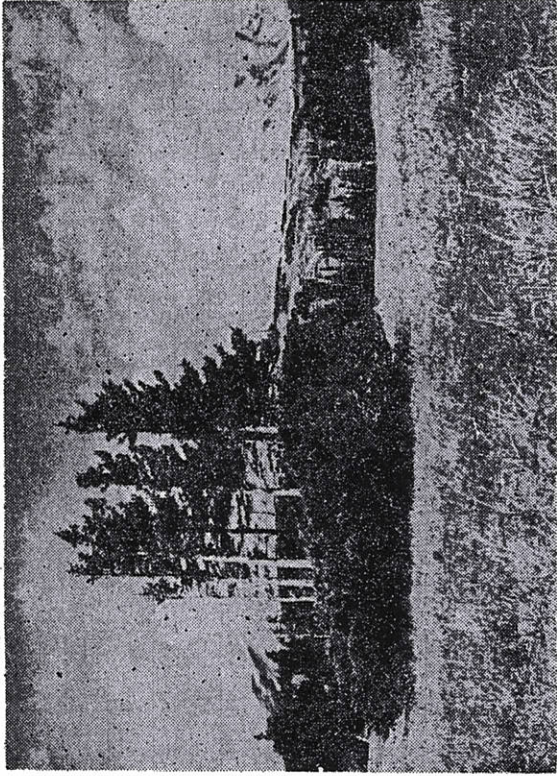


Fig. 2-4. Árboles de *Picea engelmannii* en forma de bandera por la acción del viento y en la parte inferior se ven los arbustos torcidos o "krummholzs" cerca del límite de crecimiento arboreo en Medicine Bow Mountains, Wyoming.

viento que suelen verse en las costas se producen de manera similar. Pero también en este caso el papel de la presión es secundario; son las gotas de agua salada que salpican desde las olas las que dañan yemas y hojas, retardando el crecimiento en el lado orientado hacia el mar.

Fuego

El fuego no es un factor ambiental presente siempre; en medios tales como la tundra ártica, casi nunca ocurre. Pero el fuego, aunque sólo dure unos minutos, puede dejar en un medio ambiente huellas que acaso tarden varios siglos en desaparecer.

Los bosques de abetos de las Montañas Rocosas son particularmente susceptibles al fuego hacia fines del verano, y se han incendiado repetidas veces. En las montañas de Medicine Bow al sur de Wyoming existe un extenso trecho virgen poblado por diversas especies de abetos, que nunca en la historia ha sufrido incendios. Algunos de sus ejemplares tienen de 325 a 375 años de vida y no hay señales de fuego en sus troncos. Y sin embargo, se puede ir a cualquier lugar de ese bosque, excavar con una pala y encontrar carbón. Las montañas que rodean a este bosque muestran claros indicios de fuegos más recientes —troncos

quemados de árbol derribados por el viento, pinos jóvenes que emergen entre restos calcinados, viejos tocones de abeto con cicatrices del fuego, que aún se mantienen en pie un siglo después de morir en las llamas. El fuego ha dejado su marca en los ambientes montañosos del Oeste de Norteamérica a través de los siglos, y continúa haciéndolo.

Algunos ecólogos consideran al fuego como un factor más biológico que físico, por ser el hombre moderno la causa de muchos incendios en bosques y praderas. Aunque el hombre ha aumentado su incidencia, el fuego siempre ha formado parte del medio ambiente y no hay duda de su impacto físico.

Los rayos son la causa más importante de los incendios naturales. En los bosques de las Montañas Rocosas causan cientos de incendios forestales cada año. Muchos de ellos serían desastrosos si no fuera por la vigilancia ejercida por las brigadas del Servicio Forestal y de Parques Nacionales de los Estados Unidos. A pesar del aumento en la incidencia de los incendios ocasionados por el hombre, la protección proporcionada por estos servicios indudablemente ha restringido el área de bosques incendiados, en comparación con lo que sucedía hace un siglo, cuando cualquier incendio podía llegar hasta donde su poder le permitiese o hasta que era apagado por la lluvia. Muchos bosques occidentales de mediados del siglo diecinueve, eran abiertos y semejabán parques con su cubierta de césped. Se conservaban así debido a los repetidos incendios al ras del suelo, que causaban poco daño a los árboles viejos pero quemaban la hierba seca y los arbustos. Actualmente, los bosques protegidos poseen un denso acopio basal de árboles jóvenes. Cuando el fuego llega a estos densos bosques en un año de sequía, todo arde y el medio queda completamente devastado por un desastroso incendio a nivel de las copas de los árboles. En el pasado también hubo incendios a nivel de las copas, pero gracias al tipo abierto de bosques, eran menos frecuentes.

En unos cuantos minutos, el fuego puede cambiar por completo un medio ambiente que tardó miles de años para llegar a constituir un bosque. Por otra parte, si el fuego es relativamente frecuente en un medio, bien puede ser de hecho el factor de control en un ecosistema formado casi totalmente por organismos resistentes al fuego. Tal es el caso en algunos de los bosques abiertos de pinos y pastos de la planicie costera arenosa del sudeste norteamericano, donde la frecuencia de incendios basales ayuda a conservar este tipo de vegetación. Sin el fuego, que elimina la competencia biológica de otras especies, muchos tipos de bosques de pinos, por ejemplo, los bosques de pino rojo al norte de Minnesota, serían reemplazados por otro tipo de bosques, quizás menos productivos.

Pese a ello, en términos generales, los incendios (generalmente ocasionados por el hombre) van poco a poco mermando las zonas boscosas del mundo. Sorprendentemente es en las áreas tropicales boscosas —de Africa Central, sudeste de Asia y noreste de Australia— donde el efecto ha sido más señalado. Los bosques lluviosos del noreste de Australia poco a poco han ido cediendo al fuego en las márgenes expuestas, y van siendo reemplazadas por bosques de eucaliptos más abiertos e inflamables. El fuego ayudó a mantener la pradera norteamericana en sus límites orientales con los bosques deciduos. Como las porciones de pradera que se han conservado son pequeñas, aisladas y relativamente libres de incendios, los árboles los invaden más fácilmente que en el pasado.

El fuego es un factor cada vez más importante en un mundo de gente y semiaridez. Como factor accidental, sus efectos pueden ser desastrosos tanto a corto como a largo plazo. Pero como instrumento ambiental, puede emplearse rápida y efectivamente para cambiar o mantener un medio y su vegetación de acuerdo con las necesidades humanas.

Gravedad

Aunque siempre presente, la gravedad varía poco en sus efectos biológicos de una a otra parte de la superficie terrestre. Sin la fuerza constante de la gravedad, las cosas podrían ser caóticas en cualquier ecosistema terrestre; las raíces crecen hacia abajo y los tallos hacia arriba, y la energía necesaria para este movimiento no es otra que la fuerza gravitacional. La luna y otros planetas, por otra parte, con sus diferentes masas, tienen diversas proporciones de fuerza de gravedad y por lo tanto sus medios gravitacionales son muy diferentes a los de la tierra. De ahí, la importancia real de la gravedad (o falta de ella) como un factor ambiental localizado en el espacio.

Topografía

La topografía se refiere a la configuración de la superficie terrestre: las colinas, los valles, las montañas, las costas y riberas; el ángulo y la dirección de sus declives y las elevaciones. Puesto que la superficie de la tierra está siendo continuamente empujada hacia arriba y erosionada hacia abajo, las zonas relativamente planas, como la región central de Illionis, existen en una minoría. Pero aun en Illionis, la microtopografía de los surcos en los campos de maíz produce diferencias

microambientales de temperatura importantes para la cosecha y para el crecimiento de malas hierbas.

La topografía no afecta directamente a un organismo, sino que actúa a través de otros factores. La orientación norte o sur de las laderas de una barranca en Ohio, afectan la distribución de las plantas y su crecimiento, según sean por ello sombrías o soleadas, respectivamente, en un día de principios de primavera. En la masa del Monte Evans que se eleva a 4,346 metros en Colorado, las plantas alpinas de su cima ascienden hasta los vientos y el sol brillante de esa enrarecida atmósfera propia de las grandes altitudes. La topografía proporciona el marco, pero son los otros factores ambientales los que obran sobre los organismos.

Substrato geológico

La corteza terrestre está formada por muchas clases de rocas, cada una de las cuales tiene su composición mineralógica particular y otras características. En muchos lugares, estas rocas son los materiales progenitores del suelo y forman un substrato inmediatamente abajo de él. Sin embargo, en otras extensas áreas, las rocas están enterradas bajo depósitos glaciales, aluvión y dunas arenosas. En tales casos, los substratos geológicos de importancia ecológica son estos depósitos no consolidados que actúan como los materiales progenitores del suelo.

Los suelos son el producto del clima y la vegetación actuando sobre el substrato geológico. Sin embargo, en un clima dado, es este substrato geológico el que causa gran parte de la variedad de suelos y vegetación. Aun en climas completamente diferentes, ciertas clases de rocas tales como las calizas, tienen caracteres químicos particulares lo cual ocasiona la restricción de algunas especies a estas áreas químicamente distintivas. Otras especies con diferentes requerimientos, pueden quedar excluidas de rocas no usuales. Entre los límites biológicos más marcados, están aquellos en los cuales entran en contacto diferentes tipos de rocas.

El efecto de un substrato sobre los suelos y la vegetación es más marcado en climas secos o fríos. En ellos el desarrollo del suelo es lento, así que la composición mineralógica particular del material primario es también la predominante en la delgada cubierta de suelo. La importancia del agua en las dunas arenosas, arcillas salitrosas y suelos rocosos, puede ser tan diferente que en un mismo clima desértico se encuentran diferentes tipos de vegetación. Aún diversas clases de animales desérticos tienden a quedar restringidos a ciertos substratos, debido a la naturaleza del medio ambiente de sus madrigueras o a la abundancia de alimento producido por la vegetación en ciertos substratos en oposición

a la escasez de alimento en otros. El resultado es un mosaico de ecosistemas en los climas más húmedos, donde el desarrollo del suelo y las sutiles diferencias de vegetación tienden a enmascarar el efecto de las rocas subyacentes. Sin embargo, aun en los húmedos bosques de Carolina del Norte, por ejemplo, hay algunos límites relativamente claros entre los tipos de bosques, ocasionados por los límites entre diversos tipos de rocas. Sin embargo, estas demarcaciones parecen borrosas comparadas con los claros límites originados por diferentes rocas en el desierto. En dicha zona uno puede literalmente pasar de una comunidad a otra sobre la zona de contacto entre dos tipos de rocas. Las diferencias de las rocas son responsables de los dos tipos de vegetación señalados en la fig. 2-5.

Cualquiera que sea el clima, las rocas que tengan exceso o carencia de ciertos minerales, tienden a causar grandes restricciones biológicas o exclusión de especies. Hay piedras calizas, serpentinas, dolomitas y algunas rocas que han sido alteradas químicamente por fuentes termales o la acción volcánica. En contraste, las rocas de composición mineralógica mixta, de cualquier origen, tienden a tener vegetaciones similares en el mismo clima. El aluvión es casi siempre el substrato geológico capaz de evolucionar hacia suelos más productivos en cualquier clima.

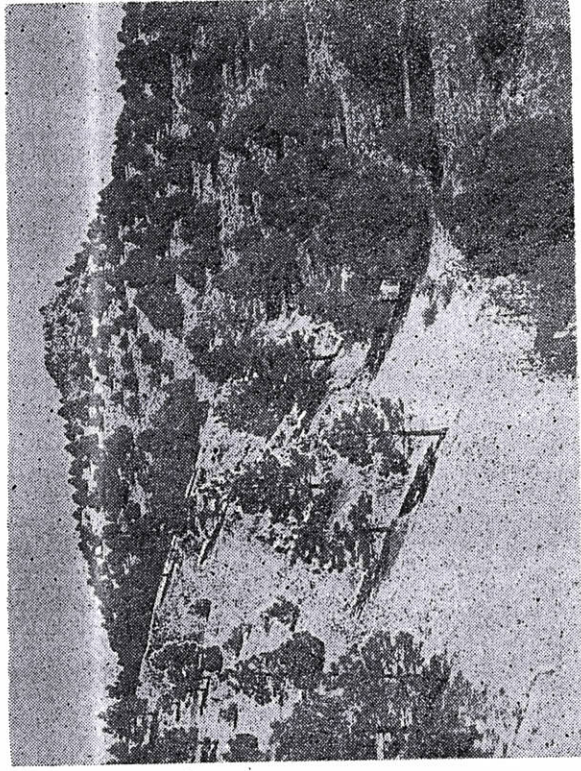


Fig. 2-5. Límites marcados de la vegetación a lo largo de la línea de contacto entre dos tipos de roca en el oeste de Nevada. A la izquierda, un bosque abierto de *Pinus ponderosa* y *Pinus jeffreyi* sobre andesita alterada por la acción de antiguos manantiales termales. A la derecha la vegetación está formada por *Pinus monophylla*, *Juniperus osteosperma*, *Artemisia* y zacates sobre andesita que no ha sido alterada.

Parte de esto se debe a la variedad de minerales presentes en el aluvión y parte es el resultado de la naturaleza no consolidada pero parcialmente resistente del aluvión, lo que conduce a un desarrollo relativamente rápido de suelos profundos bien humedecidos.

Suelo

Es difícil separar como un factor ambiental el efecto del suelo del substrato geológico. Sin embargo, el suelo es un sistema físico-biológico en sí mismo, y tan complejo como la vegetación que crece sobre él.

El suelo está constituido por materiales minerales de diversos tamaños (arena, sílice y caliza) derivados del substrato geológico; materia orgánica de restos de plantas y animales en putrefacción; agua derivada de la precipitación pluvial; aire que circula en la atmósfera que está sobre él, amén de un número fantástico de diminutas plantas y animales.

Cada clase de suelo tiene una estructura general u organización y posee características físicas y biológicas definidas. Los suelos se desarrollan a través de un largo período de tiempo y sus características reflejan el clima durante ese tiempo, la clase de material primario proporcionado por los minerales y el tipo de vegetación que proporciona la materia orgánica.

Como factor ambiental, el suelo es sumamente complejo en sus efectos. Es la fuente de nutrimentos minerales de todo el ecosistema y actúa como un reservorio de estos nutrimentos en su circulación a través del ecosistema. Asimismo, es un gran almacén de reserva de agua que continuamente deja el suelo y se moviliza entrando y saliendo de las plantas. Toda vez que los microorganismos del suelo y las raíces de las plantas superiores están rodeados por el suelo, éste es además la fuente de oxígeno para su respiración. La porción sólida de muchos suelos permanece constante en volumen, pero el espacio poroso entre las partículas sólidas puede estar lleno de agua durante e inmediatamente después de los aguaceros, o lleno de aire durante las sequías. La mayoría de plantas crecen mejor cuando estos espacios no están exclusivamente ocupados por agua o aire.

El suelo posee estructura y textura. Las características estructurales son las que se refieren a la distribución de las partículas de suelo, mientras que la textura está caracterizada por las proporciones de las partículas de diferente tamaño, tales como arena, sílice y arcilla.

Así mismo, la mayoría de los suelos exhiben importantes características morfológicas, las cuales se pueden conocer cavando un foso y observando el aspecto vertical de la masa del suelo en corte transversal. Esta exposición se denomina *perfil del suelo*. Muchos perfiles de suelo

consisten de capas u "horizontes" (ver fig. 2-6). Usualmente, hay series delgadas de horizontes orgánicos cercanos a la superficie que corresponden a etapas estados en la descomposición de material orgánico de hojas y ramas. Más arriba está el lecho de hojas frescas, bajo el cual está una capa en donde bacterias y hongos han parcialmente desintegrado las hojas y ramas; y después se observa una capa de humus formada por materia orgánica oscura y relativamente amorfa.

El horizonte mineral superior del suelo, llamado horizonte A, es una zona que ha sido considerablemente desprovista de algunos compuestos por la percolación del agua de lluvia, pero generalmente tiene la mayor concentración de raíces y actividad biológica. Frecuentemente posee una mezcla considerable de humus con suelo mineral. Sin embargo, en algunas clases de bosques de coníferas en el norte, los suelos de *podzol* tienen muy poca proporción de materia orgánica en el horizonte A, pero poseen humus localizado a una profundidad considerable sobre el suelo mineral. Los suelos de laterita de los bosques lluviosos tropicales tienen horizontes orgánicos muy delgados y casi nada de humus en el horizonte A debido a la rápida actividad de bacterias y hongos, a las temperaturas uniformemente altas y a las condiciones de humedad.

El horizonte B es la zona de acumulación de minerales y arcillas, en los *podzoles*, así como algo de materia orgánica. En muchos suelos forestales, el horizonte B es más denso y espeso y contiene menor proporción de raíces que el horizonte A. En pastizales y suelos desérticos, el horizonte B generalmente presenta una capa de caliza, lo cual es el resultado de una débil lixiviación del calcio del horizonte A. Mientras más seco sea el clima, más cercana a la superficie estará esta capa de cal.

El horizonte C es la parte más inferior del suelo; es en esta capa en la que tienen lugar las primeras transformaciones de la roca madre. Frecuentemente es rocoso y puede absorberse imperceptiblemente con la roca madre.

Puesto que el suelo es el reservorio de agua y minerales para el ecosistema, necesitamos conocer lo más posible sobre sus características estructurales y de textura, su perfil, su capacidad para retener y perder agua, su capacidad para proporcionar minerales y la actividad biológica que origina la recirculación de estos minerales de hojas muertas a humus, a iones, a raíces y de nuevo a las hojas.

FACTORES BIOLÓGICOS

Plantas verdes

El papel fundamental de las plantas verdes en el ecosistema es la elaboración de alimentos a partir de bióxido de carbono y agua. To-

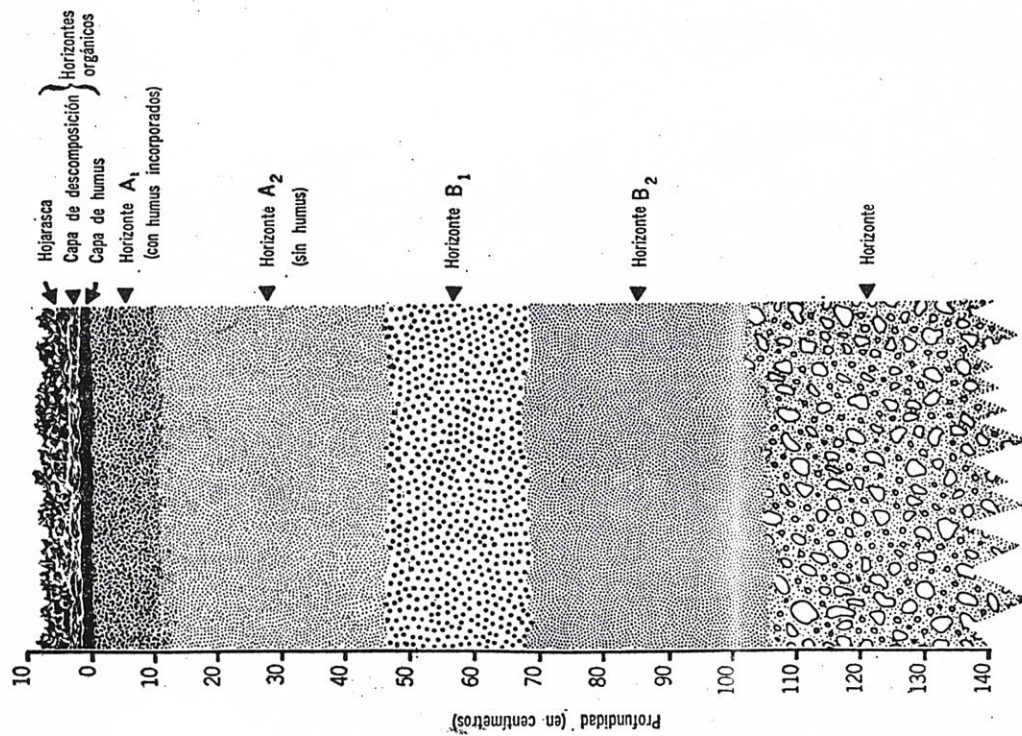


Fig. 2-6. Esquema del perfil de un suelo podzólico de un viejo bosque de *Pinus echinata* en North Carolina. Se observan los tres horizontes orgánicos sobre los horizontes A, B, y C del suelo mineral.

Los organismos no verdes necesitan de las plantas verdes como una parte de su medio ambiente directo o indirecto. Todas las grandes plantas que tienden a influenciar los factores físicos de un medio terrestre, tienen que ser plantas verdes —árboles, arbustos, hierbas. Estos modifican casi todos los factores ambientales dando sombra, consumiendo agua y minerales del suelo y añadiendo hojas al lecho de la superficie del suelo.

Las plantas verdes cercanas forman parte importante del medio ambiente de cualquier planta, ya que se producen competencias por luz, agua, minerales y espacio. Tal competencia (o *interferencia*, Harper, 1961) es casi siempre indirecta —es decir, actúan a través de la disminución de un componente ambiental tal como la luz o el agua, que es necesario para el desarrollo de otro individuo. La competencia puede ser entre individuos de diferentes especies o entre individuos que tienen aproximadamente el mismo tamaño y los mismos requerimientos ambientales. Tal competencia tiende a producir la diversidad vegetal tanto en estructura como en funcionamiento, en muchos tipos de plantas. En ocasiones esta diversidad es morfológica y fácilmente visible, pero a veces es fisiológica y sólo se puede conocer mediante la observación de su comportamiento. Esta diversidad conduce a una mayor producción de material vegetal por unidad de área de la superficie terrestre, debido al mayor aprovechamiento del medio ambiente.

Dado que los sistemas radiculares son importantes en la competencia, es necesario conocer sus características y su volumen. La intensidad de competencia de las raíces es bastante severa, y puede no ser notada a menos que se haga algún trabajo experimental. En la fig. 2-7, todas las raíces de los árboles que se introdujeron al terreno fueron cortadas y la competencia por el agua fue tan reducida que un abundante grupo de plántulas de árboles apareció en una parte casi estéril del piso del bosque. Posteriormente, sin embargo, la competencia sostenida entre estas plantas por la luz y el agua redujo las supervivientes a unas cuantas.

Plantas no verdes

Las plantas no verdes son de muchos tipos; van desde las bacterias y hongos hasta angiospermas tales como la pipa de indio. Las plantas no verdes desempeñan uno de estos tres papeles en el ecosistema: 1) desintegradores, 2) parásitos o 3) simbiosis.

Desintegradores. Son en primer lugar los hongos y bacterias del suelo que fragmentan la materia orgánica hasta formar compuestos más simples. Este proceso regresa al suelo elementos tales como calcio, magnesio y fósforo, donde pueden ser reabsorbidos por las plantas superiores. Algunos desintegradores también fijan el nitrógeno atmosférico en el suelo. Por supuesto, sin los desintegradores, la materia orgánica simplemente se iría acumulando, hasta los minerales en menor proporción serían concentrados en la materia orgánica viva o muerta y ninguno quedaría en la zona de raíces del suelo. Esto paralizaría la producción de nuevo protoplasma en el ecosistema por medio de las plantas verdes.

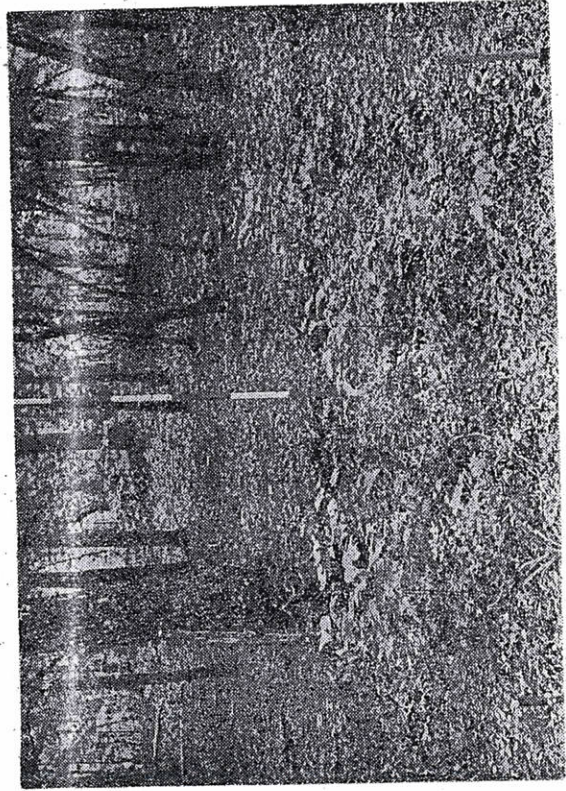
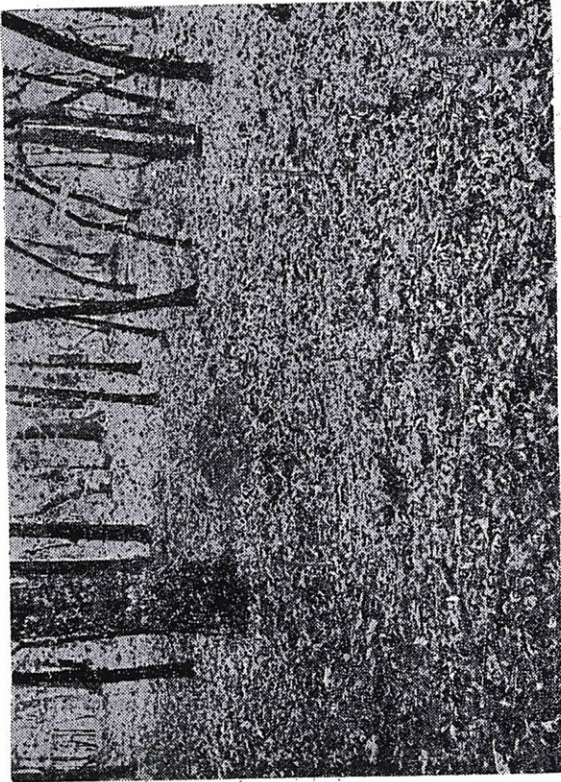


Fig. 2-7. Estas fotografías muestran los efectos de la eliminación de la competencia entre las raíces en un bosque de *Quercus-Carya* en North Carolina. Cuando se tomó la fotografía superior, se hizo una zanja en el piso del bosque alrededor del pequeño lote. Todas las raíces de los árboles se cortaron y se rellenó la zanja. La fotografía inferior se tomó tres años después y se observan las zanjas alrededor del lote llenas de muchas plántulas de árboles y otras plantas, mientras que las áreas adyacentes en las que no se hicieron zanjas permanecen desnudas. Fotografía de C. F. Korstian.

En las regiones boscosas del norte, la materia orgánica se acumula hasta 30 cm de profundidad, debido a que la baja temperatura limita la actividad de los desintegradores. En los bosques lluviosos tropicales, el proceso es justamente a la inversa, la materia orgánica se descompone rápidamente, regresando los nutrientes al suelo.

Parásitos. Generalmente son hongos o bacterias patógenas que enferman o matan a los individuos vegetales y absorben parte de la energía del ecosistema para su propia estructura y actividades. También existen algunos angiospermas parásitos como *Cúscuta* y linaria bastarda (*Comandra*); la segunda parasita a las raíces de *Artemisia* y tiene hojas verdes que elaboran cierta cantidad de alimento. Los muérdagos de la familia *Loranthaceae* son así mismo parásitos fotosintéticos activos de plantas leñosas.

Muchos hongos parásitos están en equilibrio ecológico con sus hospederos, así que los hospederos no son eliminados con la subsecuente eliminación del parásito. Probablemente este equilibrio se ha logrado por evolución lenta de formas relativamente resistentes de hospederos, simultáneamente con la evolución de formas no virulentas del parásito. Lo que ocurre cuando un parásito virulento se introduce accidentalmente a especies no resistentes está ejemplificado en el caso del castaño del este de Norteamérica. El hongo *Endothia parasitica*, nativo de Asia, atacó en dicho continente los castaños chinos, sin matarlos. En 1890 el hongo llegó a Estados Unidos en algunas plántulas de castaños y se extendió al castaño nativo de Norteamérica, *Castanea dentata*, que es un árbol dominante de importancia en los bosques deciduos orientales. Esta especie de castaño no tenía resistencia a *E. parasitica*, aunque sirve de huésped a dos especies nativas de *Endothia*, no virulentas. Hacia mediados de la década de 1930, los castaños americanos murieron casi en su totalidad, a excepción de algunas cepas de fuertes vástagos que no han mostrado signos de resistencia real. El nicho ecológico de los castaños en los bosques orientales ha sido ocupado en gran parte por diversas especies de *Quercus*. Así, si hoy se encontrase alguna cepa resistente de castaño, encontraría difícil de traspasar la puerta ecológica a sus viejos sitios.

Simbiontes. Son principalmente bacterias y hongos que viven en estrecha asociación con las raíces de plantas superiores. Ambos se benefician mutuamente, la planta no-verde y su hospedero, en muchos casos gracias al papel desempeñado por la bacteria o el hongo en la disponibilidad y el aprovechamiento del nitrógeno del suelo. Tal es el caso de las bacterias fijadoras de nitrógeno en las raíces de las leguminosas y los hongos micorrizales en las raíces de árboles y orquídeas.

Animales

El papel principal de los animales en el medio ambiente de las plantas verdes es el de una fuerza destructora; generalmente los animales devoran o maltratan las plantas. Sin embargo, las relaciones entre animales y plantas de un ecosistema son más complejas. Los animales intervienen activamente en la recirculación de minerales, principalmente nitrógeno. Los insectos y otros animales desempeñan un papel de extraordinaria importancia en la polinización, y por ende en la reproducción, de muchas de las plantas superiores. Las semillas de numerosas especies son normalmente distribuidas por animales o a través de ellos. Así, los animales forman una parte necesaria del medio ambiente de casi todas las plantas.

Por otra parte, cuando las poblaciones animales son o llegan a ser demasiado numerosas para que la vegetación las sustente, ésta suele sufrir alteraciones destructivas, a menudo seguidas por erosión destructiva. La destrucción de los pastos o extensiones de vegetación debida al excesivo consumo doméstico de forraje, es bien conocida. En Nueva Zelandia, la vegetación evolucionó en forma aislada, sin la presencia de mamíferos forrajeros; la introducción en dichos sitios de la oveja doméstica y el ciervo cimarrón dañó seriamente la vegetación nativa de las montañas. El resultado ha sido no sólo una disminución en la productividad de la vegetación, sino que al debilitarse la vegetación se ha acelerado la erosión del suelo y de las friables rocas de arcilla gris. Tal extensión de tierra, va literalmente en descenso.

El hombre

El hombre es el único factor biológico capaz de hacer que el medio llene sus necesidades, o de estropearlo inconscientemente. Debido al aumento de población y a los avances tecnológicos, el hombre está alterando casi todos los medios.

El hombre primitivo era esencialmente un miembro del ecosistema natural de su localidad. Antes de que el caballo llegase a sus tierras en el siglo dieciocho, el indio de las praderas era una pequeña parte del gran ecosistema de praderas de Norteamérica. El caballo lo ayudó a ser más eficaz como reductor de la población animal, y principalmente búfalos (bisontes). Pero su efecto fue pequeño comparado con el del hombre blanco invadiendo con armas y ferrocarriles, y que en unos cuantos años reemplazó el antiguo ecosistema de pradera por los más eficientes pastizales para el ganado y granjas para el cultivo de trigo.

Gústenos o no, es imprescindible que el hombre aproveche casi toda la tierra arable del mundo para producir más alimento si la población mundial continúa en aumento. La agricultura científica es esencialmente ecología de cultivos. Conociendo las necesidades ambientales de una planta de cultivo y ajustando el medio ambiente para cumplir con tales requerimientos, se obtendrá mayor productividad. Asimismo, se pueden criar otras plantas de cultivo para responder a ambientes nuevos o diferentes.

Desafortunadamente, con o sin intención, el hombre ha ignorado muchos principios ecológicos y evolutivos. La inútil destrucción de la vegetación, la erosión y el mal uso de la tierra, son inexcusables. En su revolución industrial, su alteración de los medios ambientes y su moderna movilidad, el hombre repentinamente ha hecho posible que ciertas clases de organismos lleguen a estar ampliamente dispersados. En la actualidad hay algunas especies con distribución casi mundial. Muchas de estas especies advenedizas son nocivas en las nuevas localidades, por ejemplo: el gorrion inglés en América; el conejo en Australia; el hongo que parasita al castaño, y la planta asiática *Halogeton glomeratus*, que es venenosa para el ganado en el oeste de los Estados Unidos. Hasta que el hombre les permitió cruzar las barreras oceánicas y montañosas, estos organismos permanecieron restringidos a sus propios ecosistemas. Hoy, debido a nuestro propio descuido ecológico, no se avizora tregua en nuestra continua lucha contra este tipo de invasores.

PRINCIPIOS AMBIENTALES

Actualmente la biología ambiental se conoce lo suficiente para tratar algunos principios que parecen gobernar las relaciones entre los organismos y el medio ambiente. Tres de ellos son de importancia considerable:

1. **Principio de los factores limitantes.** A mediados del siglo XIX un químico agrícola alemán, Justus von Liebig, descubrió que el rendimiento de un cultivo podía incrementarse con sólo proporcionar a las plantas mayor cantidad de los nutrimentos que menos abundan en su medio. En otras palabras, un campo de trigo puede tener profusión de fósforo aprovechable como para un alto rendimiento, pero a la vez puede dar un mal rendimiento por insuficiencia de nitrógeno en el suelo. Con añadir más fósforo al cultivo no se remedia la situación. Pero si se añade nitrógeno, el rendimiento comienza a aumentar. En este caso el nitrógeno es el *factor limitante* y la productividad del cultivo aumenta en proporción directa a la cantidad de nitrógeno agregado. Por su-

puesto que, a la larga, el rendimiento alcanzaría un nivel estable y ya no aumentaría más con la adición de nitrógeno. Al llegar a este punto el nitrógeno ya no es limitante; algunos otros factores ambientales pueden volverse limitantes, tales como el fósforo o el agua. Un pequeño experimento puede descubrir el factor controlante, permitiendo así aumentar nuevamente el rendimiento mediante adiciones apropiadas.

Este aumento no puede ser indefinido, aunque es sorprendente hasta qué punto es posible aumentar el rendimiento con eliminar uno a uno estos factores mínimos. Tales maniobras científicas han aumentado enormemente el rendimiento en los campos de maíz del medio oeste norteamericano.

Existe también un límite superior a estos factores. Las temperaturas demasiado altas son tan perjudiciales como las muy bajas; el exceso de agua es tan malo como la insuficiencia de ella. Si se añade demasiado fertilizante nitrado, el resultado puede ser desastroso. Por consiguiente, además de la llamada "ley del mínimo" de Liebig, hay la que podríamos llamar "ley del máximo". En realidad, lo que precisa recordar en este caso es que cada organismo requiere cierta proporción de factores ambientales para su crecimiento óptimo. Si un factor no existe en cantidad suficiente, o si hay un poco de exceso, los organismos crecen precariamente. Si las cantidades son demasiado bajas o excesivas, los organismos dejan de crecer y hasta mueren.

Hoy día, en lugar de hablar de factores "mínimos", hablamos de "factores limitantes", que restringen el crecimiento, la reproducción y por lo tanto la distribución de cualquier organismo por escasez o superabundancia de ese factor en particular. Ya que estamos interesados en los efectos de limitación en un individuo aislado o en un organismo de una clase dada, podemos decir que el principio de los factores limitantes es un principio "centrado en los organismos".

2. Principio del medio ambiente holocéntrico. De la discusión de los factores limitantes se deduce que tan pronto como un factor limitante se elimina, otro toma su lugar. Sabemos también que si un factor se modifica en un medio ambiente, este cambio puede causar variaciones en otros componentes ambientales. Por ejemplo, supongamos que la temperatura de un invernadero es aumentada 10°C. Esta mayor temperatura permite que el aire retenga más vapor de agua. El aumento de temperatura aumenta asimismo la tensión de vapor de las superficies líquidas dentro del local. Uno de los resultados de esta combinación de hechos es un aumento en el grado de evaporación, lo cual aumenta el grado de transpiración, que a su vez aumenta el grado de absorción de la humedad del suelo. Tal reducción en el agua libre del

suelo permite al aire introducirse, lo cual aumenta la sequedad del suelo. La cadena de hechos se ramifica repetidamente.

Esta cadena ilustra algo de la complejidad del medio ambiente. Además de que el crecimiento de un organismo o comunidad biológica está controlado por factores limitantes, no podemos ignorar el hecho de que el medio ambiente es en realidad un complejo de factores en mutua y dinámica interacción. Si un factor se modifica, casi todo cambiará a la larga. En 1927, Karl Friederich, ecólogo alemán, señaló que las relaciones entre comunidad y medio ambiente son *holocéntricas*. Esto significa simplemente que no hay "muros" o barreras entre los factores de un medio, o entre un medio ambiente y los organismos o comunidades bióticas. El ecosistema reacciona como un todo; es prácticamente imposible aislar un factor u organismo único en la naturaleza y controlarlo, sin afectar al resto del ecosistema.

Algunas de las interacciones que son posibles aún en medios de un solo organismo, puede apreciarse en la fig. 2-1 (pág. 9). Conviene recordar asimismo que un ecosistema puede estar constituido por millones de organismos, cada uno de los cuales es parte del medio ambiente de algún otro. Por consiguiente cualquier cambio, por pequeño que sea, se refleja de alguna manera a través de todo el ecosistema; todavía no se han descubierto "barreras" que impidan a estas interacciones realizarse.

Toda vez que este principio concierne primordialmente a las interacciones en el medio ambiente, cabe afirmar que está "centrado en el medio ambiente".

3. Principio de los factores desencadenantes. Cuando por primera vez se sugirió el principio del medio holocéntrico, algunos ecólogos pensaron que debido a su carácter multifactorial, era incompatible con el principio de los factores limitantes. Uno de estos principios, decían, no debía ser válido. ¿Es cierto esto? ¿Puede un factor aislado ser limitante si el medio ambiente actúa como un complejo de factores múltiples? ¿Puede el agua ser limitante en el desierto si el factor agua está estrechamente ligado a la temperatura, al suelo y a otros factores? El sentido común responde afirmativamente a esta última pregunta.

Examinemos la situación en un desierto. En él, por supuesto, el agua es el principal factor limitante. Esto se demuestra fácilmente, ya que si se añade una cantidad moderada de agua al suelo que rodea a una planta de *Artemisia*, ésta crecerá más rápidamente y a mayor altura. Si el agua se añade por irrigación al pasto de un pastizal desértico, la cantidad de forraje aumentará considerablemente. Si caen buenas lluvias invernales en los desiertos de California, en la primavera abundarán las flores silvestres. ¿Qué pasa cuando un canal de irrigación se desborda

año con año sobre un terreno de arbustos desérticos? Esto ocurre ocasionalmente, pero para dar una respuesta, basta observar los sauces, chopos, hierbas de pantano y juncos que invaden los bancos de dichos canales o que proliferan debajo de éstos en las laderas de las elevaciones en donde la cantidad de agua filtrada es considerable. Si a un terreno desértico se le añade agua continuamente, la vegetación cambiará en pocos años, transformándose en la vegetación típica del valle de un río. En otras palabras, al eliminar totalmente el agua como factor limitante, el crecimiento de arbustos desérticos aumentará temporalmente. Sin embargo, con el tiempo el medio se vuelve tan favorable para los sauces y chopos, que los arbustos desérticos terminan por ser eliminados por la sombra —la luz se convierte en un factor limitante para los arbustos, pero en cambio otras plantas mayores o con más tolerancia a la sombra prosperarán en el nuevo medio.

Así, la eliminación de un factor limitante crea siempre una reacción en cadena de largo alcance en el ecosistema y en ocasiones la sustitución de un ecosistema por otro. El factor así modificado es el factor desecante o "factor gatillo", ya que es el punto de partida que inicia la reacción en cadena. Muchas veces, el factor gatillo es en realidad un factor que fue limitante pero ya no lo es. Por otra parte, el factor gatillo puede a veces no haber existido antes en el medio ambiente, como es el caso de las tierras radiactivas en el desierto de Nevada o los ciervos en los bosques de Nueva Zelanda. En cualquier caso, ya se modificó un factor limitante o se añadió un nuevo factor, la vida en el ecosistema nunca vuelve a ser la misma. Adónde conducirán los cambios, es cosa que no podemos saber, aunque muchas veces los conocimientos ecológicos permiten hacer conjeturas aproximadas.

El principio del factor gatillo, a diferencia del principio del factor limitante, está "centrado en el medio ambiente". Es un corolario del principio holocéntrico, del cual depende, y que a su vez está basado en la cadena de reacciones puesta en marcha por los propios factores gatillo. Pero el hecho de que muchos de los factores gatillo sean factores limitantes modificados, muestra que los tres principios están relacionados entre sí.

INTEGRACION DEL MEDIO AMBIENTE

Puesto que los ambientes actúan como complejos totales, es menester aquilatar los impactos de todo el medio ambiente y clasificar dichos ambientes en tipos reconocibles. Hay dos métodos de enfoque que se pueden emplear para intentar esa integración: uno es físico, el otro, biológico. El enfoque físico sigue el movimiento de la energía a través del

medio ambiente, utilizando el concepto del contingente energético. El método biológico emplea la comunidad biótica como un indicador integrante del complejo ambiental en su totalidad.

1. Evaluación del medio ambiente a través del contingente energético. Puesto que todo el ecosistema se basa en energía, la mejor medida física de un medio ambiente es la cantidad y disposición de la energía que entra y sale del sistema ambiental. La ganancia, utilización y pérdida de energía en un medio ambiente puede ser expresada por la *ecuación del contingente energético*. Ya que la discusión de este tema será breve y simplificada, para mayores datos léanse los textos de Greiger (1957), Budyko (1958) y Gates (1962).

La ecuación puede representarse de la manera siguiente:

$$S + R + LE + G + C = 0$$

donde:

S = radiación solar

R = radiación térmica infrarroja de la tierra y la atmósfera.

L = calor latente de evaporación y condensación.

E = cantidad de evaporación y condensación.

G = calor sensible por conducción en el suelo.

C = corriente de calor por conducción y difusión del suelo a la atmósfera y viceversa.

Los componentes anteriores se consideran positivos cuando la energía fluye en una capa a nivel de la superficie del suelo, y negativos cuando fluye alejándose de esa superficie. La fuente fundamental de energía en un medio ambiente es la radiación solar, consistente principalmente de longitudes de onda visibles. Dicha energía llega desde el sol al borde externo de la atmósfera a razón de 2 calorías por centímetro cuadrado por minuto. Sin embargo, al pasar a la atmósfera se reduce por reflexión de las nubes y del polvo y por la absorción de los gases atmosféricos. Al tiempo que la radiación solar llega a nivel de la superficie de vegetación, su intensidad puede estar reducida más o menos hasta 1 caloría por centímetro cuadrado por minuto, dependiendo de la cantidad de nubes y de la densidad de la atmósfera. Algo de este resto es reflejado por el suelo y la vegetación, perdiéndose en el espacio. Una parte es absorbida por el suelo, elevando la temperatura de éste. Otra parte es absorbida por la vegetación, pero la temperatura de las plantas generalmente no aumenta mucho debido a que este calor es empleado en la transpiración del agua y por lo tanto es transportado rápidamente hacia el aire que rodea a la hoja.

La energía solar absorbida por los gases atmosféricos y por las gotas de agua de la lluvia es radiada como infrarroja, una parte hacia el espacio y otra hacia la tierra como radiación cósmica infrarroja. La energía solar absorbida por la tierra es radiada hacia arriba como infrarroja; ésta puede llamarse "radiación termal terrestre" (R). Esta radiación termal se produce continuamente, aunque por supuesto variando en grado, mientras que la radiación solar (S) llega sólo durante el día y se reduce considerablemente durante el invierno. Normalmente la radiación termal es negativa en la superficie terrestre, mientras que la radiación solar es positiva durante el día y cero durante la noche. La suma de radiación solar más radiación termal más reflexión se denomina *radiación neta*. En otras palabras, la radiación neta es el resultado de la captación de radiación solar, pérdida de la radiación reflejada y captación y pérdida de la radiación termal. La radiación neta normalmente es positiva durante el día, debido al exceso de radiación solar sobre la radiación termal perdida; inversamente, por la noche la radiación neta generalmente es negativa, debido a la falta de radiación solar y a la continuación de la radiación termal.

La energía de la radiación neta es la que sirve para la evaporación del agua, el movimiento del calor dentro de la tierra o del agua y el calentamiento de las capas inferiores del aire. Así, a mayor radiación neta habrá más evaporación, más calentamiento del suelo y de las masas de agua y más calor en las capas bajas del aire. En invierno, en el norte de los Estados Unidos, la radiación neta puede ser negativa, ya que en lugar de evaporación hay condensación (en forma de cristales de hielo o escarcha), la tierra y el agua pierden calor (y los lagos se congelan) y las capas bajas de aire pierden calor al quedar el suelo cubierto de nieve y hielo. En cambio, en los océanos tropicales las gráficas de radiación neta son más altas —la evaporación es alta, el agua está caliente y el aire es tranquilo.

La curva anual de radiación neta es una buena indicación del medio ambiente. Sin embargo, para poder valorar cómo se usa la radiación neta en un medio ambiente, es necesario conocer también las curvas anuales para otros componentes del contingente energético, particularmente LE , que está en relación con el grado y cantidad de evaporación y condensación y C , la corriente de calor entre el suelo o el agua y las capas bajas de aire.

La fig. 2-8 muestra cómo algunos medios difieren en radiación neta y cómo se usa ésta durante el año. Nótese la uniformidad en la radiación neta a través del año en Manáos, Brasil, en la selva lluviosa del Amazonas, y cómo se utiliza ordinariamente en la evaporación del agua, que ahí abunda siempre. Sin embargo, siempre queda suficiente calor

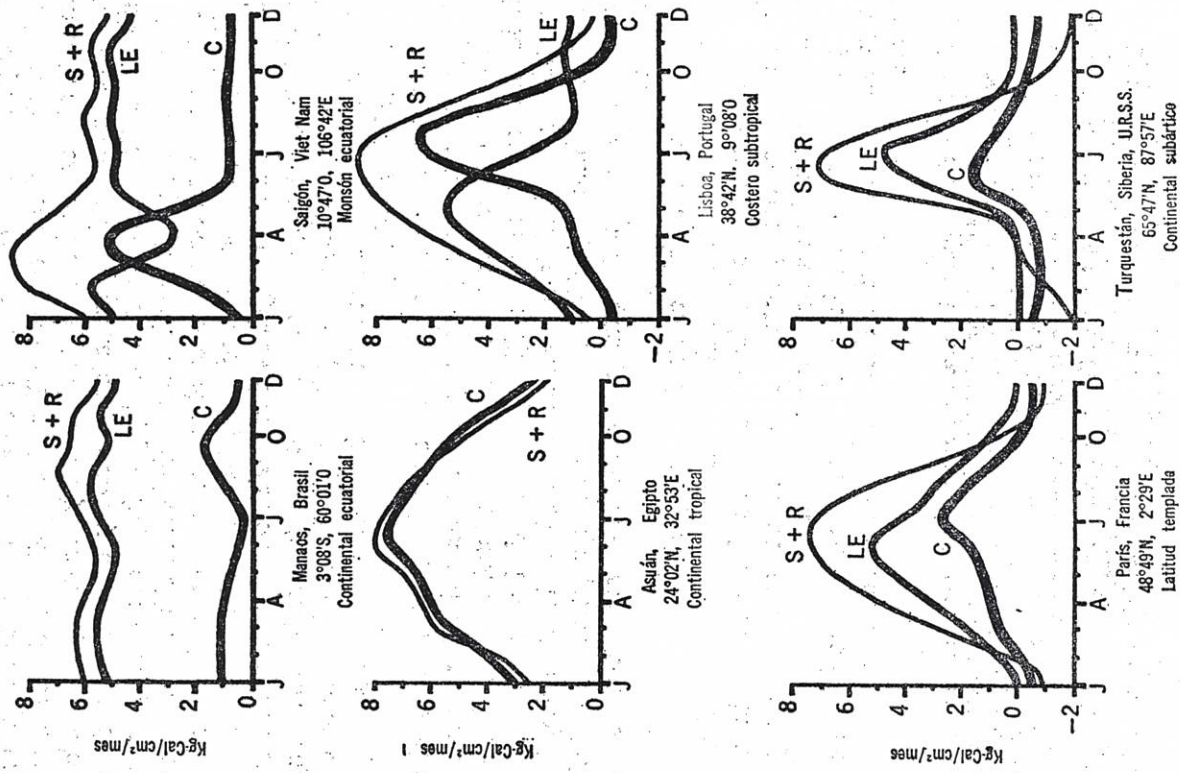


Fig. 2-8. Ciclos anuales de los componentes del contingente energético en seis localidades diferentes de la superficie terrestre, en kilogramos-calorías por centímetro cuadrado por mes. $S + R$ es la radiación neta en la superficie, C es el calor transferido a o de la superficie por convección o turbulencia, y LE es el calor transferido por evaporación o condensación. Esquemas de Gates (1962), usando datos de Butyko (1958).

en la superficie para conservar el aire caliente. Se puede comparar ese medio tropical nublado con el de Turukhansk, Siberia, donde la radiación neta sólo es positiva durante el verano y por consiguiente sólo durante esos meses es útil para la evaporación y calentamiento del aire y del suelo. En el soleado Aswan, Egipto, hay poca o ninguna agua para evaporación, por lo que la energía de la radiación neta se usa casi totalmente para calentar el aire; el resultado es un desierto ardiente.

Por lo tanto, los medios pueden caracterizarse físicamente midiendo el ingreso y pérdida de energía. En la actualidad los ecólogos, meteorólogos, climatólogos y geógrafos cuentan con aparatos para tal fin. El aprovechamiento del contingente energético es quizás el mejor método cuantitativo con que hoy se cuenta para medir la influencia total de la parte física del medio ambiente.

2. **La vegetación como medida del ambiente total.** Para el ecólogo experimentado, la vegetación puede ser un indicador sumamente sensible de las condiciones del medio ambiente total. Aunque el enfoque basado en el contingente energético, por medio de instrumentos, es fundamental para evaluar la naturaleza del medio ambiente físico, la estructura y grado de variación en el aspecto de la vegetación proporciona una indicación de la naturaleza total del medio ambiente, tanto biológico como físico.

La reunión de individuos de diversas especies de plantas en una comunidad vegetal es el resultado de la acción del medio ambiente total sobre la flora a través del tiempo. Como resultado de ello, la vegetación es un delicado integrante de las condiciones ambientales y puede ser usada como indicador de tales condiciones.

A pesar de no haber instrumentos que puedan hacer lo mismo, la vegetación tiene algunas desventajas como indicador del medio ambiente.

1. Debido al tiempo necesario para su crecimiento, la vegetación generalmente se retrasa en relación con las condiciones reales que le permitieron establecerse. El lento crecimiento de los árboles puede indicar condiciones que existieron mucho tiempo atrás; los bosques de pinos localizados en las montañas Rocallosas pueden indicarnos fechas y magnitud de los incendios de bosques prehistóricos. Así, este rezago también ofrece sus ventajas.
2. Es difícil expresar en términos físicos los significados ambientales de la vegetación. Cada tipo de vegetación es el reflejo de su medio ambiente total pasado y presente, pero no podemos todavía traspasar esta información a unidades físicas que puedan emplearse cuantitativamente en ecuaciones.

Hay, empero, algunas indudables ventajas en el empleo de la vegetación como indicador de las condiciones ambientales:

1. La vegetación nos puede indicar condiciones o acontecimientos ambientales del pasado, tales como los mencionados incendios de los bosques, o ciclos climáticos del pasado. Ningún instrumento físico puede hacer tal cosa.

2. La vegetación puede indicarnos mucho acerca de las condiciones del suelo: sales, nutrientes disponibles, estructura física, capacidad para cultivo y rendimiento de la madera. Una vez establecida la correlación original, la vegetación puede emplearse como indicador del suelo sin necesidad de hacer perfiles o tomar muestras de tierra. Por ejemplo, los ecólogos que han trabajado en los desiertos norteamericanos saben que *Sarcobatus vermiculatus* generalmente indica la presencia de sales solubles en el suelo y depósitos de agua salobre a profundidades de 30 cm a 9 metros. Ciertas especies que requieren elementos poco comunes como el selenio, son excelentes indicadores de la presencia de ciertos minerales en el substrato.

3. Debido a las diferencias de gustos entre las especies animales en relación con las plantas, la vegetación es un buen indicador de las clases y número de animales que habitan una zona y de la historia del pastoreo en la tierra. Con esta base los ecólogos pueden además decir, con un simple vistazo, si una región dada tiene exceso de ganado o si puede tolerar mayor número de cabezas.

La vegetación es pues un sensible indicador del medio ambiente, aunque es difícil hacer las medidas cuantitativas. Pese a ello, la vegetación ha sido usada durante muchos años por rancheros, granjeros y ecólogos forestales como un medio para evaluar las condiciones ambientales totales y la evolución de estas condiciones. Aunque se requiere entrenamiento y conocimientos para "leer" la vegetación, todavía no se ha inventado ningún instrumento tan sensible como la vegetación, y probablemente nunca se inventará.