

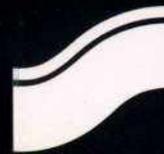
E S P A C I O S Y
S O C I E D A D E S

BIOGEOGRAFIA Y EDNFOGEOGRAFIA

6 BIOGEOGRAFIA Y EDAFOGEOGRAFIA

A stylized landscape illustration featuring rolling hills in various shades of green and blue, a large tree with a reddish-brown trunk and green foliage bearing several orange fruits, and a black silhouette of a cow in the foreground. The background is a solid blue color.

Casildo Ferreras
Concepción E.
Fidalgo



EDITORIAL
SINTESIS

Colección: ESPACIOS Y SOCIEDADES
Serie General, n.º 6

Dirección Editorial:

D. RAFAEL PUYOL ANTOLIN
Catedrático de Geografía Humana de la
Universidad Complutense de Madrid

D. JULIO VINUESA ANGULO
Profesor Titular de Geografía Humana
de la Universidad Autónoma de Madrid

BIOGEOGRAFÍA Y EDAFOGEOGRAFÍA

C. Ferreras Chasco
C. Fidalgo Hijano



EDITORIAL
SÍNTESIS

Índice

Introducción	9
---------------------------	---

PRIMERA PARTE: BIOGEOGRAFÍA GENERAL

1. Diversidad de la biosfera	15
1.1. Las etapas de la configuración de la Biosfera	15
1.1.1. La Protobiosfera	15
1.1.2. El Paleozoico	16
1.1.3. Evolución posterior al Paleozoico	18
1.2. Bases biológicas de la diversidad de los seres vivos ..	20
1.2.1. Diversidad filogenética y nivel de organización ..	20
1.2.2. Clasificación: nomenclatura y taxonomía	22
1.2.3. Los principales conjuntos de seres vivos	24
2. Biosfera y ecosfera. La biosfera como sistema	29
2.1. Introducción	29
2.2. Interrelaciones entre los seres vivos. Las cadenas trófi- cas	30
2.3. Interrelaciones de los seres vivos con el medio	33
2.3.1. Factores climáticos	34
2.3.2. Factores edáficos	46
2.3.3. Factores topográficos	47
2.3.4. Otros factores	49
2.4. Las correlaciones entre factores ecológicos	53
2.5. Las reacciones de la planta a las condiciones del medio: las adaptaciones y las formas biológicas	54
2.5.1. Las principales modalidades de adaptación a un factor	54
2.5.2. La adaptación a un clima, la alta altitud	58

Primera reimpresión: septiembre 1999

Diseño de cubierta: Juan José Vázquez

© Ferreros Chasco
C. Fidalgo Hijano

© EDITORIAL SÍNTESIS, S. A.
Madrid

Impreso en España - Printed in Spain

3. Áreas de distribución y corología biogeográfica	61
3.1. Las áreas de distribución, tipos y características	61
3.1.1. Conceptos básicos	61
3.1.2. Expansión y regresión de las áreas	64
3.1.3. Los endemismos	70
3.2. La regionalización biogeográfica de la tierra	72
3.2.1. Criterios y unidades taxonómicas	72
3.2.2. Los grandes conjuntos biogeográficos	74
4. El estudio de la vegetación	79
4.1. Diversidad de los métodos de aproximación	79
4.2. Las formaciones vegetales. Clasificaciones fisionómicas y ecológico-fisionómicas	80
4.2.1. Noción de formación	80
4.2.2. Las clasificaciones fisionómicas. Los tipos de formaciones	83
4.3. El estudio florístico de las comunidades vegetales: la fitosociología	88
4.3.1. La asociación, unidad clave de un método basado en la composición florística global	88
4.3.2. La clasificación sistemática de las comunidades o sintaxonomía	91
4.3.3. Conjuntos fitosociológicos y tipos de vegetación	93
4.3.4. Comunidades vegetales y corología fitogeográfica	96
4.4. De las comunidades al paisaje vegetal	98
4.4.1. Clímax y sucesión	98
4.4.2. El estudio del paisaje vegetal	104

SEGUNDA PARTE: LOS SUELOS

5. Componentes y propiedades del suelo	117
5.1. Noción de suelo	117
5.2. Componentes del suelo	118
5.2.1. La fracción mineral	118
5.2.2. Génesis del complejo de alteración	123
5.2.3. La fracción orgánica	124
5.3. Propiedades del suelo	130
5.3.1. Caracteres y propiedades físicas	131
5.3.2. Caracteres químicos	140

6. Edafogénesis y tipos de suelos	147
6.1. Edafogénesis y diferenciación del perfil: los horizontes	147
6.1.1. De los procesos a los horizontes	147
6.1.2. Principales factores	148
6.1.3. Principales tipos de procesos	149
6.1.4. El perfil del suelo: los horizontes	157
6.2. La clasificación sistemática de los suelos. Principales clasificaciones	163
6.2.1. Problemática general de la clasificación de los suelos	163
6.2.2. Las clasificaciones europeas	163
6.2.3. La clasificación americana (Soil Taxonomy)	166
6.2.4. La clasificación de la FAO	171
6.3. Evolución edafogenética y tipos de suelos	173
6.3.1. Suelos brutos e insuficientemente evolucionados	173
6.3.2. Suelos humíferos poco evolucionados	175
6.3.3. Suelos evolucionados de la zona templada húmeda	176
6.3.4. Suelos de estepa y vertisuelos	178
6.3.5. Los suelos mediterráneos. Entre lo templado y lo tropical	180
6.3.6. Suelos con edafogénesis de tipo tropical	181
6.3.7. Suelos salinos	182
6.3.8. Suelos hidromorfos	182

TERCERA PARTE: BIOGEOGRAFIA ZONAL

7. Las zonas templada y fría	189
7.1. Rasgos generales y subdivisión	189
7.2. Las zonas ártica y subantártica. La tundra	191
7.2.1. La tundra ártica	192
7.2.2. La tundra subantártica	194
7.3. El dominio del bosque boreal de coníferas o taiga	194
7.3.1. Rasgos generales	194
7.3.2. La taiga eurosiberiana	196
7.3.3. La taiga canadiense	196
7.4. Los bosques de frondosas y coníferas de las latitudes medias	197
7.4.1. Los bosques de coníferas del oeste templado de América del Norte	198
7.4.2. Los bosques mixtos de frondosas y coníferas del hemisferio norte	199

7.4.3.	Los bosques mesófilos caducifolios de la zona templada del hemisferio norte	201
7.4.4.	Los bosques de la zona templada del hemisferio sur	208
7.5.	Esclerófilos y laurifolios de la zona subtropical	210
7.5.1.	Rasgos generales y diversidad	210
7.5.2.	La vegetación laurifolia subtropical	211
7.5.3.	La vegetación esclerófila mediterránea	212
7.6.	Praderas y estepas	218
7.6.1.	Praderas y estepas del hemisferio norte	219
7.6.2.	Las praderas del hemisferio sur	221
8.	Zonas intertropicales	223
8.1.	Distribución espacial	223
8.2.	Rasgos generales	223
8.3.	Dominio del bosque	226
8.3.1.	Bosque denso o Pluvisilva tropical siempre verde	226
8.3.2.	Vegetación de la zona tropical con lluvias estivales	232
8.3.3.	Manglares y formaciones de las playas	235
8.3.4.	Zona de transición del dominio del bosque al de sabana	236
8.4.	Sabanas	238
8.5.	Pradera tropical sobre suelo de humedad variable y en terreno de inundación y zonas pantanosas tropicales ..	240
8.5.1.	Las praderas	240
8.5.2.	Zonas pantanosas tropicales	242
8.6.	Montañas tropicales	242
9.	Las regiones áridas	247
9.1.	Rasgos generales	247
9.1.1.	Diversidad de los tipos de plantas	247
9.1.2.	Diversidad de los tipos de vegetación	249
9.2.	Los desiertos y semidesiertos cálidos	250
9.2.1.	Desiertos y semidesiertos del hemisferio norte ..	250
9.2.2.	Las regiones áridas del hemisferio sur	252
9.3.	Las regiones áridas templado-frías	256
9.3.1.	Las regiones áridas del hemisferio norte	256
9.3.2.	Regiones áridas del hemisferio sur	257
Bibliografía	259

Introducción

Constituye un tópico afirmar que la Biogeografía ha sido una rama marginada de la Geografía física, sin embargo, conviene recordar que cuenta con una larga y sólida tradición en la escuela alemana y que, en la escuela francesa, De Martonne la trató en plano de igualdad con la Geomorfología y la Climatología, aunque posteriormente quedará relegada a un segundo plano con el tiempo. Sin embargo, desde los años sesenta la Biogeografía francesa ha experimentado un notable desarrollo, recuperando cualitativa y cuantitativamente el tiempo perdido, y cuenta en la actualidad a nivel no sólo de estudios de investigación, sino también de manuales y obras de conjunto con una abundante bibliografía. En nuestro país, en el que el desarrollo de la Geografía física como conocimiento especializado es tardío, el retraso relativo de la Biogeografía se manifiesta en un menor número de geógrafos especializados en ella y sí en la investigación la producción bibliográfica es ya relativamente abundante, en cuanto a obras generales se nota una acusada penuria, hasta el punto de que al presente libro le cabe el honor y la responsabilidad, esperemos que por poco tiempo, de ser el primer libro de Biogeografía General de la Geografía española.

Se reúnen en él, por razones de programación de la colección, dos ramas distintas de la Geografía: la Biogeografía y la Edafogeografía. Ambas merecían haber sido tratadas por separado, lo que hubiera permitido analizarlas con mayor extensión y profundidad, pero su inclusión en un único volumen enlaza con una larga tradición de estudio conjunto dentro de la ciencia geográfica. En muchos casos este estudio conjunto ha llevado a considerar que suelos y vegetación, formaban parte de una misma rama. Como parte por derecho propio, o en función de la vegetación que de ellos extrae el agua y nutrientes que precisa para su desarrollo, los suelos han sido con frecuencia considerados rama de estudio de la Biogeografía e incluidos dentro de ella.

No faltan, o tal vez fuera más exacto decir faltaban, argumentos para

justificar esta unión de hecho del estudio de la vegetación y de los suelos. Dentro de la Geografía tradicional, fundamentalmente de orientación regional y descriptiva, podía resultar útil por razones didácticas o expositivas, dado el paralelismo entre la distribución de las grandes formaciones vegetales y los grandes tipos de suelos zonales. Conviene, sin embargo, señalar que esta coincidencia territorial se debe a las indudables relaciones mutuas entre suelos y vegetación tanto como a la decisiva influencia que sobre ambos ejerce el clima.

Destacar las influencias e interrelaciones entre suelos y vegetación, reconocer la existencia de pautas comunes en su distribución y organización espacial, son argumentos que pueden utilizarse para justificar su tratamiento conjunto, y en el caso presente su inclusión combinada en un mismo libro. Pero esto no puede utilizarse como argumento para negar la independencia del estudio geográfico de los suelos respecto a la Biogeografía. En nuestra opinión esto se debe principalmente a la insuficiente atención que han recibido los suelos desde la Geografía y que se manifiesta con claridad en el enfoque que reciben, y en la ausencia de un término propio para su sentido.

Esta es la razón fundamental por la que utilizamos el término edafo-geografía en el título del libro. Responde más a un deseo que a una realidad consolidada. Los suelos tienen su ciencia propia, la Edafología. Es a ella a quien compete su estudio sistemático, componentes, propiedades, tipos, clasificación, etc., pero los suelos son también un hecho geográfico. Su distribución espacial muestra unas formas de organización interna, unas estructuras y unas regularidades territoriales que constituyen hechos de naturaleza geográfica. Se insertan también en el paisaje como un elemento, influido por los demás componentes del mismo y que influye a su vez en ellos. Estas interrelaciones e interdependencias son también un hecho geográfico.

Este doble grupo de propiedades son las que deben presidir el estudio geográfico del suelo. Para poder acometerlo es preciso, sin embargo, un conocimiento suficiente de los componentes y propiedades del suelo y de sus horizontes, y de los procesos edafogenéticos. A estos aspectos de la Edafología, así como a la presentación de las principales clasificaciones, sus características y los principales tipos de suelos, hemos reservado la segunda parte del libro.

Las otras dos, la primera y la tercera están dedicadas respectivamente a la Biogeografía general y a la Biogeografía zonal o regional; principalmente a la Biogeografía vegetal, de mayor tradición dentro de la Geografía que la Biogeografía animal o Zoogeografía.

No existe uniformidad en la bibliografía en la importancia relativa de las partes general y zonal ni el orden en que son tratados los distintos temas dentro de ellas. En unos casos la parte general es poco

más que una introducción al estudio de las formaciones que constituyen el objeto principal, mientras en otros es la parte zonal la que queda relegada a poco más que una introducción inicial o apéndice final. Por nuestra parte hemos querido mantener un relativo equilibrio entre ellas, pues ambas tienen suficiente entidad e interés por sí mismas.

La parte general aparece estructurada en cuatro capítulos. Se comienza con la presentación de la diversidad de los seres vivos, que constituyen por definición el objeto de la Biogeografía, continuando por el estudio de sus relaciones con el medio en que viven y entre sí. El capítulo tercero se destina al estudio de las áreas y la corología, aspecto de especial atención en Geografía, y por último el cuarto hace referencia a los distintos métodos de estudio del elemento vegetal en sí mismo. Nos ha parecido un orden más lógico que comenzar por el estudio de la distribución de las especies o la descripción de las grandes formaciones.

Finalmente hemos calificado a la tercera parte de zonal, prefiriendo este enfoque a un estudio regional por continentes, hemisferios, territorios florísticos o grandes formaciones. Esta postura, y la organización de esta parte en tres capítulos dedicados respectivamente a la zona tropical, las zonas templadas y fría y las regiones áridas, es la más habitual en Geografía y facilita la comprensión de las relaciones entre la vegetación, sobre la que hemos centrado el estudio de esta parte, y las características del territorio en que vive, principalmente las climáticas. Respecto al orden hemos optado por iniciar el estudio por las zonas templada y fría y dentro de ellas por la tundra descendiendo progresivamente hacia el ecuador. Esto facilita y simplifica el tratamiento de la vegetación de montaña y de sus semejanzas y diferencias con la de su zona climática y con las de latitudes más elevadas de temperaturas semejantes, pero dificulta la percepción de la originalidad de conjunto de los tipos de vegetación orófilos.

PRIMERA PARTE BIOGEOGRAFÍA GENERAL

1.

Diversidad de la Biosfera

1.1. Las etapas de la configuración de la Biosfera

1.1.1. La Protobiosfera

Los vestigios más antiguos de la existencia de seres vivos en el planeta se remontan a más de tres mil millones de años. Se trata de organismos microscópicos muy rudimentarios, unicelulares primero, pluricelulares filamentosos también posteriormente, carentes todavía de verdadero núcleo (protistas). Hace falta esperar 1500-2000 millones de años para que aparezcan los primeros eucariotas, cuyas células están ya dotadas de un verdadero núcleo, aunque también de tamaño muy pequeño.

Todas estas formas de vida son exclusivamente marinas y se desarrollan inicialmente en un medio carente de oxígeno. La energía necesaria para sus actividades vitales debió proceder de la fermentación anaerobia de compuestos orgánicos existentes en la protoatmósfera, con paso posterior a distintas formas de quimiosíntesis y fotosíntesis anaerobias. Se trata por tanto de formas de vida muy diferentes a las hoy predominantes.

La adquisición por protoalgas cianofíceas de la capacidad fotosintética con descomposición del agua y del CO_2 supone el comienzo del enriquecimiento de la atmósfera en oxígeno, cuya presencia es necesaria para el desarrollo de los eucariotas, pero el proceso de transformación de la atmósfera será lento y sólo se alcanzará una composición semejante a la actual hacia finales de la era precámbrica o comienzos

de la primaria. Este cambio en la composición de la atmósfera, acompañado de la formación de la capa de ozono que absorbe buena parte de la gama ultravioleta de la radiación solar, permite la generalización de la respiración aerobia y la marginación a determinadas bacterias de otras formas de vida basadas en la reducción o en la fermentación.

1.1.2. El Paleozoico

Pese a la rápida evolución y diferenciación de los principales phylums tanto animales como vegetales la biosfera se mantiene confinada en los ambientes marinos y únicamente hacia finales del ordovícico, hace unos 400 millones de años, aparecen las primeras formas de vida terrestre.

Los primeros vegetales en iniciar la colonización de los continentes son los psilófilos, helechos muy primitivos ya extinguidos, y en parte aún anfibios. La presencia de restos de hongos y bacterias permite constatar que estos primeros ecosistemas terrestres constaban ya de productores y descomponedores, pero no hay constancia de la existencia de consumidores.

Todavía durante el devónico los psilófitos van siendo desplazados por otros helechos más evolucionados (licopodiatas, equisetatas, filicatas) e incluso progimnospermas, de los que parecen derivar las fanerógamas. Por lo que respecta al mundo animal faltan todavía los vertebrados terrestres, pero aparecen ya insectos, miriápodos y arácnidos.

Ya en el carbonífero la diversificación de la biosfera se acentúa en todos los órdenes. Junto a los helechos que alcanzan su apogeo con una gran diversidad de especies y formas, están ya presentes las gimnospermas, representadas por las cordaítes, grupo primitivo ya extinguido, así como musgos y hepáticas. Respecto a los animales junto a la proliferación y diversificación de invertebrados, sobre todo de insectos, destaca la aparición de los primeros vertebrados terrestres, anfibios y reptiles.

A esta diversidad florística y faunística le acompaña una mayor complejidad de la organización interna de los ecosistemas. Helechos y cordaítes arbóreos forman verdaderos bosques en los que junto a grandes árboles de hasta 30 m están presentes las demás formas biológicas con diversos helechos arborecentes, arbustivos y lianoides y a nivel inferior esfenófilos, helechos herbáceos trepadores extinguidos, musgos y hepáticas. Las cadenas tróficas están también notablemente diferenciadas: consumidores primarios y secundarios, parásitos, descomponedores y simbioses (micorrizas de los cordaítes).

Junto a esta diversificación de especies, formas biológicas y relacio-

nes tróficas hay que señalar también un proceso de diferenciación territorial en un doble aspecto catenal y corológico.

Los bosques carboníferos, cuya biomasa se ha conservado en parte como carbón hasta la actualidad, parecen presentar ya una clara zonación en función de la humedad. Las mayores exigencias de humedad corresponden a las equisetatas que ocupaban los bordes de agua y zonas de colmatación. Les siguen los grandes bosques dominados por licopodiatas de hasta 40 m de altura (*Lepidodendron*, *Sigillaria*, etc.) a los que corresponde la máxima complejidad estructural y por último en lugares más alejados del agua pasan a ser dominantes las cordaítes por su superioridad respecto a los helechos en su economía hídrica.

Finalmente, frente a la uniformidad característica de períodos anteriores, destaca en el Carbonífero una marcada diferencia entre las actuales tierras templadas del hemisferio norte y los bloques continentales surgidos de la división y separación del paleocontinente de Gondwana. Mientras en Europa, América del Norte, Siberia y Asia oriental se desarrollan espléndidos bosques en los que la frondosidad y ausencia de anillos de crecimiento denotan un clima cálido, húmedo y uniforme, en Africa del sur, Brasil, la India y Australia se desarrolla la llamada «flora de Gondwana», completamente diferente, más pobre y en la que la presencia de anillos de crecimiento denota un clima templado-frío. Son típicas de estas regiones las especies arbustivas de *Glossopteris*.

Vemos pues que los cambios experimentados por la biosfera a lo largo del paleozoico no pueden haber sido más trascendentales. En relación con el cambio de composición de la atmósfera se produce una clara separación entre vegetales y animales con aparición en unos y otros de diferentes phyllums evolutivos de modo que a finales de la era primaria se han prefigurado ya la mayoría de las grandes divisiones de ambos reinos. En el vegetal se diversifican las algas, aparecen restos esporádicos de hongos y musgos, los helechos alcanzan su apogeo y aunque limitadas a gimnospermas se configuran diversos grupos de fanerógamas. En el mundo animal junto a distintas clases de invertebrados entre los que ya los artrópodos, que incluyen crustáceos e insectos, destacan por su diversificación, van apareciendo los primeros vertebrados, primero peces y después anfibios y reptiles. Finalmente la vida limitada anteriormente a medios marinos inicia desde el devónico la ocupación de los continentes y se diversifica en especies y formas adquiriendo ya una notable complejidad estructural y diferenciación territorial. Configurados, pues, en sus rasgos más fundamentales las estructuras organizativas de la biosfera la evolución posterior consistirá principalmente en desarrollarlas hacia formas cada vez más variadas y complejas.

1.1.3. Evolución posterior al Paleozoico

1.1.3.1. El Mesozoico

Hacia el final del Paleozoico, en el pérmico, el clima evoluciona hacia una mayor sequedad. Las gimnospermas mejor adaptadas que los pteridófitos a las nuevas condiciones van desplazando a los helechos a un segundo plano hasta llegar a su apogeo durante el jurásico, e iniciar su decadencia ya en el cretáceo ante la creciente expansión de las angiospermas. Las gimnospermas, o coníferas en sentido amplio, dominantes durante el secundario son, sin embargo, diferentes de las que compartían con los helechos los ambientes más secos durante el carbonífero. Son grupos más evolucionados, individualizados a partir de los grupos más primitivos, las cordaites, que se extinguen a finales del pérmico, y las pteridospermas o lignopteridatas, cuya decadencia se prolonga hasta el jurásico. De las primeras proceden las coniferofitinas, táxidas, pinnidas y ginkgoatas y de las segundas las cicadofitinas, cicadatas y bennettitatas. Todos estos grupos decaen o se extinguen hacia finales del secundario y solo las pinnidas se mantienen hasta la actualidad como grupo importante aunque empobrecido en especies.

Si en el primer plano vegetal el mesozoico es la era de las coníferas en el animal es la era de los reptiles. En esta era alcanzan su máxima abundancia y diversidad y entre ellos destacan por su tamaño gigantesco los conocidos como dinosaurios. Estos y también otros grupos se extinguen hacia finales del mesozoico, paralelamente a la diversificación y expansión de los primeros grupos de mamíferos.

1.1.3.2. El terciario

El paso a primer plano de las angiospermas en el mundo vegetal y de aves y mamíferos en el animal, característicos de la era terciaria, confieren a la biosfera unos rasgos ya muy semejantes a los actuales.

A lo largo de esta era se produce una notable diversificación de los grupos predominantes más evolucionados, que va prefigurando la composición filogenética actual de la Biosfera. Este rasgo común al mundo animal y vegetal presenta, sin embargo, rasgos diferentes en ambos reinos. En el mundo vegetal la diversificación es especialmente acusada en las plantas vasculares más modernas, las angiospermas, tanto dicotiledóneas como monocotiledóneas, que constituyen no sólo el grupo predominante cuantitativamente por su biomasa, sino también el más diversificado en especies. En cambio en el mundo animal la máxima diversificación no corresponde a los que suelen considerarse animales superiores, tal vez más por su proximidad al hombre que por razones propiamente evolutivas, que son los vertebrados, sino al gru-

po de los invertebrados y dentro de ellos a los insectos, superando ampliamente el millón de especies.

Esta acusada diferenciación permite una más completa explotación de las posibilidades que ofrece nuestro planeta y una multiplicación de los nichos ecológicos y de la complejidad de los ecosistemas. Sin embargo, para alcanzar la configuración actual, faltan las huellas de los cambios climáticos cuaternarios.

1.1.3.3. El cuaternario

El proceso de enfriamiento iniciado a mediados del terciario en los bordes de la Antártida y que comienza a hacerse sentir también hace unos 10 millones de años en el hemisferio norte con las primeras manifestaciones glaciares conduce ya en el cuaternario a un deterioro global del clima con fuertes oscilaciones que hacen alternar periodos y fases frías con otras cálidas o al menos de temperaturas más benignas. Las consecuencias de estos repetidos cambios climáticos sobre la organización general de la Biosfera son importantes en diversos aspectos.

La consecuencia más directa e inmediata es la modificación de los límites latitudinales y altitudinales entre los grandes dominios florísticos y de vegetación, con las consiguientes repercusiones sobre la distribución de la fauna. Igualmente es una consecuencia directa e inmediata la desaparición de la práctica totalidad de las manifestaciones vitales en los dominios de los grandes inlandsis y la recolonización partiendo de cero de estos territorios durante los interglaciares.

Si la distribución de las masas continentales o de los relieves suponen barreras difícilmente franqueables a estos desplazamientos, el resultado de estas migraciones forzadas será un empobrecimiento global, sobre todo florístico. Según los casos este fenómeno se ha producido de modo desigual con lo que se convierte en un factor de diferenciación a escala planetaria. El ejemplo de Europa, cuyo empobrecimiento ha sido más acusado que el de América del Norte o del Asia oriental es especialmente ilustrativo.

Por otro lado todos estos cambios han podido favorecer también el efecto contrario. Una diversificación de los tipos de vegetación por la presencia de refugios que conservan especies y comunidades propias de climas diferentes al actual y la aparición de endemismos por disjunción de áreas y evolución en condiciones de aislamiento.

Los cambios climáticos cuaternarios no han consistido simplemente a escala planetaria en una alternancia de periodos fríos y cálidos, combinados además con variaciones de humedad. Han supuesto un aumento de los gradientes térmicos latitudinales por acentuación del carácter frío de las masas de las latitudes altas por lo que todo el

conjunto de los seres vivos de las latitudes medias y altas han debido evolucionar en el sentido de una adaptación o mayor resistencia al frío invernal que la que precisaban sus antepasados terciarios.

Por último, el tiempo transcurrido desde el final de la última glaciación ha sido demasiado breve y en los últimos 10.000 años han seguido produciéndose cambios climáticos que aunque menores han ido acompañados de modificaciones importantes en los tipos de vegetación y sus límites. La idea de que la vegetación «natural» se ajusta plenamente a las condiciones actuales puede en ocasiones no ser del todo exacta. Además suelos y relieve evolucionan con mayor lentitud. Donde los cambios climáticos han sido más intensos pueden constituir un factor más de diversificación creando hábitats diferentes a los que corresponden a situaciones «normales». Por todo ello el cuaternario, pese a su breve duración, ha contribuido poderosamente a la configuración de los rasgos actuales de la biosfera.

1.2. Bases biológicas de la diversidad de los seres vivos

1.2.1. Diversidad filogenética y nivel de organización

En el apartado anterior hemos presentado muy esquemáticamente las etapas y rasgos básicos de la configuración de la biosfera. Destacan de la evolución señalada dos rasgos básicos:

- La continua evolución y diversificación de los seres vivos de modo que con el paso del tiempo van apareciendo formas de vida cada vez más evolucionadas y con organización interna más compleja.
- La conservación junto a las líneas más evolucionadas de representantes de las formas de vida preexistentes o al menos de parte de ellas.

Por ello la diversidad de los seres vivos no ha cesado de aumentar en el doble sentido de aumento del número de líneas evolutivas y especies, y de coexistencia de formas de organización de nivel de desarrollo diferente.

La adquisición de formas de organización cada vez más complejas y la diferenciación en ramas filogenéticas divergentes en sus caracteres son los procesos evolutivos clave que han llevado a lo largo de cientos de millones de años a la enorme diversidad que presentan los seres vivos actuales. Las características biológicas del más de medio millón de especies vegetales y más de dos millones de especies animales que según estimaciones puramente indicativas se piensa que existen no

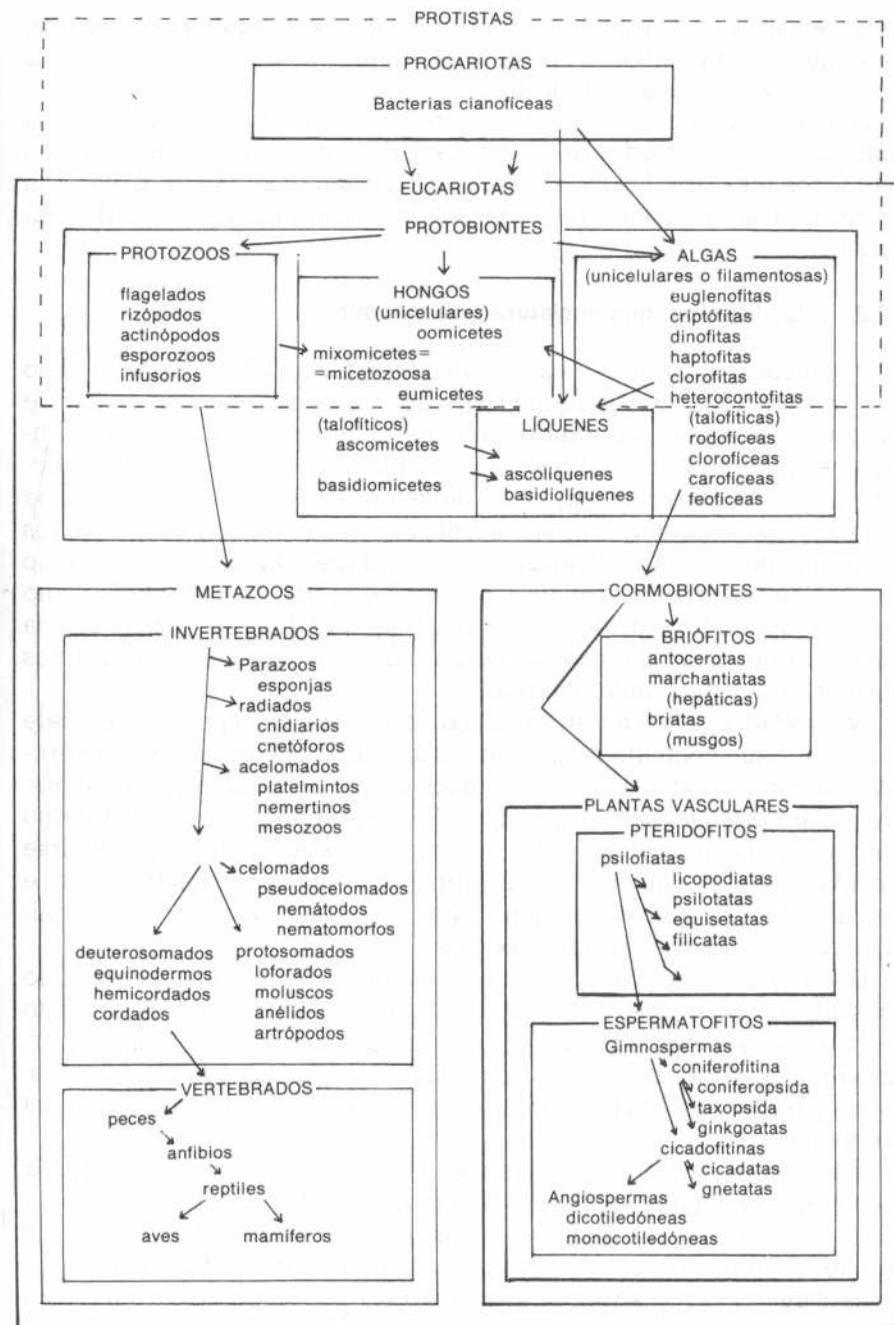


Figura 1. Principales conjuntos de seres vivos y sus relaciones filogenéticas.

representan sólo una cifra enorme en cuanto a diversidad específica, sino que muestran además una enorme heterogeneidad en cuanto a sus caracteres biológicos de todo tipo.

Desde un punto de vista científico sistemático lo más lógico sería comenzar por el estudio de los mecanismos evolutivos, continuar con los rasgos más significativos de los principales grupos y terminar con los problemas de clasificación. Seguiremos sin embargo un orden inverso.

1.2.2. Clasificación: nomenclatura y taxonomía

Botánicos y zoólogos se esfuerzan desde el s. XVIII en llevar a cabo una clasificación ordenada y jerarquizada de la enorme diversidad de los seres vivos que, valorando cuidadosamente semejanzas y diferencias, permitiera una comprensión adecuada de sus causas y significado. Esta línea de investigación, que tiene en Linneo su fundador y se conoce como taxonomía vegetal o animal, procura en la medida que los conocimientos lo permiten ajustarse al parentesco filogenético así como al nivel de desarrollo evolutivo, criterios que son considerados como los más «naturales» de todos los posibles, dándose en consecuencia especial valor a los caracteres que por ser genéticos son transmisibles por herencia y por tanto invariables.

La unidad básica del sistema taxonómico es la especie que suele definirse como conjunto de individuos interfértiles con caracteres hereditarios comunes constantes y distintos de los de otras especies y que presentan aislamiento reproductivo. Este aislamiento reproductivo no siempre es absoluto y con mayor o menor frecuencia pueden producirse hibridaciones. Normalmente los híbridos presentan baja fertilidad e inestabilidad de caracteres genéticos, pero pueden también estabilizarse y dar origen a nuevas especies.

Dentro de la especie pueden en ocasiones distinguirse, sobre todo en especies polimorfas, conjuntos más homogéneos que el conjunto de la especie y más o menos diferenciados entre sí. Según su importancia puede ser considerados como subespecies, variedades o formas. En las plantas cultivadas el nivel equivalente a variedad se denomina «cultivar».

Los niveles taxonómicos, táxones (*taxa* en latín) supraespecíficos son el género, familia, orden, clase o división (*phylum*, en latín), pero a veces se usan otras unidades taxonómicas intermedias. Además de las que llevan el prefijo «*sub*», cuyo significado no ofrece duda (subgénero, subfamilia, etc.), existen otras con denominación propia: tribu (entre la familia o subfamilia y el género) y sección, serie y agregado (entre el género o subgénero y la especie).

La denominación de todas estas unidades taxonómicas se rige por unas normas muy estrictas fijadas por un «código de nomenclatura». De acuerdo con ellas todo taxon debe tener su nombre científico que independientemente de su origen y etimología se considera un nombre latino y como tal se declina en caso necesario. En su mayor parte proceden de raíces grecolatinas alusivas a alguna característica o propiedad de la especie.

La unidad básica, la especie, recibe un nombre formado por dos palabras. La primera, escrita con mayúscula, indica el género y la segunda, siempre con minúscula, aún en el caso de que derive de un nombre propio, es el epíteto específico. El nombre debe, en obras especializadas, completarse con la cita de autor. En el caso de que un taxon haya recibido varios nombres, lo cual es bastante frecuente, sólo puede usarse el nombre legítimo más antiguo y el resto pasan a ser considerados sinónimos. De modo semejante si un mismo nombre se ha utilizado para plantas diferentes sólo puede aplicarse, caso de ser válido, para aquella para la que se usó por primera vez. Por estos motivos, y también por cambio de rango (de especie a subespecie o viceversa) o de género, los cambios de nombre son bastante frecuentes, lo cual no deja de plantear inconvenientes al poder encontrar un mismo taxon citado de modos diferentes. Un ejemplo puede contribuir a aclarar estos problemas. El llamado comúnmente piorno serrano se consideró inicialmente que correspondía a la planta llamada por Linneo *Sarothamnus purgans*. Posteriormente el género *Sarothamnus* fue incluido por unos autores en el género *Genista* y por otros en *Cytisus* con lo que a este piorno se denominaba unas veces *Genista purgans* y otras *Cytisus purgans*. Al comprobarse que la planta que Linneo había llamado por el primero de estos nombres no era el piorno serrano no puede seguir utilizándose ninguno de los tres y había que ponerle uno nuevo. En realidad se ha propuesto no uno sino dos. Por su semejanza con un piorno norteafricano al que se puede subordinar como subespecie se le ha llamado *Cytisus balanseeae* subsp. *europaeus*. Pero otros autores consideran que debe considerárseles especie y con este rango se le ha denominado *Cytisus oromediterraneus*. Usar uno u otro de estos dos nombres depende del buen criterio de cada uno, pues ambos son válidos, pero no se puede seguir usando ninguno de los tres antiguos.

Los táxones subespecíficos añaden al nombre completo de la especie el epíteto propio suyo precedido de la abreviatura del rango infraespecífico correspondiente por lo que su nombre completo consta de tres palabras (p. ej. para el enebro enano el nombre completo es *Juniperus communis* subsp. *alpina*). Los táxones considerados híbridos llevan el signo × delante de su nombre específico, si tienen denomina-

ción propia, o entre los epítetos específicos de los parentales si carecen de ella.

Los táxones superiores al género tienen un nombre formado por una sola palabra con la terminación propia de su rango. Estas terminaciones o sufijos son «aceae» para las familias, «ales» para los órdenes, «idae» para la subclase, «atae» para las clases (o también «opsida» en helechos y coníferas, «mycetes» en hongos y phyceae para las algas), «phyta» para la división. No obstante algunas denominaciones tradicionales se apartan de estas normas de las terminaciones.

1.2.3. Los principales conjuntos de seres vivos

1.2.3.1. *Diversidad e importancia de las formas de vida más elementales*

La distinción entre animal y vegetal, tan neta entre los seres vivos de mayor nivel evolutivo, pierde significación y claridad entre las formas de vida más elementales de organización muy simple, casi siempre unicelulares y de tamaño microscópico que hoy tienden a reunirse en grupo aparte bajo la denominación de protistas. Las formas más primitivas carecen aún de verdadero núcleo, son los procariontes, que incluyen las bacterias y las algas azules o cianofíceas. Otros protistas más evolucionados son, como todas las demás formas de vida eucariotas, con células provistas de verdadero núcleo. Este grupo también integrado por seres unicelulares incluye algas, hongos y protozoos. La distinción entre animal y vegetal sigue con todo siendo en ocasiones imprecisa y algunos grupos de protozoos, los flagelados y los rizópodos, incluyen formas animales y vegetales. Asimismo, existe un grupo de ubicación imprecisa con caracteres intermedios entre hongos y protozoos, llamado unas veces mixomicetes y otras micetozoos.

Desde una perspectiva biogeográfica no debe prescindirse de la existencia de estos seres, pues pese a su tamaño microscópico, son parte integrante de la biosfera y desempeñan en ella un papel importantísimo en numerosos aspectos. Forman gran parte del plancton marino, se asocian como simbioses o parásitos a seres vivos más evolucionados, tanto vegetales como animales, e intervienen en los procesos edafogénicos, como flora y fauna microbiana, sobre todo en relación con la humificación y la mineralización.

1.2.3.2. *Diversidad de los niveles de organización biológica del mundo vegetal*

Vegetal y fotosíntesis son dos conceptos tan íntimamente unidos en nuestra percepción del mundo biológico que la capacidad de sintetizar

materia orgánica puede ser considerada como un rasgo esencial casi definitorio de los vegetales. Sin embargo los hongos carecen de esta capacidad y su inclusión tradicional entre los vegetales, aunque también puede considerarse que ocupan una posición sistemáticamente aislada, obliga a una primera división funcional entre vegetales autótrofos y vegetales heterótrofos. Prescindiendo de algunos casos de heterotrofia secundaria sólo los hongos son por definición vegetales heterótrofos o vegetales sin clorofila, mientras el resto son vegetales autótrofos, vegetales con clorofila o plantas verdes.

Desde el punto de vista de la diferenciación y complejidad de la organización interna anatómica y funcional la distinción fundamental es la que separa a los talófitos de los cormófitos. Son talófitos las algas y hongos pluricelulares y los líquenes, y cormófitos los helechos y las fanerógamas o espermatófitos.

Aunque en los talófitos no existen todavía la típica división de la planta en raíz, tallo o tronco y hoja propia de los cormófitos representan un avance organizativo respecto a los protófitos. A partir de estos últimos, que representan el nivel de organización más elemental, pues son unicelulares o están formados por agregados de células aún no diferenciadas, se ha llegado independientemente y por distintas vías filogenéticas a un segundo nivel representado por los talófitos.

El talo es siempre pluricelular y sus células están interconectadas de modo que puede producirse intercambios entre célula y célula por lo que el conjunto no es una yuxtaposición, sino una unidad funcional. El tamaño y forma de los talos puede ser muy variado. En los casos más evolucionados y complicados, como en las algas pardas o feofíceas puede hablarse ya de verdaderos tejidos y en su talo hay partes con aspecto de hoja, tallo o raíces, pero ni la diferenciación anatómica ni la división del trabajo llegan a la complejidad de los cormófitos. Curiosamente y pese a la común etimología, conviene tener presente que talo y tallo tienen significados opuestos. Los talofitos no tienen verdaderos tallos.

La débil diferenciación anatómica y funcional en general y más concretamente en relación al agua es una grave limitación de los talófitos. Al carecer de tejidos que constituyan un eficaz sistema de conducción de agua sólo en medios acuáticos han podido llegar a desarrollarse organismos de gran tamaño. Esto no significa sin embargo que los talófitos sean exclusivamente vegetales acuáticos ni siquiera limitados a medios húmedos, pues pueden soportar una deshidratación acentuada pasando a un estado de vida latente y volver a rehidratarse y reanudar sus actividades vitales.

Con todo en tierra ven muy limitadas sus posibilidades de crecimiento en tamaño. La mayor dependencia respecto al agua corresponde a las algas que son plantas no exclusivas, pero sí esencialmente

marinas, mientras los líquenes y hongos son casi exclusivamente terrestres. Por su carácter continental y heterótrofo, sino el origen sí la difusión y expansión de los hongos saprofitos y parásitos sólo puede realizarse en fechas más tardías que la de las algas, con posterioridad a la aparición de las plantas vasculares continentales.

Los musgos y hepáticas, o briófitos, presentan caracteres intermedios entre los talófitos típicos y las plantas superiores o vasculares. Las formas más primitivas presentan un aspecto externo poco diferenciado, briófitos talosos, mientras las más evolucionadas presentan ya una distinción entre tallo y hojas pero carecen aún de verdaderas raíces, briófitos foliosos. La presencia de una cutícula muy fina y la ausencia o carácter elemental de los tejidos conductores hacen a los musgos muy sensibles a la falta de agua, pero pueden retenerla en abundancia en sus tejidos e hidratarse rápidamente ya que la absorben por toda su superficie con facilidad. Con todo la mayoría vive en ambientes húmedos, aunque algunos viven en medios más secos por su capacidad de revivir tras una prolongada deshidratación.

Los cormófitos típicos, también llamados plantas vasculares o plantas superiores se distinguen de los grupos precedentes o plantas inferiores por poseer un eficaz sistema conductor que asegura una buena distribución de agua y nutrientes por el conjunto de la planta, una clara diferenciación en tejidos jóvenes, meristemas, cuyas células conservan la capacidad de división y crecimiento, y tejidos adultos, que ya no la poseen, y una especialización y división del trabajo entre los distintos tejidos que de modo esquemático se manifiesta en la distinción entre raíces, sujeción y abastecimiento de agua y nutrientes, tallo o tronco, sostén y hojas, asimilación. Son también los únicos capaces de producir lignina, lo que no significa que todos sean leñosos, y por ello alcanzar un crecimiento en altura que permite una mejor utilización de la luz.

El grupo más primitivo de plantas vasculares son los helechos o pteridófitos que todavía se reproducen por esporas, por lo que son todavía criptógamas como las plantas inferiores. Las fanerógamas se conocen también como espermatófitos por su multiplicación por semillas, incluidas o no en un fruto, y como antófitos o plantas con flores. Las fanerógamas se dividen en gimnospermas o coníferas en sentido amplio, cuyos primordios seminales están «desnudos» y angiospermas en las que se halla encerrado en un pistilo. Las angiospermas a su vez se subdividen en dicotiledóneas y monocotiledóneas, también denominadas magnoliatas y liliatas respectivamente.

Las primeras plantas vasculares, que parecen derivar como los briófitos de las algas verdes o clorofíceas, corresponden a las psilofitas de las que proceden no solo las distintas clases de helechos (equisetatas, psilotatas, licopodiatas y filicatas), sino también los antepasados

directos diferenciados tempranamente de las espermatofitas o progimnospermas. Estas se subdividen pronto en dos grandes conjuntos las coniferofitinas, a las que pertenecen la mayor parte de las coníferas actuales (coniferópsida, taxópsida y ginkgoatas) y cicadofitinas, hoy relictuales (cycadatas y gnetatas). Del grupo más primitivo de este último conjunto, las lignopteridatas derivan a su vez las angiospermas diferenciadas ya desde el cretáceo en dicotiledóneas y monocotiledóneas.

Cada uno de estos conjuntos constituye la vegetación dominante en un periodo geológico: los helechos en el primario, las coníferas en el secundario y las angiospermas desde el terciario. Es lógico por tanto que las angiospermas sean actualmente predominantes tanto desde el punto de vista de la vegetación como desde el de la flora, constituyendo por sí solas más de la mitad de las especies vegetales hoy existentes, mientras las coníferas aunque dominan con frecuencia la vegetación de las regiones frías, muestran una acusada pobreza florística no llegando al millar de especies, frente a unos 15.000 pteridófitos. Son también las angiospermas las que muestran una mayor diversidad de formas biológicas y plasticidad ecológica pues las coníferas actuales son exclusivamente leñosas y los helechos sólo han conservado formas arborescentes en las regiones tropicales estando representados tan sólo por formas herbáceas en las regiones templadas y frías y ocupan siempre un lugar subordinado en la vegetación.

1.2.3.3. *Diversidad del mundo animal: vertebrados e invertebrados*

Por encima del nivel elemental de los protozoos, los animales pluricelulares o metazoos muestran una extraordinaria diversificación de modo que el número de especies es al menos cuatro veces superior al que presentan los vegetales. Desde un punto de vista que no deja de ser antropocéntrico la división que se percibe con mayor nitidez es la que separa a los vertebrados de los invertebrados. A ello contribuye también razones de tamaño y el que indudablemente representen el nivel más avanzado de una de las líneas evolutivas.

Los vertebrados actuales incluyen peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. El grupo de origen más antiguo son los peces, cuyos fósiles se remontan al silúrico, época en que aún no habían aparecido las primeras plantas vasculares terrestres y que han conservado su carácter acuático. El paso a tierra se inicia con la aparición de los anfibios en el devónico hace unos 360 millones de años, de los que derivan los reptiles en el carbonífero. Mamíferos y aves aparecen en el secundario, triásico y jurásico respectivamente, a partir de dos líneas evolutivas diferenciadas dentro de los reptiles. Los mamíferos derivan de la

línea sinápsida o de los reptiles mamíferoides hoy extinguidos y algunos de cuyos fósiles resultan de difícil clasificación por sus caracteres intermedios. Las aves, por su parte proceden de la línea de los saurópodos en la que se sitúan los reptiles actuales.

Puede establecerse un cierto paralelismo, no exento de diferencias importantes entre la evolución de la fauna y la flora terrestre. La era mesozoica es la era de las coníferas y también la de los grandes reptiles y el predominio terciario de las angiospermas tiene su equivalente en el paso a primer plano de mamíferos y aves, pero la eclosión de los helechos en el paleozoico superior no tiene su equivalente en ningún grupo de vertebrados terrestres, pues no hay una era de los anfibios y a nivel paleontológico el paleozoico es la era de los peces. Parece haber habido un retraso en el desarrollo de una abundante macrofauna terrestre respecto a la macroflora. Por otra parte es también destacable como diferencia que mientras las angiospermas representan por sí solas más de la mitad de la flora mundial con no menos de un cuarto de millón de especies, los vertebrados se estiman en unos 50.000 de los que más de la mitad son peces.

No es pues en los vertebrados donde el mundo animal alcanza su extraordinaria diversificación sino en los invertebrados y concretamente en la línea evolutiva, paralela a la que conduce a los vertebrados que tiene en los artrópodos sus representantes más evolucionados y que sólo en el grupo de los insectos cuenta con aproximadamente un millón de especies.

Dado que todos los animales son heterótrofos y directa o indirectamente dependen para su nutrición de la materia orgánica sintetizada por los vegetales autótrofos, bien como consumidores primarios o secundarios o bien como descomponedores, la evolución seguida más que a la multiplicación de los grandes consumidores, parece apuntar a una diversificación de los pequeños consumidores más o menos intensamente especializados y por tanto a una utilización más completa de todas las posibilidades alimenticias y a una complejidad creciente de la organización interna de los ecosistemas. La omnipresencia de los invertebrados en todo tipo de medios, la diversidad de sus habitats y formas de alimentación resulta pues perfectamente lógica.

2.

Biosfera y Ecosfera: la Biosfera como sistema

2.1. Introducción

La Biosfera es un sistema abierto con un elevado grado de complejidad y organización. Como todo sistema constituye una unidad global originada a partir de las interrelaciones que se generan entre los elementos que la integran.

Presenta una organización escalar con unidades elementales denominadas *biocenosis*, compuestas por comunidades vegetales (*fitocenosis*) y animales (*zoocenosis*); y unidades o conjuntos de mayor tamaño que reciben el nombre de *biomas*, constituidas por complejos vegetales (*formaciones*) y poblaciones animales a ellas asociados.

Cada tipo de medio alberga unos seres vivos que, perteneciendo a grupos muy diferentes y reunidos por exigencias ecológicas parecidas o vecinas, forman una comunidad o biocenosis que alcanza con el medio natural ciertas interrelaciones; el conjunto de la biocenosis y su medio (o *biotopo*) constituye un ecosistema (Tansley, 1935).

El ecosistema es una unidad estructural de la Biosfera. Una unidad global o totalizadora en la que se establecen complejas interrelaciones en el interior de la comunidad o biocenosis y entre ésta y el medio. La palabra ecología significa literalmente «ciencia del hábitat» o «ciencia del medio ambiente». Estudia las relaciones entre el ser vivo y el medio en el que se encuentra.

Estas interacciones generan flujos de materias y energía y estable-

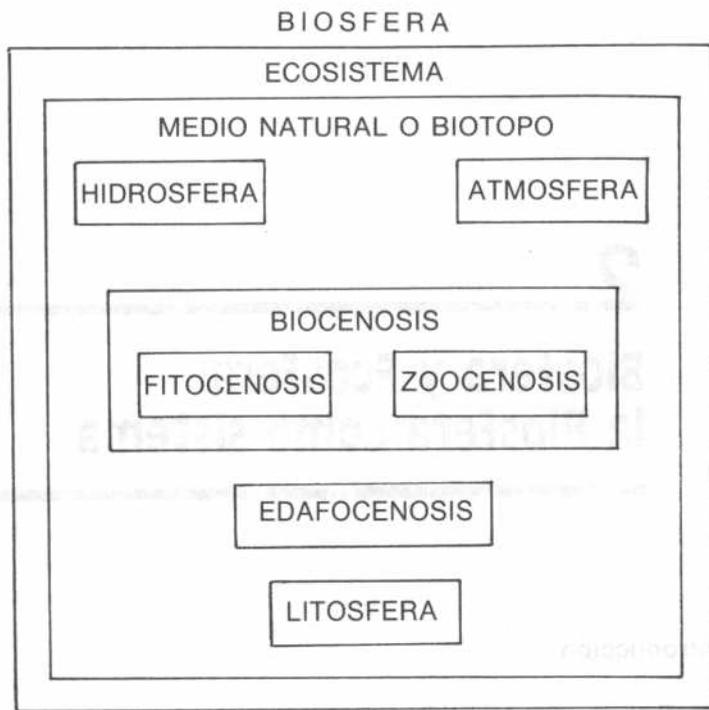


Figura 2. La biosfera como sistema.

cen vínculos o lazos entre los elementos que interactúan. En el marco de *las relaciones internas* destacaremos las relaciones que se establecen a nivel de la nutrición: *las cadenas tróficas*.

En el aspecto de *las interrelaciones con el medio* hemos de señalar aspectos diversos:

- La multiplicidad de factores que influyen y/o son influidos por la biocenosis;
- Las interrelaciones o correlaciones que se generan entre los mismos factores;
- Las adaptaciones de la biocenosis al medio, o a sus posibles modificaciones, lo que garantiza en definitiva una cierta estabilidad del sistema.

2.2. Interrelaciones entre los seres vivos. Las cadenas tróficas

En el interior del ecosistema todo individuo está sometido a la influencia de los demás organismos vivos de la comunidad o biocenosis.

Las estructuras o cadenas tróficas son la mejor expresión del funcionamiento del sistema puesto que garantizan la transferencia de flujos de energía y de sustancias a través de él.

Son por tanto el resultado de:

- La participación de cada uno de los constituyentes en la elaboración y transformación de las sustancias y en la utilización de la energía.
- La organización global de las modalidades de transferencia a través del sistema.

El primer nivel de estructuración de estas cadenas tróficas es el de los productores: está constituido por el conjunto de vegetales clorofílicos, la fitocenosis.

Utilizan la energía solar para la producción de las materias orgánicas a partir de las cuales se realiza la alimentación de todos los demás organismos. La energía disponible añadiéndose a la que resulta de la respiración (combustión de los azúcares y de las materias grasas con producción de gas carbónico y de agua) permitirá la síntesis de una amplia serie de cuerpos, enriqueciendo hasta el infinito la gama de sustancias producidas a medida que la diferenciación celular se realiza. Con los elementos procedentes del suelo se producen el almidón, las materias grasas, las proteínas que constituyen los componentes por excelencia del protoplasma; también otros elementos químicos en cantidad débil pero indispensables para la vida, las sustancias de crecimiento, en definitiva las vitaminas necesarias para la vida de los animales pero que éstos son incapaces de producir.

Estos vegetales son el componente autótrofo del ecosistema. Ahora bien no todas las plantas son autótrofas, los límites de la autotrofia están establecidos por el parasitismo y la simbiosis. El primero es un modo de vida que realizan algunas plantas a expensas de un patrón; es frecuente en el caso de las bacterias y menos común en el de los vegetales superiores.

La frontera entre autotrofia y parasitismo es incierta, y existe una gran diversidad de plantas hemiparásitas.

Las relaciones tróficas más complejas son las realizadas por la simbiosis, en las que dos organismos obtienen provecho uno del otro por un parasitismo recíproco. La simbiosis llega a constituir una nueva forma vegetal, en los líquenes, íntima asociación de una alga y un hongo, el alga efectúa la fotosíntesis y el hongo aporta el agua y las sales nutritivas. Otras simbiosis unen bacterias y vegetales superiores por ej. los rizobium de las leguminosas.

Como resumen los vegetales autótrofos aseguran la totalidad de la producción de las moléculas que entran en la constitución de la biosfera.

Walter (1977) estima que sería más adecuada una clasificación de estos factores determinantes para el crecimiento y desarrollo de las plantas en 5 grupos:

- Las condiciones térmicas.
- Las condiciones hídricas.
- La intensidad luminosa y la duración del día.
- Los distintos factores químicos.
- Los factores mecánicos.

El orden habitualmente adoptado en el estudio de los diferentes factores ecológicos es: factores climáticos, edáficos, topográficos, bióticos.

Ninguna clasificación es completamente satisfactoria pues los diferentes factores presentan numerosas interferencias. No actúan de manera independiente: el efecto de cada uno de ellos sobre los seres vivos es más o menos profundamente modificado por el efecto inhibidor de los demás. Por otra parte los vegetales han de realizar adaptaciones a los diferentes factores.

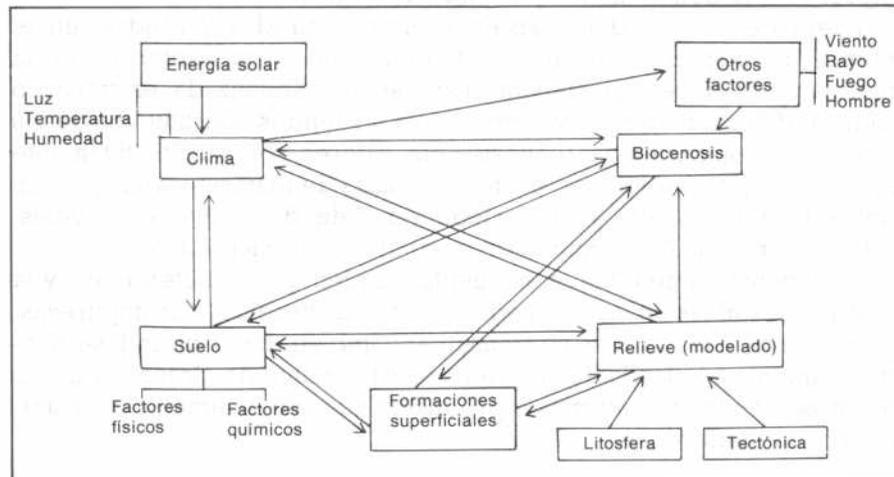


Figura 4. Interrelaciones de los seres vivos con el medio.

2.3.1. Factores climáticos

2.3.1.1. La luz

La luz es un elemento indispensable que influye en primer lugar sobre los procesos vitales de las plantas, así como también sobre la

distribución de las comunidades vegetales por sus efectos favorables o inhibidores.

La energía solar que alcanza el suelo está compuesta por energía lumínica (4/10) y energía calorífica (6/10).

Es el factor que presenta mayor variabilidad en su reparto tanto espacial como temporal: en lo que concierne a la intensidad de la claridad, a la duración del día, a la cantidad diaria y estacional de energía recibida, etc.

La luminosidad en un punto del globo en un instante dado depende del ángulo que forma la dirección del sol con la superficie de la tierra, del espesor de la capa atmosférica atravesada por los rayos, de la transparencia del aire, de las estaciones, de la latitud y de la altitud, del tipo de cubierta vegetal, etc.

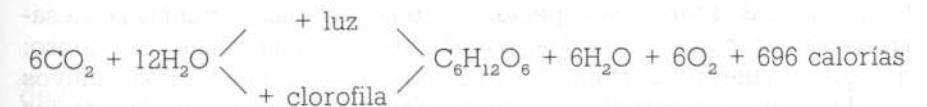
Actúa sobre la planta por su intensidad (fotosíntesis), por su color (tropismos o germinación por ejemplo), por su periodicidad (fotoperiodismo) y lo hace de modo diferente según las diversas funciones.

Efecto de la intensidad luminosa: la acción sobre la asimilación.

El mecanismo de la fotosíntesis

Las plantas verdes a través de la clorofila de sus células, la luz, el gas carbónico y el agua constituyen parte de su propia sustancia. La fotosíntesis puede ser definida como el proceso en el que se realiza la manufactura de carbohidratos a partir de bióxido de carbono y de agua, en presencia de la luz mediante el mecanismo de la clorofila.

Las reacciones fotoquímicas y químicas que se generan entre estos elementos de forma simplificada pueden resumirse del modo siguiente:



Este conjunto de reacciones lleva el nombre de *fotosíntesis*.

Los cambios gaseosos se realizan a nivel de los estomas, aberturas en la superficie de las hojas, mucho más numerosas en la cara inferior, salvo en las monocotiledóneas donde están uniformemente repartidas y en las plantas acuáticas que no poseen.

Las reacciones fotosintéticas hacen intervenir, en las plantas verdes, tres elementos externos: gas carbónico, agua y energía luminosa. El elemento diferenciador es la luz puesto que el gas carbónico, en condiciones naturales, presenta un contenido en el aire prácticamente constante (0,033 %); y el agua de las células necesario para una fotosíntesis

normal no es nunca deficitaria hasta el punto de constituir un factor de diferenciación.

Las plantas se pueden clasificar en varios grupos según sus exigencias en luz. De manera general y simplista podría establecerse la diferenciación entre especies de luz o heliófilas (o heliófitas) y especies de sombra o esciófilas (o esciófitas). De manera más pormenorizada:

- Las que no viven bien más que con una fuerte luminosidad, vecina al máximo de iluminación solar: muchas o la mayoría de las plantas de los desiertos o de las estepas, y de altas montañas.
- Aquellas cuyo óptimo fisiológico corresponde con una claridad máxima (100%) pero que pueden vivir con una luz más débil bajando hasta el 40%: plantas de rocas, de pedreras, de escombreras, etc. Es el caso de muchas plantas colonizadoras de emplazamientos descubiertos (por ejemplo aquellas plantas que se desarrollan en los espacios talados de los bosques).
- Especies adaptadas a la sombra (esciófilas) que viven entre 20 y 40% de media.
- Las esciófilas extremas que no pueden vivir más que bajo una cubierta vegetal densa y son obligatoriamente plantas en sotobosque umbrosos.

Las condiciones de iluminación o claridad pueden ser muy diferentes en las diversas partes de un árbol: en general la copa recibe una luz mucho más intensa que las ramas bajas, determinadas hojas vecinas del tronco pueden asimilar con claridades del orden del 1% solo de la claridad solar normal.

En el curso del año se suceden en el sotobosque de los bosques con hojas caducas diferentes especies, de ellas las más esciófilas se desarrollan en el momento en que los árboles tienen su follaje más denso; de igual manera las malas hierbas que acompañan ciertos cultivos anuales como los cereales tienen un ciclo ligado a la cantidad de luz que la planta cultivada deja pasar a las proximidades de la superficie del suelo.

En un ecosistema el balance neto entre la fotosíntesis por un lado y el conjunto de respiraciones y fermentaciones de vegetales, animales y microorganismos por otro debe ser positivo.

La intensidad de la fotosíntesis, nula en la oscuridad, aumenta con la luminosidad y, para un determinado valor de ésta, compensa exactamente la respiración; los cambios gaseosos de la planta parecen inexistentes en ese momento hay equilibrio entre el oxígeno absorbido y el emitido, es el «*punto de compensación*». Dicho punto corresponde a una luminosidad o claridad diferente según las especies, mucho más

débil para las plantas del sotobosque o para las plantas acuáticas que para las adaptadas a la vida a plena luz.

El punto de compensación luminosa es más bajo para las plantas u hojas de sombra que para las plantas u hojas de luz: las esciófitas tienen una aptitud mayor para aprovechar débiles claridades. Por el contrario las hojas de luz son superiores cuando la claridad crece: la asimilación se eleva proporcionalmente a ésta hasta un nivel más allá del cual el balance de asimilación, aún siguiendo positivo, no aumenta más. Este nivel es mucho más elevado para las hojas de luz que para las de sombra.

Influencia de la intensidad luminosa sobre la morfogénesis

Esta influencia se manifiesta:

- En el *crecimiento* y síntesis de la clorofila; los vegetales que crecen en sombra tienen un aspecto denominado «marchito»: empobrecido en clorofila, tallos endeble, *entrenudos* alargados, hojas reducidas.
- En la *morfología* y la ramificación: dirección de los tallos y de las ramas ligada al fototropismo, acción sobre el porte general de la planta.
- En la *estructura anatómica*: en una misma especie, a veces en un mismo árbol, las hojas desarrolladas en sombra tienen a menudo un limbo más grande, más delgado y más pobre en tejido adiposo que las hojas de luz.
- En la *floración*: la floración necesita un mínimo de claridad, lo que no debe confundirse con el fenómeno del fotoperiodismo que consiste en la inducción de la floración por una determinada periodicidad del día y de la noche.

La formación de las flores y de los frutos parece necesitar un aporte de luz particularmente importante. Se puede decir que, como la temperatura, una fuerte luz favorece la precocidad de la maduración sexual en relación al crecimiento vegetativo.

El efecto de la periodicidad

Las plantas están influidas también por la duración de la exposición a la luz en el curso de cada día, el fotoperiodo.

La adaptación de las plantas a este fotoperiodo es el fotoperiodismo, que afecta a numerosos aspectos del desarrollo y es especialmente importante en el paso del estado vegetativo (fase de crecimiento y de desarrollo) al estado reproductivo (floración, formación de los tubérculos, de los rizomas, etc.) en las plantas.

Este tránsito se ve inducido cuando la planta está sometida, o a un cierto tiempo con una temperatura dada (termoperiodismo, también denominado vernalización) o a un ritmo de luz determinado (fotoperiodismo).

La eclosión de las yemas en primavera está a menudo determinada por el alargamiento de los días. Inversamente la caída de las hojas está en parte inducida por el acortamiento de los días, es bien conocido el que los árboles de las avenidas o al menos algunas de sus ramas, conservan sus hojas largo tiempo cuando éstas están próximas a faro-las.

En relación con el fotoperiodismo se pueden distinguir tipos de plantas diferentes:

- Plantas de días cortos, para las que el inicio de la etapa de floración sólo se produce si la duración de los días no es superior en ese momento a las 12 horas, de lo contrario las yemas no se abren y quedan en letargo, ahora bien la planta continuará aumentando en talla y volumen. Para estas plantas una duración de la claridad demasiado larga se acompaña de gigantismo y supresión de las flores. Sería el caso de numerosas plantas tropicales (ejemplo caña de azúcar) o plantas de regiones templadas cuya floración es otoñal o invernal, debido a esta exigencia fotoperiódica.
- Plantas de días largos: la floración es estival. Necesitan para florecer de al menos 12 horas de luz. Los vegetales que crecen más allá del paralelo 40 pertenecen a esta categoría. La luminosidad insuficiente suprime la floración.
- Plantas de fotoperiodo intermedio, la mayor parte de los cereales.
- Plantas indiferentes cuya floración puede producirse en diferentes épocas del año. La duración de la luminosidad no juega ningún papel en la floración. Ejemplo algunos jacintos o narcisos.

Entre estas categorías existen naturalmente todas las situaciones intermedias.

Estos hechos revelan un determinismo complejo en el que interviene un antagonismo entre las hormonas producidas a la luz y unos inhibidores formados en la oscuridad.

La influencia de la duración del fotoperiodo en el crecimiento global se conjuga de manera compleja, con la influencia de la duración del termoperiodo y constituye un fenómeno aún mal explicado.

2.3.1.2. La temperatura

Es un factor de diferenciación ecológica de primer orden, actúa en todas las etapas del desarrollo de la planta. El papel de la temperatura

es a veces tan determinante que se puede hacer coincidir el límite del área con una isoterma.

La temperatura del medio en el que vive la planta (temperatura del aire, de las capas superficiales del suelo o de las aguas) depende de la radiación solar, y fundamentalmente de los rayos infrarrojos que contiene. Ahora bien las temperaturas efectivamente registradas en los diversos órganos de la planta son diferentes de las del medio en muchos casos:

- En lo que concierne a las raíces, su temperatura es naturalmente la del suelo.
- La temperatura media de las hojas es análoga a la del aire, pero las máximas diurnas y las mínimas nocturnas son mucho más acusadas.
- Los troncos aislados son los que alcanzan las más fuertes temperaturas porque, a diferencia de las hojas, son perfectamente inmóviles.

Sin calor el desarrollo de los organismos vivientes (plantas o animales) es imposible. La vida desaparece en las altas latitudes o las altas altitudes incluso cuando la nieve o el hielo no son permanentes. Con muy bajas temperaturas, los intercambios entre el suelo y las plantas son imposibles y las funciones fisiológicas principales están bloqueadas o fuertemente disminuidas: la asimilación clorofílica es anulada con bajas temperaturas y la respiración es muy reducida.

La radiación solar calienta el aire, pero también el suelo, y la superficie de este último alcanza a menudo una temperatura relativamente elevada, hasta 50 °C en nuestro país, todavía más en los países cálidos o en alta montaña.

En profundidad, las variaciones de temperatura del suelo tanto diurnas como estacionales se atenúan rápidamente, de manera que las partes subterráneas de los vegetales, están relativamente protegidas contra las temperaturas extremas.

La nieve desempeña también un papel protector, es un aislante térmico que pone al suelo al abrigo de las bajas temperaturas invernales.

Como el suelo los tejidos vegetales tienden a calentarse bajo el efecto de la insolación y su temperatura puede ser varios grados superior a la del aire ambiente.

La actividad de todas las funciones vitales comienza por aumentar exponencialmente con la temperatura, lo que es normal puesto que se trata esencialmente de reacciones químicas.

La temperatura actúa sobre las funciones de la planta, *respiración*, *fotosíntesis*; en la zona biológica, entre 0 y 30 °C aproximadamente, la

intensidad de estos fenómenos aumenta con la temperatura siguiendo la ley de Vant'Hoff (el doble de intensidad para un aumento de 10 °C) lo que es comprensible debido a que en parte dependen de reacciones químicas. Para temperaturas más elevadas, la fotosíntesis decrece rápidamente mientras que la respiración continúa creciendo hasta los 40 o 50 °C.

Por debajo de 0 °C, las funciones están muy ralentizadas, sobre todo la respiración; en ciertos vegetales de clima frío, la fotosíntesis llega aún a ser medible a -10 o -20 °C por ejemplo en el caso de las coníferas nórdicas o subalpinas.

Las temperaturas óptimas

Para cada organismo se puede determinar una temperatura óptima que conviene mejor al desarrollo y al crecimiento en un momento dado, y que está comprendida en el interior de un intervalo más o menos grande: las plantas que soportan una larga separación entre el máximo y el mínimo se denominan euritermas; los organismos que no soportan fuertes variaciones, tanto las bajas como las altas temperaturas, son denominadas estenotermas.

Estas temperaturas óptimas varían según la función considerada: floración, germinación, desarrollo de los frutos, crecimiento, etc.

El óptimo térmico de muchas plantas se adapta automáticamente a la estación correspondiente a una temperatura más baja en invierno, más elevada en verano. En definitiva, los vegetales manifiestan a este respecto una gran flexibilidad, regulando automáticamente asimilación y respiración según los datos permanentes o estacionales del medio en el que viven. Unas temperaturas elevadas pueden compensar el acortamiento de la estación vegetativa y viceversa, lo que parece razonable puesto que, en conjunto, la temperatura actúa sobre todo acelerando todas las reacciones químicas.

Ritmo térmico anual o diario

La única consideración de la temperatura media anual es insuficiente para comparar el efecto biológico de los diferentes climas. Es necesario hacer intervenir también la variación a lo largo del año y del día: el termoperiodo; la adaptación de las plantas al termoperiodo es el termoperiodismo, media de las temperaturas mensuales, pero también temperaturas extremas. La amplitud de las máximas y mínimas anual y diurnas caracteriza, tanto o más que las medias, los grandes tipos de climas: las diferencias entre temperaturas extremas son a menudo más grandes en clima continental que en oceánico y los climas ecuatoriales

y tropicales se caracterizan por una amplitud anual de las medias mensuales inferior a la amplitud diurna.

En las regiones templadas y frías, el frío es necesario para que las funciones vitales se realicen durante los días cálidos. En particular, en el curso del paso del estado vegetativo al estado de reproducción, la planta está influenciada, no sólo por el ritmo térmico del momento, sino también por el ritmo térmico anterior. Este frío da cuenta de la desaparición del aletargamiento de las yemas, cerradas en el otoño precedente, y de su eclosión. La expresión periodo de reposo para designar el invierno es pues ambigua puesto que es en este momento cuando unas transformaciones químicas y fitoquímicas se cumplen preparando el desarrollo de los estados ulteriores. Es entonces cuando se realizan el proceso «preparatorio de la floración», lo que se designa con el nombre de vernalización, una «acumulación de los efectos térmicos» en el desarrollo de la planta.

La gran sensibilidad del alargamiento y aumento de peso global del vegetal con la amplitud térmica diurna conduce a pensar que nos encontramos en presencia de un factor ecológico importante, susceptible de diferenciar la flora del dominio oceánico con débil amplitud térmica, de la de los climas continentales (especialmente las de la zona templada), y de los climas montañosos, donde, si la amplitud térmica es débil, la del suelo y de los tejidos es considerable.

El termoperiodismo estacional parece pues tan necesario como el termoperiodismo diario.

La acción de las temperaturas extremas

Las plantas son sensibles a las temperaturas extremas tanto como a las medias y a los ritmos térmicos anuales o diurnos. Las temperaturas excesivas pueden ocasionar la muerte (temperaturas letales), pero, antes de que tales temperaturas sean alcanzadas, las plantas se adaptan para limitar los efectos.

Las modificaciones adoptadas tienen por efecto limitar la nocividad de los cambios térmicos: si la temperatura se eleva la transpiración aumenta lo que produce una disminución de la temperatura en la superficie de los tejidos donde se produce la evaporación. Si la temperatura baja el peligro es la formación de hielo en los tejidos, como respuesta aumenta la viscosidad de los líquidos celulares, se espesan y circulan menos rápido, lo que origina una disminución de la absorción y de las necesidades en agua. El contenido de la célula en agua será menor y el riesgo de segregación de hielo disminuirá; por último aumentando la concentración de los líquidos, el punto de congelación bajará. Esta resistencia de las plantas al frío puede ser aminorada si el

ritmo térmico es accidentalmente perturbado; así las estaciones intermedias (primavera, otoño) pueden infligir más daño a las plantas que el invierno, debido a que las adaptaciones al frío no se adquieren más que progresivamente y no se prolongan más allá del invierno.

Aquí hay un nuevo ejemplo de la insuficiencia de las medias anuales para dar cuenta del efecto de un factor del que es necesario, como sucede con las precipitaciones, considerar la distribución a lo largo de todo el año.

Consecuencias biogeográficas

Cada especie tiene sus exigencias propias en cuanto a la acción de la temperatura en su fisiología; de ello resulta algunas consecuencias evidentes en la distribución de las plantas (como también en la de los animales).

- La localización de las especies más termófilas en los países cálidos, y a partir de estos, hacia el N. y el S., la existencia de *zonas de vegetación*, o los *pisos de vegetación* en montaña. El escalonamiento en altitud no reproduce fielmente la zonación en latitud, pero presenta con ella muchas analogías y a menudo correspondencias bastante precisas.
- La coincidencia al menos aproximada de ciertos límites de especies con unas isotermas.
- El comportamiento de las plantas como «indicadores de temperaturas»: es el principio de los *mapas fenológicos*. Es fundamental definir los estados fenológicos que se escogen como referencia, se ha de anotar metódicamente la fecha de un determinado fenómeno durante una serie de años, hacer una media de estas observaciones, proceder así en numerosos puntos y dibujar un mapa con el dato probable. Se pone así en evidencia, sin haber efectuado medidas directas de temperatura, las partes cálidas y frías del área y se puede seguir la «progresión de la primavera» u otro fenómeno estacional, ejemplo maduración del trigo, etc. Un mapa de este tipo se denomina mapa fenológico; este método fenológico representa un progreso en relación a una medida simplemente física: es la misma planta quien toma el puesto o la función de aparato de medida.

Por otra parte, el conocimiento de la temperatura necesaria para un fenómeno fisiológico y su evolución estacional en un territorio dado permiten trazar un mapa de la fenología probable y planificar las tareas de cultivo.

2.3.1.3. El agua

El agua tiene una importancia vital para las plantas:

- Están constituidas como media en el 50% del peso de su organismo completo por agua.
- Ninguna de las funciones fisiológicas se puede realizar sin ella: la transpiración, evidentemente, pero también la asimilación clorofílica, la respiración.
- El agua es el vehículo obligado de todos los productos obtenidos en el suelo o sintetizados por la asimilación clorofílica.

La cantidad óptima puede ser sobrepasada o por el contrario no alcanzada. En ese caso intervienen adaptaciones fisiológicas o morfológicas que permitirán paliar este exceso o déficit, en los medios demasiado secos o demasiado húmedos.

Existe una concordancia relativamente estrecha entre la pluviosidad general y la distribución de las grandes biocenosis a escala global, pero tal correlación es mucho más sutil a nivel regional o local.

La cantidad de agua utilizable por la vegetación depende, no sólo del total de precipitaciones, sino también de la distribución de éstas a lo largo del año y fundamentalmente del conjunto de condiciones ecológicas de la localidad.

En función del factor hídrico se pueden distinguir, especies higrófilas que viven en condiciones de humedad edáfica o atmosférica próximas a la saturación, y especies xerófilas que se desarrollan en los medios más secos. Entre ambos extremos existen organismos mesófilos, que se contentan con una humedad mediana.

Huetz de Lemps diferencia:

- Las hidrófitas o plantas hidrófilas viven en el agua al menos durante parte del año: son las plantas acuáticas o subacuáticas.
- Las higrófitas o plantas higrófilas están adaptadas a una humedad fuerte; sus anchas hojas les permiten una gran transpiración.
- Las mesófitas o plantas mesófilas necesitan una cantidad media de agua.
- Las xerófitas o plantas xerófilas soportan una sequía más o menos pronunciada.
- Las tropófitas o plantas tropófilas deben adaptarse a una alternancia de estación seca y estación húmeda.

Aspectos fisiológicos y ecológicos del problema del agua

Son muy complejos y no podemos más que indicar algunos.

La planta absorbe agua por su aparato subterráneo y la devuelve por sus partes aéreas; la cantidad de agua que la atraviesa en el curso

de una estación vegetativa es igual en varias veces a su peso, es decir el agua de la planta se renueva en un determinado número de veces. Esta necesidad en agua puede expresarse por la *cantidad transpirada* por el vegetal *en el curso del conjunto de un año*.

En ecología, es más interesante, no referirse a la planta en sí misma sino a la superficie que ocupa o incluso a la *unidad de superficie de un agrupamiento vegetal* dado, dividiendo la cantidad de agua transpirada por la superficie considerada, se obtiene la altura del agua equivalente a la transpiración supuesta repartida por igual en toda la superficie y se puede comparar con la altura de las precipitaciones que recibe anualmente esta misma superficie. Las cifras resultantes son muy variables; dependen del desarrollo de la cubierta vegetal y del tipo biológico de las especies dominantes. Las necesidades en agua de los bosques son superiores a las de los agrupamientos herbáceos, y más elevadas para los bosques caducifolios que para los resinosos; para un mismo tipo de agrupamiento pueden variar según las condiciones estacionales y la edad de las plantas.

Debe recordarse que el agua utilizada no representa en nuestros climas más que una parte de la pluviosidad anual, el resto se pierde en parte por infiltración y escorrentía; por otra parte la precipitación no es el único, ni a veces el principal determinante de los niveles hídricos disponibles los cuales dependen de factores tales como: la capacidad de almacenamiento de agua por parte del suelo, las pérdidas por evapotranspiración o la topografía.

La evapotranspiración ha de ser entendida como un fenómeno biofísico que restituye a la atmósfera buena parte del agua que aportan las lluvias. Alrededor de 1/3 de las precipitaciones es por tanto «reciclado» bajo forma de evapotranspiración, en niebla, rocío o nueva lluvia, y 2/3 sólo se incorporan a la reserva hidrográfica por escorrentía o infiltración. De manera que el agua de las precipitaciones, lejos de provenir casi en su totalidad del mar según un esquema clásico, procedería por una parte de la evaporación de los suelos y de las aguas continentales y en mayor medida aún de la transpiración de los vegetales: lo que pone en evidencia un papel capital y a menudo desconocido de la cubierta vegetal y fundamentalmente forestal, el de regulador del clima. Por poco que las lluvias sean insuficientes, la desforestación abre la vía a la aridez del país.

En clima árido, la vegetación puede sin embargo mantenerse con una evapotranspiración localmente superior a la pluviosidad pero en condiciones particulares:

- Gran desarrollo del sistema de raíces, de manera que cada planta drena una importante superficie del suelo; pero, en este caso, las

diferentes plantas están necesariamante alejadas unas de otras y el agrupamiento vegetal es tanto más difuso (o denominado también abierto) cuando más seco es el clima. Esta debilidad del recubrimiento y este carácter abierto son ya visibles en la vegetación mediterránea.

- Situación topográfica que acumula el agua en determinados puntos, por ejemplo en los fondos de los barrancos que permanecen más tiempo húmedos, o bien en las zonas donde la capa freática está bastante cerca de la superficie para que las raíces puedan alcanzarla. Así en las regiones más fuertemente desérticas (Sahara central) la vegetación excluida de la mayor parte del país se «concentra» en forma difusa a lo largo de los barrancos o en las depresiones.
- Aporte de agua por *irrigación*, así es como subsisten los cultivos en los oasis, y en la región mediterránea la transpiración durante los meses de verano es demasiado fuerte para que la alimentación por agua natural del suelo y por las lluvias sea suficiente y la irrigación se convierte entonces en necesaria.
- Reducción de la evaporación: ciertas prácticas de cultivo reducen las pérdidas de agua, el «dry-farming» consiste en mantener constantemente muelle la capa superficial del suelo para interrumpir los circuitos de remonte capilar del agua.

Por último recordemos:

- Si las plantas superiores son, por su alimentación en agua, ligeramente tributarias del suelo puesto que ellas obtienen este agua por sus raíces, pueden también absorber una pequeña parte de este agua por sus órganos aéreos (e igualmente, por esta vía, pueden absorber sales minerales disueltas); este es el caso de una parte de las epífitas.
- Muchas criptógamas son bastante independientes del agua del suelo pues viven en estaciones donde el aire está constantemente saturado de vapor de agua (ej. bosques atlánticos o ecuatoriales). Se les denomina aerohigrófilas.

Regulación del contenido en agua

El contenido en agua de los tejidos condiciona estrechamente la fisiología de las plantas, el agua interviene en aspectos muy diversos: fase dispersante de los coloides, vehículo de sustancias disueltas, agente químico de la hidrólisis. El ejemplo más neto es el de los vegetales reviviscentes, capaces de permanecer en vida latente y presentar un

brusco despertar de sus funciones fisiológicas, a menudo en algunos minutos, en el momento de la rehidratación.

La regulación del contenido en agua de la planta pone en juego un gran número de complejos mecanismos entre los cuales están:

- Presión osmótica de los tejidos, regulada, para una planta y un tejido dados, alrededor de un determinado valor.
- El control de la transpiración depende en gran parte de la estructura de la epidermis y notablemente del número, de la disposición y del funcionamiento de los estomas.
- El conjunto de las adaptaciones a la sequía.

2.3.2. Factores edáficos

Las relaciones entre el suelo y la vegetación pueden ser examinadas desde diferentes puntos de vista:

- Contribución de la vegetación a la formación del suelo: a través de una acción física (ej. alteración por empuje de las raíces), química (ej. aportes orgánicos en la superficie del suelo) y microbiológica.
- Relación entre la solución del suelo y las raíces de las plantas: obtención de agua y determinados elementos y microelementos (nitrógeno asimilable, fósforo, potasio).
- Estrecha vinculación entre determinados caracteres edáficos y la distribución de las especies o agrupamientos vegetales. A este respecto podemos diferenciar:

- La influencia de los factores físicos que se traduce en la relación entre ciertas plantas y un tipo dado de textura o de estructura: especies vegetales de roca (litófitas) o de derrubios rocosos que poseen adaptaciones de su aparato subterráneo, especies samófilas ligadas a la arena, etc.
- La relación con los factores químicos: la presencia de suelos salados determina la aparición de una vegetación especial: vegetación halófila; sobre escombros y en las proximidades de los puntos de ocupación humana donde se desarrollan suelos con fuerte contenido inorgánico y en nitratos aparece la vegetación ruderal; la existencia de calcio en el suelo permite diferenciar entre plantas calcícolas, localizadas sobre suelos ricos en calcos, y silicícolas o calcífugas, ubicadas en suelos silíceos. Muchas calcícolas son, en realidad, relativamente indiferentes a la caliza y su preferencia por ella se debe a caracteres

físicos más favorables tales como su cualidad de suelos más cálidos. El pH del suelo permite diferenciar entre especies indiferentes susceptibles de soportar largas variaciones del pH del suelo, acidófilas y basófilas. Un cierto número de experiencias ha permitido determinar el óptimo de crecimiento para diferentes especies, óptimo que varía según el estado de desarrollo de la planta.

La acidez del suelo y el contenido en calcio son por otra parte dos problemas estrechamente ligados. De manera general, las especies calcífugas son igualmente acidófilas.

La ligazón entre las características físicas o químicas del suelo y la distribución de ciertas especies es la base de la noción de las plantas indicadoras. Se denominan así aquellas especies que, por su abundancia indican que un determinado carácter del suelo se encuentra próximo a un valor reconocido como óptimo para la especie considerada.

2.3.3. Factores topográficos

Son los que resultan de la configuración del terreno a escala regional (montañas) o a escala local (accidentes de relieve de amplitud limitada). Tienen el efecto de modificar otros factores ecológicos:

Efecto sobre la temperatura

- La temperatura media anual del aire decrece regularmente con la altitud a razón de un coeficiente medio de $0,55^\circ$ por 100 m de elevación. Este coeficiente es más débil en invierno que en verano, y la amplitud de la variación anual de la temperatura disminuye con la altitud.

La temperatura del suelo sufre una disminución de la misma magnitud, un poco más débil (de media $0,45^\circ$ por 100 m) pero el calentamiento del suelo es favorecido por la altitud debido a la mayor transparencia de la atmósfera.

Este gradiente altitudinal de temperatura es la principal causa de la existencia de *pisos de vegetación* en las montañas.

- El efecto de la exposición es particularmente importante se traduce en la diferencia entre la vertiente N y S de las montañas o entre los dos flancos de un valle cuando éste tiene una dirección general E-W.

En el caso de depresiones muy encajadas, por ejemplo valles abruptos o grandes dolinas en países cársticos, se puede observar el fenómeno de inversión de la temperatura, el fondo de la

depresión o el del valle puede ser mucho más frío que la zona media de las pendientes, pues masas de aire no renovadas y no alcanzadas por el sol se acumulan en invierno.

Efecto en las precipitaciones: las precipitaciones aumentan con la altitud

Dicho aumento sigue leyes irregulares y aún mal conocidas, parece establecido que más allá de una determinada altitud las precipitaciones decrecen, la alta montaña se encuentra privada de agua y de nieve que se han producido en altitudes medias.

En montaña, una gran parte de las precipitaciones cae en forma de nieve cuya altura acumulada alcanza varios metros en el curso de los meses de invierno. El coeficiente de nivinidad crece con la altitud hasta el 100% en alta montaña.

Esta nieve persiste más o menos tiempo en primavera y juega entonces un papel ecológico considerable: así la distribución de los agrupamientos vegetales alpinos está en gran parte condicionada por la duración de la cubierta nival. Esta duración depende de la altura de la nieve caída, pero también de la forma del terreno (acumulación en las hondonadas, deshielo precoz en las ondulaciones por el viento), de la exposición y de la temperatura.

El efecto de la innivación se deja sentir en la vegetación por:

- La longitud del periodo de deshielo, es decir el tiempo disponible para la vida activa de las plantas.
- La protección térmica, gracias al poder aislante de la nieve, el suelo queda a una temperatura próxima a cero, y la vegetación de montaña puede «despertar» más deprisa en primavera. Así resulta a veces que se puede ver a los árboles elevarse más alto en la vertiente N, que es más fría, que en la sur, pues en esta última las yemas demasiado pronto descubiertas por la fusión de la nieve sufren las heladas tardías de la primavera.
- La reserva de agua: la fuerte reserva de nieve alimenta en la fusión los terrenos situados por debajo de ella.

Recordemos por último la importancia de las nieblas en los climas de montaña y su efecto en la vegetación.

Efecto en el suelo

Las variaciones de temperatura y de precipitaciones debidas a la altitud repercuten naturalmente en los fenómenos químicos y biológicos de la pedogénesis y provocan la formación de suelos particulares ligados al clima de montaña.

Además, la existencia de relieves incluso menores tienen acción sobre el suelo por el simple hecho de la pendiente del terreno:

- Acción mecánica que determina la formación de suelos inestables tales como los derrubios móviles. Las plantas que viven en estas ubicaciones presentan adaptaciones especiales: flexibilidad de ramas de los árboles y de las ramificaciones de los arbustos sometidos a avalanchas, gran desarrollo de las raíces, etc.
- Acción sobre el drenaje, mientras que en las pendientes se forman suelos bien drenados y por tanto bien aireados, el agua se acumula en las cubetas, pudiendo provocar la formación de suelos hidromorfos. De modo general, los menores accidentes topográficos pueden modificar fuertemente la distribución del agua en el suelo, el nivel de las capas freáticas y por consiguiente la distribución de las plantas y de los agrupamientos vegetales.
- Acción sobre la erosión. Es evidente que en las pendientes es más acentuado, pero si el terreno es móvil, desprovisto de vegetación y sometido a lluvias violentas, una pendiente del 1% es suficiente para que la erosión se produzca.

Noción de microclima

Se denomina así el clima que reina en un punto limitado, a la escala de la estación ecológica: por ejemplo el clima del fondo de valle o el de la cresta de una roca. Cuando se cultivan árboles adosados a un muro expuesto al sol, se realiza artificialmente un microclima; la sombra de los árboles, crea para los vegetales que viven a ras del suelo unas condiciones particulares y se puede hablar de microclima. Es necesario distinguir este concepto del de *clima local* (o *mesoclima*) que puede depender igualmente de factores topográficos pero que se refiere a una escala mucho mayor, la de un valle por ejemplo, el clima local puede en su entorno diferir sensiblemente del *clima regional*.

2.3.4. Otros factores

2.3.4.1. Viento

El viento actúa sea directamente por una acción mecánica sobre el suelo y los vegetales, o indirectamente modificando la humedad y la temperatura.

La acción directa del viento se manifiesta sobre todo en los sectores donde el viento sopla frecuentemente y a una gran velocidad, litorales costeros, desiertos, montañas, etc., en este último caso el viento contribuye con otros factores a limitar en altitud la extensión de los bosques.

Esta acción del viento se reconoce por sus efectos mecánicos. La presión constante del viento en una determinada dirección sobre las plantas jóvenes da cuenta de la forma encorvada de los árboles, especialmente en los árboles aislados o en los que forman la primera línea de agrupamientos arborescentes más densos, una vez que se penetra en el interior de los agrupamientos, la observación muestra una rápida disminución de la velocidad del viento. Se traduce también en formas de crecimiento particulares bien visibles en el caso de los árboles más expuestos, cuyos troncos presentan una inclinación en el sentido del viento dominante o cuyas ramas y follaje adoptan una disposición unilateral denominada «en bandera». El efecto en el crecimiento de los árboles puede llegar a la transformación del bosque en un matorral bajo, como en determinadas costas (debido a que la acción del viento es menor en las cercanías del suelo) o incluso hasta la exclusión total de los árboles: así, en numerosas cimas de montaña que se encuentran a baja o media altitud y que podrían tener normalmente bosques, se observan en ellas praderas que caracterizan la fisonomía del estado alpino (agrupamientos «pseudo-alpinos»).

Los vegetales se adaptan a los efectos del viento, bien por desarrollo de aparatos de fijación al suelo, o aprovechando la protección de otros vegetales.

El viento puede igualmente tener efectos muy nocivos por las partículas sólidas que transporta: arenas, gotas saladas, cristales de hielo.

La acción indirecta se refiere a la modificación de los otros factores del clima, entre otros la temperatura e higrometría en la proximidad de las hojas.

Una brisa ligera es beneficiosa puesto que asegura las renovación del aire alrededor de los estomas y puede acrecentar la fotosíntesis, pero cuando la velocidad del viento aumenta, la transpiración se acrecienta, y puede correr el riesgo de alcanzar un nivel incompatible con la alimentación hídrica de la planta. La respuesta es un cierre de los estomas pero entonces la fotosíntesis se paraliza. Los efectos son sobre todo importantes si el balance de agua en el suelo es deficitario o si, estando el suelo frío, la absorción del agua se reduce o se detiene.

Sin embargo el cierre de los estomas no impide la deshidratación. Esta proviene por una parte de la aceleración de la transpiración cuticular y por otra del efecto que las tracciones ejercen sobre las hojas y que conducen a la expulsión forzada de pequeñas gotas de agua por las aberturas. Resulta un desequilibrio de todo el conjunto del crecimiento.

Como en los efectos mecánicos, son las partes próximas al suelo (la velocidad del viento aumenta con la altitud) las que sufren menos; esto explica la disminución de talla en los sectores más expuestos al viento,

la mayor frecuencia de xeromorfosis (porte rastrero, disposición en cojinetes o en bolas) y la aptitud a resistir a las presiones mecánicas (enraizamientos vigorosos, grosor de las raíces, de los rizomas).

El viento puede tener efectos beneficiosos en la medida en que disminuye los riesgos de hielo: un aire en calma se enfría considerablemente al contacto con el suelo, en la noche, mientras que el aire agitado transmite el calor a las capas más elevadas. Esta ventaja ha sido observada en varias situaciones topográficas; el riesgo de helada en las pendientes es menor que en los fondos donde el aire calmado se enfría con el contacto del suelo frío.

2.3.4.2. *El rayo y el fuego*

Es un factor ecológico de segundo orden, salvo en las regiones de poblamiento forestal denso y constituido esencialmente por resinosas.

Los incendios son un factor ecológico extremadamente importante, raramente son naturales (rayo), más a menudo son de origen antrópico: bien sean involuntarios, o voluntarios, y en relación entonces con actividades rurales, sobre todo en las regiones tropicales.

El viento juega naturalmente un papel muy importante en la propagación de estos fuegos.

Las regiones más amenazadas son:

- Los grandes bosques puros de coníferas.
- La vegetación mediterránea en su conjunto.
- Los países tropicales secos.

La acción sobre la vegetación depende mucho de las especies. Algunas resisten relativamente bien y presentan incluso adaptaciones: se les denomina pirofitas, ej. en la región mediterránea la jara.

Si el fuego es a menudo catastrófico desde el punto de vista forestal, puede presentar como contrapartida algunas ventajas para la vegetación. Dado que ejerce poca acción sobre las capas profundas del suelo, el fuego enriquece el suelo en sales minerales.

Estos pequeños efectos favorables no deben sin embargo enmascarar el hecho de que el incendio es uno de los grandes responsables de la degradación del tapiz vegetal, e incluso de la desertificación de algunos países.

2.3.4.3. *La intervención humana*

Entre los factores bióticos, es necesario distinguir por una parte los que están ligados a la presencia de los vegetales o de los animales que se traducen a menudo en la realización de equilibrios naturales entre las diferentes especies, y por otra la acción del hombre a la que hay que

añadir la de los animales domésticos que, al contrario, se caracteriza frecuentemente por desequilibrios o destrucción de la naturaleza, a veces también por importantes trabajos de restauración o conservación de esta misma naturaleza.

A lo largo del tiempo el hombre ha transformado de tal manera la cubierta vegetal que han quedado muy pocos restos de la vegetación primitiva, y esta transformación continúa de modo preocupante con el aumento de población. Es, por tanto, comprensible que el hombre, junto con otros factores del medio, se haya ido convirtiendo en un factor cada vez más importante en la conformación de las comunidades.

Las acciones destructivas del hombre se manifiestan de diferentes formas:

- A través del fuego. Es el principal responsable de las formaciones secundarias que sustituyen a los bosques climax. La acción del fuego podemos subdividirla en directa, causando diversos tipos de traumatismos en los organismos, e indirecta originando la modificación de numerosos factores del hábitat.
- A través de talas continuas. El bosque natural sufre una modificación sustancial con las talas a mata rasa, con ellas no sólo se modifican fundamentalmente las condiciones lumínicas, sino que se abre paso al viento y al impacto de la lluvia. Si a la tala se une la destrucción sistemática del sotobosque arbustivo puede provocarse ante la existencia de lluvias torrenciales el arrastre de la capa de tierra y la destrucción total de la vegetación.
- A través del pastoreo. El pastoreo se opone en todos los casos al desarrollo natural de la vegetación, retarda e impide la comunidad climática final, conduce a efectos perjudiciales profundos y, en casos extremos, a la destrucción de la cubierta vegetal. Como efectos perjudiciales actúan: extracción de grandes cantidades de sustancia vegetal; daños mecánicos en las plantas al comerlas, roerlas, rozarlas o pisotearlas; selección de especies por los animales que pastorean, así se perjudican o desaparecen las plantas más buscadas mientras que las que son despreciadas por los animales llegan a predominar; influencia directa en la edafogénesis, bien por levantamiento de la tierra fina o por apisonamiento del suelo y modificación del microrelieve (formación de rellanos y senderos), etc.

Existen otras muchas causas de la destrucción de las diferentes floras y faunas: sobreexplotación, introducción de especies no autóctonas que perturban el medio, polución, etc. El fenómeno más visible en todos los países es la regresión de las superficies forestales.

2.4. Las correlaciones entre factores ecológicos

Como se ha visto los factores ecológicos son muy numerosos y cada uno de ellos puede actuar de diferentes maneras llegando a establecerse una *jerarquía de factores*.

En la realidad uno o dos factores actúan condicionando la existencia y la distribución de una especie o un agrupamiento, son los *factores limitantes* cuya acción, sin ser exclusiva, es preponderante. Cuando un factor se encuentra en el límite, cuando alcanza un valor crítico, se comporta como si rigiera él solo la vegetación: es la *ley de los factores limitantes*. Ejemplos:

- Bajo un clima muy frío, la temperatura es el factor limitante.
- En las regiones cálidas donde la temperatura es suficiente a lo largo de todo el año, es por el contrario el agua quien a menudo falta, y en los países áridos se convierte en el factor limitante.

Por último dos factores diferentes pueden producir un efecto *equivalente* en la vegetación: así la sombra dada por el estrato arborecente de un bosque conserva en el sotobosque más humedad que bajo el mismo clima local tiene un terreno descubierto. La cubierta forestal «reemplaza» parcialmente la lluvia.

Inversamente, un aumento de la temperatura, acentuando la evaporación, produce el mismo efecto que una disminución de las precipitaciones (a menos que el clima no presente un gran exceso de humedad): temperatura y agua son de alguna manera antagonistas y un aporte de agua por irrigación podrá *compensar* los efectos de la elevación de la temperatura.

Si, de dos estaciones que presentan el mismo total anual de precipitaciones, la una tiene lluvias regularmente repartidas y la otra una deficiencia en verano, la segunda corre el riesgo de faltarle agua en el momento de la plena estación vegetativa, y de hecho, sucede como si su clima fuese más seco lo que no parece indicar el total anual. La insuficiencia de las lluvias de verano «*desplaza*» la ecología de la estación en el sentido xérico.

La multiplicidad de factores y las interrelaciones que se generan entre ellos se han intentado simplificar a la hora de su estudio mediante «representaciones sintéticas de factores». Se trata de percibir, a través de la multitud y complejidad de los factores del entorno, los que son verdaderamente determinantes en cada caso considerado y que definen entonces el medio.

Diferentes métodos han sido propuestos para tener en cuenta estos hechos de sustitución de los factores, de compensación o de desplaza-

miento: unos utilizan fórmulas en las que figuran dos o más factores (síntesis numérica o índices), otros diagramas (síntesis gráfica).

2.5. Las reacciones de la planta a las condiciones del medio: las adaptaciones y las formas biológicas

Una especie es susceptible de crecer fuera de su área natural y ocupar un «area posible» más vasta, incluso puede vivir fuera de sus estaciones ecológicas, habituales y soportar un medio algo diferente. Pero presenta entonces generalmente *modificaciones morfológicas* (variaciones de talla, de coloración) o *fisiológicas* (cambio del ciclo anual, de la fecha de floración). Tales modificaciones no persisten más que tanto como dure la acción del medio: transplantada de nuevo a su marco habitual, la planta retoma poco a poco su aspecto inicial. La transformación no será hereditaria, será una simple acomodación al nuevo medio, traduciendo la plasticidad fenotípica de las especies ubi-quistas: se denomina acomodante una forma así nacida de una transformación provisional.

Unas acomodaciones pueden por otra parte ser visibles en partes de un mismo organismo sometido a condiciones diferentes. Es el caso de las hojas de sombra y hojas de luz que se puede a menudo observar en un mismo árbol: la diferencia es a la vez morfológica (las hojas de sombra son más largas y más delgadas) y fisiológica.

Otras modificaciones corresponden por el contrario a una adaptación definitiva y hereditaria a un medio dado.

Las adaptaciones son extremadamente numerosas y de una gran variedad. Algunas se marcan por una transformación profunda de la morfología de la planta: así la flora de los climas áridos es rica en plantas crasas y fundamentalmente en tipos cactiformes pertenecientes a familias muy diferentes. Otras veces la adaptación es más discreta, invisible incluso en la morfología, y se limita a caracteres fisiológicos o bioquímicos, en particular cuando se trata de adaptaciones a ciertos tipos de suelos.

2.5.1. Las principales modalidades de adaptación a un factor

2.5.1.1. La forma de pasar la estación desfavorable. Las formas biológicas

Los efectos del frío se marcan especialmente en las partes de la planta que sobrepasan el suelo (en éste las amplitudes térmicas son más atenuadas). La clasificación del botánico danés Raunkiaer distribuye las plantas en un determinado número de categorías según su com-

portamiento durante la estación desfavorable (en determinados lugares esta podrá ser la estación seca):

- Las fanerófitas que conservan su porte habitual pero están armadas fisiológicamente para disminuir su ritmo de vida por la ralentización de funciones (evaporación, asimilación clorofílica, respiración). Son los árboles, arbustos, matas, etc. Un grupo pierde sus hojas durante el invierno (árboles con hojas caducas); otros tienen una caída de las hojas no anual (marcescentes o subpersistentes), los estomas no se abren más que un poco tiempo. Sus yemas ya están cerradas durante el invierno y están protegidas contra los fríos por escamas. Las fanerófitas pueden ser subdivididas según la altura de las plantas: las megafanerófitas (árboles de más de 25 m), las mesofanerófitas (árboles entre 10 y 25 m), las microfanerófitas (de 2 a 10 m), las nanofanerófitas (de 0,5 a 2 m). Las lianas pertenecen a esta categoría. Estas formas de vida son predominantes en los sectores donde las condiciones son generalmente favorables: regiones cálidas y húmedas, regiones templadas.
- Las caméfitas que se adaptan a las estaciones desfavorables con reducción de sus partes aéreas. La planta sitúa sus yemas a poca altura por encima del suelo (entre 0 y 30 cm) y, gracias a esta disposición, están protegidas de los grandes fríos por la nieve. Las escamas de protección o el crecimiento en bolas o en cojinetes tienen un papel idéntico. Muchas hierbas vivaces y matas leñosas pertenecen a esta categoría.
- Las hemicriptófitas que no persisten más que por las partes situadas a ras del suelo, de manera que están protegidas por una débil capa de nieve.
- Las criptófitas no subsisten más que las partes subterráneas. Son plantas con bulbo o rizomas.

Como hemicriptófitas y criptófitas citemos numerosas gramíneas y muchas plantas de sotobosque de nuestros bosques.

- Las terófitas que son plantas anuales pero que no subsisten durante las estaciones desfavorables más que en estado de semillas. Realizan su ritmo de vida completo (germinación, desarrollo y crecimiento, floración, fructificación, etc.) en un tiempo relativamente corto, después una vez producida la semilla, la planta muere. La semilla germinará cuando las condiciones de vida sean de nuevo alcanzadas (calor, agua, etc.).

Se puede encontrar una diversidad del mismo orden en las adaptaciones al invierno en el caso de los animales.

El interés de la clasificación es doble: por una parte pone el acento

en los cambios fisionómicos de las plantas en el curso del ciclo anual, el aspecto de la planta se modifica como reflejo de su respuesta a las variaciones climáticas y especialmente térmicas; y por otra permite oponer vastos dominios biogeográficos mediante el agrupamiento de estas formas de vida en un lugar, estos dominios se determinan calculando el porcentaje de cada una de las categorías definidas, son los espectros biológicos.

El espectro global no tiene significación más que por comparación con los espectros regionales y zonales o aún por comparación con otros espectros globales establecidos para otros periodos geológicos. Los espectros regionales definidos son:

- Regiones ecuatoriales, con predominio absoluto de las fanerófitas y abundancia de epífitas.
- Regiones de bosques templados. Las fanerófitas son menos numerosas, aparecen aunque en porcentajes menores caméfitas, hemicriptófitas, criptófitas y terófitas.
- Regiones frías húmedas. Las fanerófitas son raras, las plantas de pequeña talla se desarrollan mucho (caméfitas, hemicriptófitas y criptófitas).

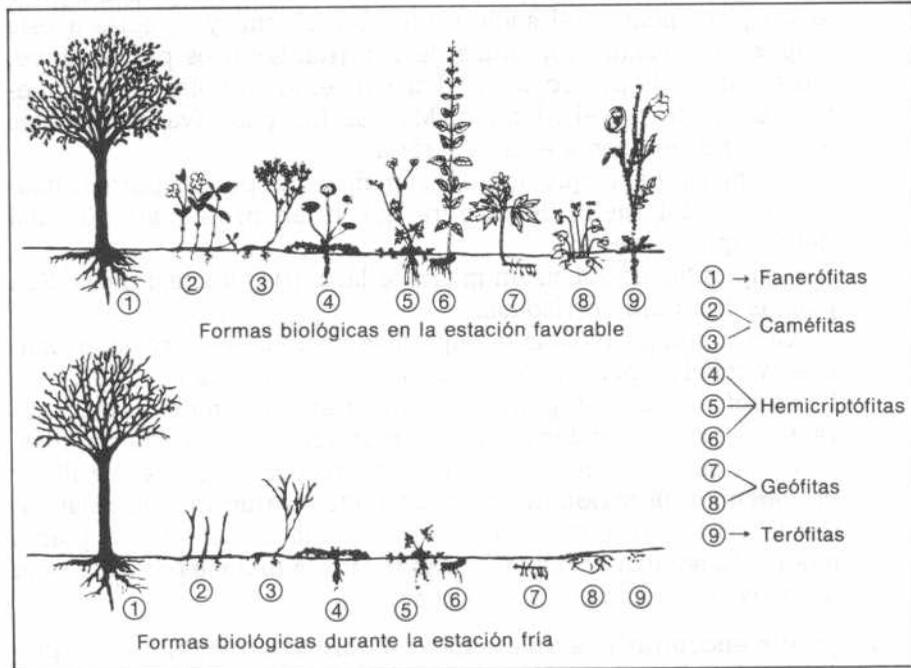


Figura 5 Formas biológicas de Raunkiaer (Lacoste, Elhai, Ozenda).

— Regiones desérticas. Las fanerófitas están acantonadas en los fondos de los oueds, las otras categorías están medianamente representadas y hay un desarrollo considerable de terófitas bien adaptadas al desierto.

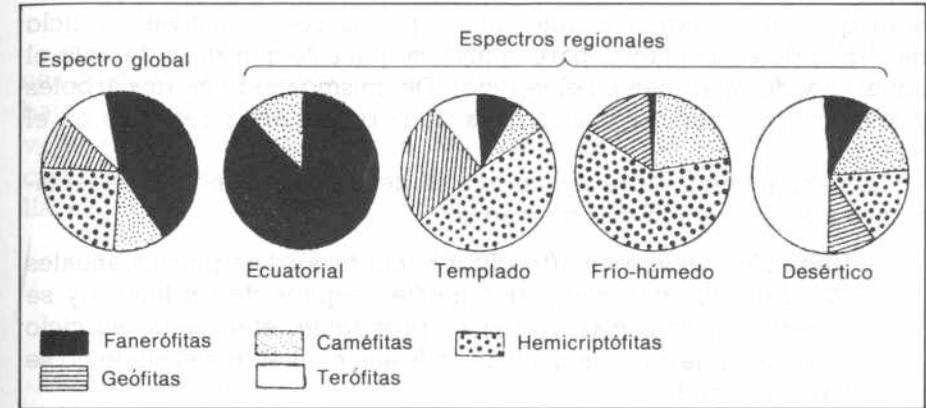


Figura 6. Espectros biológicos (H. Elhai, 1968).

2.5.1.2. Adaptaciones morfológicas de las plantas al déficit o al exceso de agua

A este respecto se oponen, como ya hemos mencionado, las hidrófitas y las xerófitas.

Las hidrófitas son plantas que tienen agua a su disposición, pero este exceso de agua puede ser perjudicial puesto que la respiración está afectada por la falta de oxígeno al nivel de los órganos subterráneos. Las adaptaciones tienen como efecto generalmente combatir el déficit en oxígeno: con neumatóforos y raíces aéreas.

Entre los hidrófitas podemos citar: hidrófitas flotantes, hidrófitas sumergidas fijadas, hidrófitas fijadas con hojas flotantes, hidrófitas fijadas emergidas.

El déficit de agua de las xerófitas puede ser debido a dos causas: sea por la insuficiencia de las precipitaciones, bien por una insuficiencia absoluta o una insuficiencia en relación con una temperatura elevada que acrecienta la evaporación; o sea una insuficiencia debido al hecho de que el agua en el suelo es demasiado fuertemente retenida para que la planta pueda obtenerla.

En las zonas donde el suelo queda impregnado de agua y ésta desagua mal (zonas pantanosas) se desarrollan turberas, cubiertas esencialmente de musgos.

En las regiones áridas mediterráneas y tropicales, el periodo crítico no es el invierno sino la estación seca. La adaptación a ésta se obtienen por la realización de tipos biológicos, que son simétricos a los que definió Raunkiaer en los países con estación fría. Se observa así terófitas que realizan su ciclo durante el periodo húmedo, geófitas que no presentan partes aéreas más que durante este mismo periodo (de manera que en la región mediterránea, por la sequía estival, el ciclo biológico de estas plantas parece inverso pues se muestran durante el invierno y desaparecen en el verano). Del mismo modo ciertos árboles y arbustos pierden sus hojas a fines de la primavera y rebrotan en el otoño.

Es naturalmente entre los vegetales desérticos cuando las adaptaciones a la sequía son más marcadas:

- Vegetales temporales (terófitas y geófitas). Las plantas anuales del desierto aparecen bruscamente después de las lluvias y se desarrollan con una rapidez sorprendente, efectuando su ciclo vital, de la germinación a la fructificación, mientras el suelo no se haya desecado.
- Vegetales permanentes (fanerófitas y caméfitas). Las adaptaciones morfológicas y anatómicas consisten sobre todo en un crecimiento del sistema absorbente y una reducción de la superficie evaporante.

2.5.2. La adaptación a un clima, la alta altitud

El clima de alta montaña se caracteriza por un conjunto de condiciones físicas siendo las principales:

- Disminución de la temperatura con la altitud. Las amplitudes diarias son considerables debido al hecho de la fuerte insolación diurna y de la irradiación nocturna. La temperatura del suelo es generalmente un poco más cálida como media que la de la atmósfera y presenta, salvo en los primeros centímetros, variaciones diurnas y estacionales menos importantes que el aire.
- Fuerte luminosidad y composición de la luz más rica en ultravioletas que en el llano.
- Variaciones considerables del factor agua según el régimen de las precipitaciones, la naturaleza del suelo y las disposiciones topográficas.
- Cobertura nival que puede ser un factor favorable cuando protege las plantas o un factor desfavorable debido al efecto mecánico de las avalanchas.

- Acortamiento del periodo vegetativo, consecuencia de la baja temperatura media anual y de la amplitud de la cubierta nival, de manera que sucede como si en montaña media la primavera apareciese mucho más tarde y el otoño mucho más pronto que en el llano, enmarcando un verano muy breve, mientras que en alta montaña este verano desaparece.

Sólo determinadas especies han podido adaptarse a estas condiciones difíciles. Los árboles están excluidos, a partir de 2.000 m de altitud bajo la latitud media de Europa, las plantas anuales desaparecen y la vegetación está constituida por caméfitas, hemicriptófitas y geófitas. La composición florística es igualmente muy diferente de la de la flora del llano. Podemos señalar como modificaciones morfológicas:

- Una densificación del aparato vegetativo, un nanismo de los tallos cuyos entrenudos se vuelven muy cortos, una reducción de la superficie y un aumento del espesor de las hojas, un aumento de la pigmentación de las flores.
- Una reducción de las partes aéreas.

La *resistencia de las plantas a las condiciones límites* llega en ocasiones a un grado a menudo asombroso. Las plantas del sotobosque pueden acomodarse a una luz inferior a 3% de la luminosidad normal, si bien en esas condiciones son a menudo estériles. La existencia de temperaturas que bajan hasta -70°C en las regiones forestales de Siberia prueba indirectamente que las coníferas y otras plantas son susceptibles de soportarlas. Sobre rocas expuestas a pleno sol, la temperatura a menudo puede elevarse hasta 50 o 60°C , al menos durante algunas horas, y este calentamiento temporal es bien soportado por líquenes, musgos y diversas fanerógamas. Finalmente algunas plantas de los desiertos pueden subsistir años sin una gota de lluvia, gracias a su poder de reviviscencia y se contentan con algunas condensaciones de humedad atmosférica.

3.

Áreas de distribución y corología biogeográfica

3.1. Las áreas de distribución, tipos y características

3.1.1. Conceptos básicos

Aunque en la práctica totalidad de la superficie terrestre tanto continental como oceánica es posible encontrar alguna de las múltiples formas de vida es evidente que esta omnipresencia no se extiende a todos los tipos de seres vivos, sino que cada uno de ellos vive únicamente en una porción más o menos extensa o más o menos reducida de la misma. Este territorio constituye su área de distribución. El estudio de las áreas de distribución es un apartado obligado, presente en todas las obras de biogeografía, lo cual nos está indicando su interés e importancia. De las áreas interesan especialmente tres tipos de aspectos o características: formales, bioecológicas y genético-dinámicas.

En las características formales pueden incluirse la extensión y la configuración general del área. La extensión permite distinguir entre áreas extensas y áreas reducidas, pudiendo variar desde las áreas llamadas cosmopolitas y subcosmopolitas que abarcan toda o la mayor parte de la tierra hasta las limitadas a una o unas pocas localidades. La configuración permite distinguir entre áreas masivas y alargadas y entre continuas y discontinuas. El alargamiento puede ser en sentido norte-sur, áreas meridianas, o bien este-oeste, áreas zonales.

El carácter continuo o discontinuo de las áreas es el aspecto más

delicado pero también de mayor interés. En rigor ningún área es absolutamente continua y en su interior es normal que existan soluciones de continuidad de mayor o menor importancia. Sólo si la distancia entre las distintas partes en que se nos presenta dividida un área es lo suficientemente grande como para suponer un eficaz aislamiento reproductivo entre sus respectivas poblaciones puede hablarse de disyunción y de área disyunta. Ahora bien, la distancia en sí misma no debe considerarse un valor absoluto y debe tenerse en cuenta el diferente comportamiento de las especies respecto a la dispersión a larga distancia.

Hay casos de áreas que deben ser necesariamente discontinuas como sucede por ejemplo con las especies propias de medios húmedos, riberas, humedales, etc., pero que deben considerarse continuas, si la especie considerada está presente en todos, o al menos en un número suficiente de lugares en los que se reúnen las condiciones adecuadas, pero si existieran vacíos importantes en este tipo de medios lo correcto sería considerarlas disyuntas. Un buen ejemplo puede ser la distribución en nuestro país del arbusto halófilo *Arthrocnemum macrostachyum*, presente en gran parte de los saladares costeros y también en diversas lagunas saladas del valle medio del Ebro y en las proximidades de Aranjuez, pero no en las lagunas manchegas. Sólo en el caso de Aranjuez puede hablarse de disyunción, más por su ausencia en La Mancha que por la distancia en sí misma. En el valle del Ebro podemos considerar que existe continuidad con las poblaciones costeras o que se trata de una disyunción periférica a corta distancia. Estas disyunciones periféricas son un fenómeno muy común y existe todo tipo de situaciones intermedias entre las áreas básicamente continuas con algunas disyunciones de menor entidad a corta distancia y las áreas propiamente disyuntas. Un buen ejemplo de área disyunta lo constituye la del brezo blanco o arbóreo (*Erica arborea*). Esta especie está presente por un lado en las mesetas del África oriental y Camerún y por otro en Canarias y gran parte de la región mediterránea. De su carácter disyunto no puede haber ninguna duda ya que el Sahara debe considerarse una barrera totalmente infranqueable.

Estos ejemplos citados a propósito de los fenómenos de disyunción nos han introducido de hecho en el tratamiento de los aspectos ecológicos. Es evidente que una especie sólo podrá estar presente de modo espontáneo en aquellos territorios que reúnan las condiciones naturales adecuadas para su normal desarrollo. Características del área tales como posición en latitud, régimen térmico y pluviométrico, proximidad o lejanía al mar, etc., nos informarán en consecuencia sobre cuales son las aptitudes, exigencias y limitaciones de las distintas especies. En principio son las características climáticas las que determinan los ras-

gos fundamentales de la localización y configuración del área. Puede en consecuencia pensarse que los límites de área deberán coincidir con la aparición de algún factor desfavorable que rebasa los límites de tolerancia de la especie e impide su presencia.

Uno de los factores limitantes que suele manifestarse con mayor claridad es el frío invernal. Es muy conocida y citada como ejemplo la estrecha relación existente entre la temperatura de -3°C en enero y el límite nororiental del haya. También son buenos ejemplos las numerosas plantas mediterráneas que avanzan por la fachada atlántica europea hacia el norte al amparo de la suavidad de los inviernos entre las que cabe citar la *Rubia peregrina* que llega hasta la Irlanda. Normalmente se han tenido en cuenta sobre todo las temperaturas medias pero en ocasiones las heladas extremas en pleno invierno o el riesgo de heladas tardías puede ser más significativo que los valores medios. Otras veces son las temperaturas estivales, exceso o falta de calor, duración del verano quienes marcan los límites de área. Todavía en el plano térmico el carácter marítimo o continental puede ser determinante. Son buenos ejemplos las distintas especies europeas de tojos cuyo límite vienen marcado por la continentalización del clima hacia el interior.

La humedad es otro factor importante pero su influencia en la configuración de las áreas es más compleja pues los contrastes de pluviosidad pueden ser atenuados, compensados o exagerados por factores morfológicos o edáficos. Buena parte de las disyunciones periféricas son de raíz hídrica más que térmica.

Los factores climáticos no son los únicos que condicionan la presencia o ausencia de las especies en determinados territorios y por tanto las características de las áreas, sino también los edáficos, litológicos y morfológicos. Estos determinan la abundancia o rareza de los medios adecuados para su desarrollo y adecuada competitividad dentro del área general climáticamente apta. Algunas especies dotadas de una gran plasticidad ecológica son capaces de adaptarse a medios muy variados y ocupar en consecuencia un gran número de biotopos dentro de su área. Un buen ejemplo es el pino silvestre capaz de prosperar en los más variados suelos, sustratos y condiciones topográficas. A estas especies se les suele denominar ubiquestas. No conviene sin embargo confundir ubiquesta con cosmopolita. Ubiquesta hace relación a medio, no a territorio. El pino silvestre, buen ubiquesta dista sin embargo de ser cosmopolita, aunque su área sea bastante extensa ya que abarca gran parte de Europa y llega a penetrar en Asia. Por su parte cosmopolita se opone a endemismo de área restringida y es compatible con una especialización ecológica más o menos acusada. El helecho común (*Pteridium aquilinum*), de área subcosmopolita y sin embargo calcífugo y que rehuye los suelos excesivamente ácidos, es un buen ejemplo e

igualmente lo son a nivel de género las dróseras distribuidas por todo el mundo pero limitadas a medios turbosos.

Es lógico que mientras más especializada sea una especie más raros serán los hábitats adecuados existentes dentro de su área y más frecuentes e importantes las discontinuidades que pueden hallarse dentro de ella. Hacia los límites de área la discontinuidad tenderá a convertirse en norma general. Las especies sensibles al frío buscarán enclaves resguardados, las exigentes en humedad los enclaves más húmedos, etc. En estas condiciones una modificación de la temperatura o de la humedad podrá hacer avanzar o retroceder los límites creando unas condiciones más favorables o más desfavorables.

Si tenemos en cuenta la importancia de los cambios climáticos acaecidos a lo largo del cuaternario y el carácter reciente del clima actual podremos comprender fácilmente que no debemos considerar las áreas actuales como algo estático, sino dinámico resultado de avances y retrocesos. Si pensamos también que no todas las especies reaccionan a la misma velocidad ni pueden diseminar sus diásporas con la misma facilidad y que después del último periodo glacial el clima ha experimentado sensibles variaciones podremos concluir que las áreas pueden estar, y en más de un caso estarán, cambiando ante nuestros ojos.

Si un área se encuentra en situación progresiva es probable que no presente disyunciones importantes, al menos de origen relativamente reciente, pero si se halla en regresión en la actualidad o se ha hallado claramente en esta situación en el pasado podemos interpretar las disyunciones como restos de un área antigua más extensa y continua. Las disyunciones de menor entidad serán refugios en los que se ha podido conservar y que pondrán en peligro más o menos inmediato de extinción por hallarse en desequilibrio con las condiciones climáticas actuales. En los casos en que se cumplen estas condiciones se habla de relictos, o reliquias y de áreas relictas, o reliécticas, y disyunciones relictas.

3.1.2. Expansión y regresión de las áreas

El carácter fundamentalmente dinámico de las áreas, que destacábamos en el apartado anterior y que permite considerar su configuración actual como un corte en el tiempo, resulta de la actuación de una serie de factores, procesos y mecanismos de los que unos favorecen la expansión y otros por el contrario provocan retrocesos y la consiguiente contracción o regresión del área. Favorecen la expansión la diseminación de diásporas, la plasticidad ecológica y adaptativa, la existencia de territorios potencialmente favorables por sus condiciones climáticas

o edáficas aún no ocupados y la competitividad frente a otros táxones. Cambios climáticos en sentido desfavorable, falta de competitividad y envejecimiento biológico son por el contrario los principales factores desfavorables.

3.1.2.1. Factores y formas de expansión

El factor primariamente responsable de la expansión del área ocupada por un determinado táxon a partir de su centro de origen es la diseminación de diásporas. Bajo este término, en sentido amplio pueden incluirse no sólo esporas, semillas y frutos resultantes de la reproducción sexual, sino también plantas, o partes de ellas, susceptibles de ser transportadas y establecerse en otro lugar mediante la llamada reproducción vegetativa.

La eficacia de los procesos de diseminación dependerá a su vez de diversos factores. Un factor en principio favorable es la producción de abundantes semillas. En este aspecto ocupan un lugar destacado las orquídeas que pueden llegar a producir cientos de miles de semillas y en general numerosas especies de espacios abiertos o carácter pionero. Así mismo debe tenerse en cuenta el factor tiempo ya que las especies anuales o las que siendo perennes fructifican desde el primer año podrán en principio diseminarse con mayor rapidez que las especies de desarrollo lento que precisan bastantes años para alcanzar la primera fructificación. Sin embargo el factor al que suele concederse mayor importancia es sin duda el relacionado con el agente o medio de diseminación, pues en ocasiones ha conducido a fenómenos de adaptación muy marcados. Los principales procesos o modos de diseminación han recibido nombres específicos y han servido también para clasificar las plantas en función de ellos. Son los siguientes:

- *Anemocoría*. Recibe este nombre la dispersión por el viento y el de anemócoras las plantas que lo realizan. Admite múltiples modalidades. Semillas muy pequeñas y ligeras que en ocasiones contienen aire y cuyo peso se mide en milésimas de miligramo como en las orquídeas y diversas ericáceas, semillas dotadas de elementos de flotación como vilanos, por ej. chopos, diente de león, etc., o alas, como en los olmos u arces, o semillas que se desplazan y dispersan con la planta cuando ésta, ya seca, es arrastrada rodando por el viento a largas distancias como en el caso del cardo corredor. La distancia puede variar según los casos y las circunstancias desde unos pocos metros hasta decenas de kilómetros.
- *Hidrocoria*. Las plantas hidrócoras ven dispersadas sus semillas

por el agua sobre la que pueden flotar largo tiempo hasta caer al fondo o depositarse en los bordes. Este procedimiento es frecuente o habitual en plantas acuáticas como nenúfares o hidrófilas como diversos cárices.

— *Zoocoría*. La dispersión por animales, propia de las plantas zoócoras admite numerosas modalidades. Numerosas plantas tienen semillas espinosas ganchudas o pegajosas que pueden adherirse o engancharse a la piel o pelo del animal siendo así transportados a distancias variables (epizoocoría). Los frutos espinosos de las mielgas o carretones y las aristas de numerosas gramíneas son buenos ejemplos. Otras especies han desarrollado frutos generalmente jugosos y de colores vivos que son consumidas por los animales, pero cuyas semillas conservan la capacidad de germinación ya que no son afectadas por la digestión. La eficacia de la endozoocoría depende de la movilidad del animal consumidor. En general es eficaz a corta o media distancia, pues los frutívoros suelen tener menor movilidad que los insectívoros. En el caso de que los consumidores sean aves, caso muy frecuente se habla de ornitocoría, y si se trata de semillas almacenadas por las hormigas de mirmecocoría.

— *Antropocoría*. La dispersión de semillas por el hombre hasta fechas relativamente recientes no pasaba por sus formas e intensidad de ser una modalidad de zoocoría, pero su importancia en los últimos siglos obliga a dedicarle especial atención. Aparte de la difusión voluntaria de numerosas plantas cultivadas hay que tener en cuenta la difusión involuntaria de malas hierbas y la difusión indirecta a través de los animales domésticos. En algunos casos los neófitos de introducción reciente predominan sobre la flora autóctona como en Nueva Zelanda.

— *Autocoría*. Con este término se alude a las plantas que no cuentan con un agente externo para la difusión. Algunas especies han desarrollado dispositivos especiales de lanzamiento mecánico y sus semillas salen proyectadas a varios metros bien por causas puramente fisiológicas, bien con colaboración de un factor externo, roce o viento que desencadena el lanzamiento de las semillas. *Impatiens*, *Echium* y otras plantas son buenos ejemplos.

3.1.2.2. *El papel de las condiciones ambientales y de la competitividad en la expansión y regresión*

La mayor o menor eficacia de la dispersión de diásporas, cuyos factores y formas acabamos de analizar, no basta para explicar las distribuciones y áreas. Para que una planta amplíe su área la difusión

de semillas es evidentemente una condición necesaria, un requisito previo, pero es preciso también que estas encuentren unas condiciones adecuadas para su desarrollo, pues en caso contrario no podrán germinar, o si germinan no podrá llegar a crecer y reproducirse consolidando su presencia.

Requisitos necesarios para su instalación y ulterior expansión serán en primer lugar unas condiciones climáticas adecuadas, tanto en lo que se refiere a las características térmicas, como en lo referente a humedad y precipitaciones. No conviene olvidar en este sentido que las primeras fases de desarrollo de la plántula son un periodo crítico y que su tolerancia puede ser menor que la de un individuo adulto.

Es también preciso que la semilla haya llegado a un biotopo adecuado en cuanto a sustrato, suelo y comunidad vegetal allí existente. Es fácil comprender que un amplio espacio abierto es una eficaz barrera a la expansión de plantas esciófilas o un suelo ácido para una planta calcícola.

Por último sus posibilidades de instalación y expansión dependerán también de que consiga encontrar un espacio libre, resistir y triunfar o al menos compartir el espacio con los competidores ya instalados. La competencia podrá adoptar múltiples formas tanto a nivel de espacio aéreo y por la luz como a nivel de espacio suelo donde arraigar y extraer el agua y nutrientes precisos.

Entre condiciones ambientales y competitividad existen interdependencias. Los bordes de área no tienen por qué coincidir con los límites absolutos de tolerancia respecto a determinados valores ambientales, térmicos, hídricos o edáficos, sino que con frecuencia son límites relativos en función de relaciones de competencia modificadas por la variación de las condiciones ambientales.

Las posibilidades de expansión del área a partir del centro de origen o de dispersión no son las mismas en todas direcciones aunque lo fuera la dispersión de las semillas, que en principio es aleatoria. Por causas edáficas o climáticas ligadas con frecuencia al relieve existen unas direcciones privilegiadas conocidas como vías migratorias. Costas, valles y alineaciones montañosas, que implican un encadenamiento lineal de medios semejantes, suelen ser las principales vías de migración utilizadas por los distintos táxones en función de sus respectivas características.

La función de las vías migratorias no se limita a canalizar la expansión de las especies. Son utilizadas también en los grandes desplazamientos latitudinales de elementos florísticos y tipos de vegetación con motivo de los grandes cambios climáticos y con frecuencia actuarán también como centros o ejes de diferenciación en los que se originan nuevas variedades, subespecies y especies.

Precisamente cambios climáticos y aparición de nuevos táxones más competitivos son los factores responsables de los fenómenos de regresión que en caso extremo conducen a la extinción. El papel de los cambios climáticos en la regresión, no en su simple desplazamiento latitudinal o altitudinal, requiere para ser eficaz que el retroceso que el área sufre por el lado en que el cambio le es desfavorable no pueda ser compensado por una ganancia equivalente de signo contrario. Es fácil comprender que existirían pocas posibilidades de supervivencia en caso de un caldeamiento notable del clima para especies actualmente acantonadas en el tramo final cumbreño de un macizo montañoso como sucede por ejemplo con las poblaciones relicticas de pino negro de montaña en el Sistema Ibérico o diversas especies boreoalpinas del Sistema Central. El acusado empobrecimiento que sufrió la flora europea respecto a la norteamericana en especies forestales se debe en gran parte a la presencia del Mediterráneo que pudo impedir su repliegue hacia posibles refugios en el norte de Africa.

3.1.2.3. Las áreas y la variación genética. La vicarianza

Como consecuencia de la reproducción sexual que implica que los descendientes no son exactamente idénticos a sus progenitores toda población presenta un potencial de variabilidad más o menos amplio. Si se trata de una especie de área extensa y gran amplitud ecológica el mantenimiento de una homogeneidad interna absoluta será cada vez más difícil, mutaciones aleatorias, dificultades para el cruzamiento entre poblaciones alejadas, adaptación selectiva a los diversos habitats que es capaz de ocupar, etc., colaboran en la formación de razas especializadas. Mientras se mantenga una suficiente continuidad del área esta diferenciación en razas y ecotipos se verá frenada por la continuidad de los intercambios genéticos, pero desde el momento en que alguno o varios de estos grupos diferenciados quede aislado por alguna barrera territorial, ecológica o fenológica tenderá a consolidar su diferenciación y evolucionar autónomamente.

La rapidez con que pueda producirse este proceso, su intensidad y el rango que merezcan los táxones resultantes varían según los casos principalmente en función del tiempo y del potencial interno de evolución. Aunque en ocasiones el proceso parece ser rápido e intenso en grupos recientes en plena expansión, en otros casos parece ser muy lento. Dos ejemplos muy significativos son los géneros *Crataegus* y *Platanus*. El primero parece haber producido en América del Norte una verdadera explosión de formas, cuyo exacto valor es difícil de determinar, en los dos últimos siglos como consecuencia de los amplios espacios puestos a su disposición por la deforestación (Cain, 1944). El se-

gundo presenta dos especies una europea y otra americana que han estado separadas durante millones de años. Si el plátano híbrido (*Platanus hispanica*) es, como su nombre tradicional indica, un híbrido reciente entre ambos sería un buen ejemplo de cómo dos especies afines separadas por lo menos desde el plioceno han conservado su inter-fertilidad.

Con estos problemas de diferenciación y evolución se relacionan dos aspectos del estudio de las áreas a nivel específico y supraespecífico: los fenómenos de vicarianza y el problema de los centros de irradiación y dispersión.

Como en otros muchos casos el término vicarianza y sus derivados vicario y vicariante han sido usados con significados no siempre equivalentes. La acepción más habitual y aceptable es la de dos o más especies, u otra unidad taxonómica, que habiendo tenido un origen común, por lo que conservan grandes semejanzas, ocupan territorios separados difiriendo por ello en caracteres menores. Aunque en ocasiones se ha utilizado a nivel de familias es a nivel de género o unidades inferiores donde su uso es más general. Un ejemplo clásico es el de los géneros *Fagus* y *Nothofagus* ambos fagáceas distribuidos por las tierras templado-húmedas de los hemisferios norte y sur respectivamente. Los fenómenos de vicarianza son especialmente frecuentes en los géneros orófilos que suelen contar con numerosas especies y subespecies vicariantes en las distintas unidades montañosas en las que ocupan habitats casi siempre equivalentes.

También se ha utilizado la expresión vicariantes ecológicas para especies afines que ocupan medios diferentes. En este caso la separación de las respectivas áreas ya no es un rasgo obligado y al igual que en el caso de las llamadas vicariantes altitudinales estamos en el límite de la utilizabilidad del término, pues la diferenciación ya no se debe a la evolución por aislamiento territorial.

Las áreas de unidades elementales incluidas en una unidad taxonómica de rango superior pueden guardar entre sí relaciones muy diversas. Hacia la periferia del área de un género el número de especies suele ser menor y las que existen suelen ser o especies de gran amplitud territorial y ecológica o especies de área restringida producto de la diferenciación ligada a la expansión y con frecuencia poliploides, que en general son más competitivos y resistentes. Por el contrario en parte del área principal del género, que puede o no ocupar una posición central, puede haber un gran número de especies, entre las que las diploides suelen estar mejor representadas y el conjunto es normalmente capaz de ocupar un mayor número de habitats, mostrando por tanto una mayor diversificación ecológica. Estos rasgos suelen ser los habitualmente tenidos en cuenta para determinar los llamados

centros de área. El área donde un género muestra una mayor diversidad de todo tipo se denomina centro de dispersión o diversificación. Suele, pero no necesariamente, coincidir con el centro de origen.

La posición de este centro puede ser en ocasiones bastante excéntrica, como sucede por ejemplo con el género *Ononis*. Alcanza su máxima diversidad en el sur de España y Marruecos, con más de 40 especies, rebasa la decena en el conjunto de la región mediterránea y disminuye en diversidad hacia el norte de Europa y centro de Asia.

3.1.3. Los endemismos

El concepto de endemismo no puede ser más sencillo: se aplica a toda especie, o cualquier otra unidad taxonómica superior o inferior, confinados a un área más o menos restringida. Por tanto en sentido amplio toda especie no cosmopolita podría ser calificada de endémica, si bien, como ello restaría utilidad al concepto, suele reservarse para aquellas limitadas a un territorio biogeográfico concreto cualquiera que sea su rango.

El concepto de endemismo es aplicable a cualquier nivel desde subespecie o variedad hasta familia y el nivel taxonómico suele utilizarse para indicar el rango de los endemismos. Puede hablarse así de megaendemismos para niveles superiores a la especie y microendemismos para los inferiores a la especie.

También pueden dividirse los endemismos por mayor o menor antigüedad atribuible a taxon endémico. Así se habla de paleoendemismos para aquellos táxones cuyo origen se cree que es muy antiguo y de neoendemismos para los de diferenciación reciente. Esto nos lleva al problema del origen de los endemismos.

Independientemente del tipo de que se trate un hecho de gran importancia y que no dejó de llamar desde fecha temprana la atención de los investigadores es la diferente importancia que pueden tener los endemismos en las diferentes áreas y explicar sus causas. Entre los territorios con tasas elevadas de endemismos destacan en primer lugar las islas y las montañas.

El endemismo insular puede en ocasiones alcanzar porcentajes muy elevados. Es del orden de un tercio de la flora en las Canarias, pero llega a porcentajes mucho más altos en numerosas islas o archipiélagos del Pacífico: del orden del 80% en las Haway, llega a casi el 100% en Nueva Caledonia. Esta riqueza en endemismos no se reduce a la flora y puede manifestarse también en la fauna: más de la mitad de los réptiles y mamíferos de Ceilán son endémicos. En contrapartida hay también

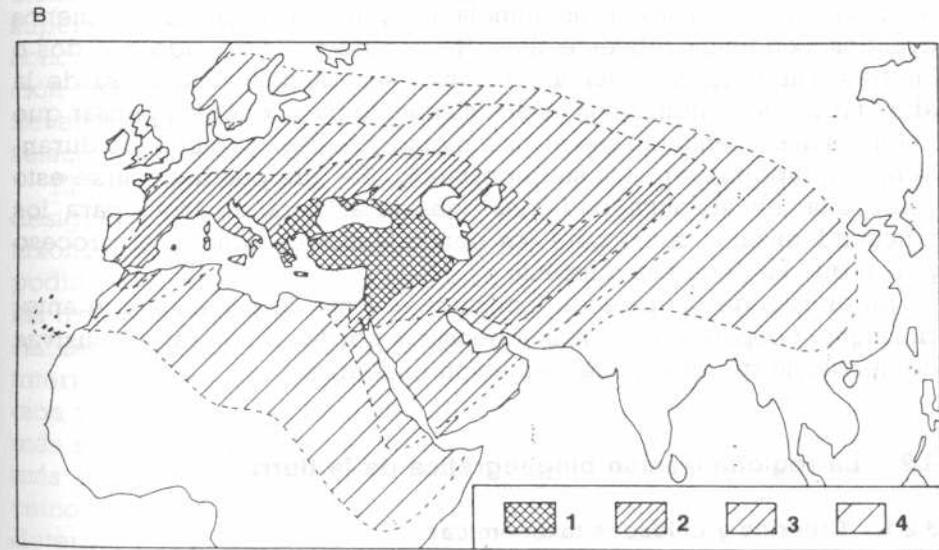
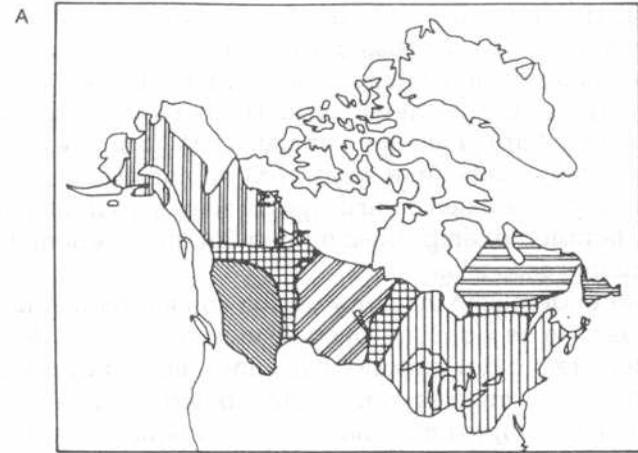


Figura 7. A. Distribución de las subespecies de nutria canadiense (*Martes americana*). Cada una de ellas ocupa un área diferente vicariante, con hibridaciones de los ecotonos, señaladas en cuadrículado. Según Müller Tiergeographiel, 1977.

B. Distribución del número de especies del género *Verbascum* muestra claramente el contraste entre el centro de área del género y la periferia. 1. 239 especies. 2. De 7 a 16 especies. 3. De 3 a 6 especies. 4. 1 ó 2 especies. Según Murbeck en Lemée, 1967.

islas con tasas de endemismos bajas. Entre ellas destaca casi ausencia de plantas endémicas en las Islas Británicas.

En las montañas la importancia del endemismo es muy variable tendiendo en general a aumentar con la altura y el aislamiento del macizo montañoso. Para la alta montaña africana ha sido evaluado en un 80% y un porcentaje semejante se alcanza en nuestra alta sierra Nevada. A estos altos porcentajes contribuye no sólo la abundancia de endemismos, sino también el empobrecimiento florístico, fenómeno también sensible en numerosas islas.

Junto a este endemismo insular y orófilo son también abundantes los llamados endemismos edáficos o edafismos, ligados a determinadas cualidades del suelo o del sustrato. Los afloramientos de rocas ricas en minerales pesados y metales con efectos tóxicos, cobre por ejemplo, proporcionan los ejemplos más clásicos, pero también sustratos, como los yesíferos, los campos de dunas, etc., pueden albergar una flora especializada rica en endemismos.

Islas, montañas y sustratos o suelos especiales comparten el ser territorios absoluta o relativamente poco extensos y aislados de otros territorios de características semejantes por distancias más o menos grandes. Son funcionalmente islas. No es raro por otro lado que dos o las tres condiciones coincidan sumando sus efectos. Si la causa de la abundancia de endemismos es el aislamiento parece lógico pensar que mientras más acentuado sea el aislamiento y se haya prolongado durante más tiempo mayor será su importancia. Sin que pueda tomarse esto como una ley absoluta podemos considerarlo válido tanto para los paleoendemismos como para los neoendemismos aunque el proceso por el que se llega sea diferente.

En el caso de los paleoendemismos se trata de especies que anteriormente ocuparon áreas más extensas y por tanto no eran exclusivas del territorio del que actualmente son endémicas.

3.2. La regionalización biogeográfica de la tierra

3.2.1. Criterios y unidades taxonómicas

Los primeros ensayos de una regionalización jerarquizada de la tierra sobre la base de su contenido en seres vivos se remontan al siglo pasado y en ellas se van perfilando las divisiones fundamentales y las denominaciones de las distintas unidades territoriales y jerárquicas. Se trata en realidad de taxonomías corológicas separadas, una florística y otra zoogeográfica, más que de propiamente biogeográficas sintéticas.

Por lo que se refiere a la biogeografía vegetal el esquema de los

niveles jerárquicos del sistema puede considerarse plenamente consolidado. Estos niveles son: imperio o reino, región, provincia, sector y distrito. Entre ellas pueden, si se considera conveniente, utilizarse unidades intermedias, principalmente subdivisiones (subregión, subprovincia, etc.) y más raramente grupos (p. ej. superprovincia).

Los criterios para el establecimiento de estas unidades territoriales han sido fundamentalmente florísticos: presencia o ausencia de especies, géneros y familias y sus respectivas áreas de distribución y muy especialmente el número y rango de los endemismos de especial importancia en la determinación del nivel taxonómico de los territorios. Cada unidad territorial debe tener un número mayor o menor de especies que le son propias bien por ser endemismos, bien por tener en ella la parte principal de su área o centro de área. Estas especies o unidades superiores propias y características de un territorio constituyen su elemento florístico.

En las unidades superiores el elemento florístico propio debe ser predominante y en las inferiores el papel predominante, más a su elemento exclusivo debe corresponder a los elementos de las unidades superiores en que se incluye. Lo normal es que en cualquier área concreta estén representados varios elementos florísticos. Su proporción expresada en porcentajes constituye su espectro florístico, que tienen gran interés para conocer no sólo la composición actual sino las relaciones que haya podido tener en el pasado con otros territorios.

El conocimiento de la corología florística a nivel mundial es bastante desigual. En las regiones cuya flora es bien conocida, no sólo a nivel taxonómico, sino en lo referente a la distribución de las especies, se ha podido descender hasta los niveles inferiores, pero en regiones como las tropicales cuya flora sólo se conoce de modo incompleto, la sectorialización puede decirse que está sin hacer e incluso las unidades intermedias que se utilizan son poco más que una primera aproximación y únicamente las unidades superiores se asientan sobre una base más sólida. Por otra parte, y de modo inevitable no hay coincidencia más que parcial entre los diversos autores por debajo del nivel de reino, pues los criterios pueden no ser los mismos tanto a la hora de determinar o agrupar las unidades como a la de asignarlas a un rango concreto. En líneas generales al aumentar los estudios se tiende a una multiplicación de las unidades que suele ir acompañado de una elevación del rango de diversas unidades preexistentes. Así en Europa diversos territorios considerados antiguamente sectores son hoy habitualmente considerados provincias. Los Pirineos por ejemplo han pasado de sector pirenaico a provincia pirenaica.

En esto influye también la convergencia con las unidades territoriales basadas en la vegetación que al contrario de las florísticas tienden a

edificarse de abajo a arriba desde el distrito de vegetación al círculo de comunidades. Por ello se tiende hoy a calificar y caracterizar a los territorios al mismo tiempo por su flora y su vegetación.

De acuerdo con todo esto el reino o imperio, unidad de rango máximo debe tener endemismos con rango de familia y englobar varios círculos de comunidades o grandes formaciones. La región debe tener un elemento florístico propio predominante, endemismos a nivel de género o incluso de familia y constituir al menos un círculo de comunidades propio. La provincia tendría endemismos principalmente a nivel de especie y grupos de comunidades propios, en su caso con una zonación altitudinal particular. Por último el sector y el distrito tendrían un número ya reducido de endemismos, muchos de ellos infraespecíficos y un número variable de comunidades vegetales elementales propias.

Por lo que se refiere a la corología zoogeográfica, o a la biogeográfica que incluye flora y fauna difiere principalmente de la fitogeográfica en una delimitación diferente de las unidades básicas de rango máximo y criterios diferentes de subdivisión. Así el reino florístico capense se suprime con frecuencia y el paleotropical suele subdividirse en etiópico (África), indomalayo (sur de Asia) y los archipiélagos del Pacífico unas veces se reconocen como reino y otras se engloban con el australiano.

3.2.2. Los grandes conjuntos biogeográficos

Suelen reconocerse en torno a siete reinos o imperios; uno en cada hemisferio en las latitudes medias y altas y el resto en la zona tropical y subtropical, cuyos rasgos fundamentales vamos a presentar esquemáticamente.

3.2.2.1. El reino Holártico

Comprende la casi totalidad de las tierras templadas del hemisferio norte que tanto en su flora como en su fauna presenta grandes semejanzas. Entre las familias endémicas o al menos centradas en el reino holártico están entre otras, las ranunculáceas, las salicáceas (sauces y chopos), las cistáceas (jaras), crucíferas o brasicáceas, cariofiláceas, saxifragáceas, rosáceas (a la que pertenecen gran parte de los principales frutales como perales, manzanos, cerezos, ciruelos, etc.), fabáceas o leguminosas (excluidas las mimosáceas, acacias y mimosas, que son tropicales), umbelíferas o apiáceas, primuláceas, campanuláceas, fagáceas (excepto el género *Nothofagus*) y pináceas (pinos, abetos,

cedros y alerces). En la fauna merecen señalarse los cánidos y los osos.

La subdivisión en regiones del reino holártico se ha hecho unas veces con criterio fundamentalmente zonal y otras más longitudinal o continental. Ambas pueden contar con argumentos a su favor, pues en el interior del extenso reino holártico a las indudables diferencias latitudinales se superponen, sobre todo en las latitudes medias y subtropicales otras no menos importantes este-oeste.

También hay división de opiniones en lo referente a los límites meridionales. Sólo hay coincidencia en fijar su límite en la vertiente meridional del Himalaya, pues en el resto, los intercambios con los reinos tropicales próximos son posibles. La extensa región Saharo-síndica a causa de la presencia de numerosas especies de origen mediterráneo ha sido en ocasiones incluida en el reino holártico.

Por lo que respecta a España su división corológica no ha estado exenta de problemas, tradicionalmente se consideraba repartida de modo desigual entre tres regiones: el norte, Pirineos, Cordillera y costa cantábrica se incluían en la región eurosiberiana, el resto de la península y Baleares en la mediterránea y Canarias en la macaronésica. A raíz de la obra de Muesel Jaeger y Weinert (1965) los límites de la región mediterránea tendieron a desplazarse hacia el norte y Rivas Martínez autor de la división corológica de nuestro país actualmente más utilizada incluirá durante algunos años las provincias orocantábrica y pirenaica en la región mediterránea aunque posteriormente las consi-

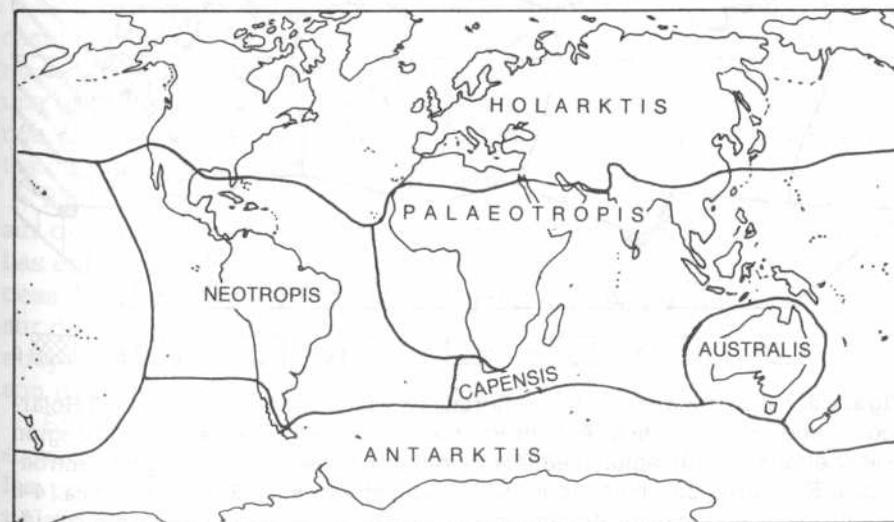


Figura 8. Territorios biogeográficos mundiales. Imperios florísticos. De Schmitzhüsen, 1965.

derará eurosiberianas. Por lo que respecta a Canarias la consideración del mundo macaronésico como región o como subregión de la región mediterránea es un viejo tema de discusión que aún no debe darse por definitivamente cerrado. En cualquier caso la macaronesia no incluye hoy Cabo Verde.

3.2.2.2. El reino Antártico

Homólogo del Holártico, pero mucho más reducido, incluye, además del continente helado que le da nombre, diversas islas y archipiélagos australes, la parte meridional de la isla del sur de Nueva Zelanda y el Chile meridional hasta la región de Valdivia.

Una extrema pobreza florística en contraste con la riqueza de su fauna costera y marina y un alto grado de endemismo son sus rasgos más destacados.

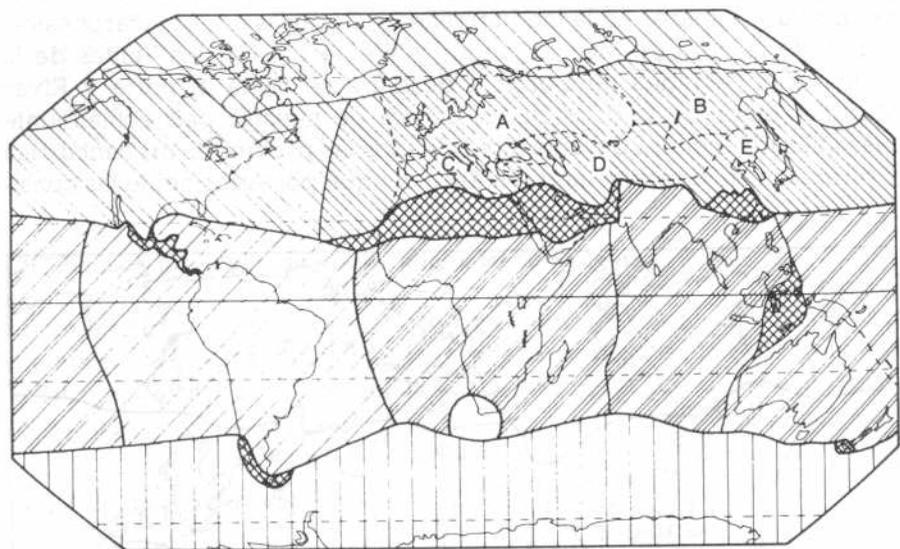


Figura 9. Los grandes territorios florísticos y faunísticos mundiales. 1-3 Holártico: 1. Región paleoártica: A: subregión europeo-oestesiberiana. B. Subregión estesesiberiana. C. subregión mediterráneo-macaronésica. D. Subregión centroasiática. E. Subregión chino-japonesa. 2. Región ártica. 3. Región neártica. 4-6 Paleotrópico. 4. Imperio africano-malgache (en blanco imperio capense). 5. Imperio indo-malayo. 6. Australiano. 7. Neotropical. 8. Antártico. 9. Areas de transición. Síntesis de Braque, 1987.

3.2.2.3. Los reinos tropicales y subtropicales del hemisferio sur

La ausencia de uniformidad sobre el número de unidades según se trate de divisiones exclusivamente florísticas y biogeográficas con mayor vocación de globalidad nos ha inducido a reunirlos en un gran bloque. Esto no significa restarles importancia pues precisamente se trata de los conjuntos territoriales más ricos y variados tanto desde el punto de vista florístico como faunístico. Los continentes ocupados por estos reinos se mantuvieron unidos hasta bien avanzada la era secundaria cuando la flora y fauna continental habían alcanzado un alto grado de diversificación. Por ello existen numerosas familias extendidas por el conjunto de las regiones tropicales y que se conocen como pantropicales. Entre ellas se encuentran numerosas familias de helechos, que fueron las primeras plantas vasculares terrestres y que sólo en los trópicos han conservado con frecuencia porte arbóreo y fuera de ellos son sólo herbáceos. Aunque las coníferas faltan u ocupan una posición muy marginal es sin embargo en las regiones tropicales donde quedan los últimos restos de algunas cicadofitinas, entre ellas *Cycas*, *Gnetum* y la extraña *Welwitschia mirabilis*, esta última endémica del desierto costero de Namibia. Ya en las angiospermas, de desarrollo más tardío, junto a familias pantropicales, de las que algunas nos resultan familiares por rebasar la zona tropical y alcanzar la zona templada como las lauráceas, moráceas, mirtáceas, araliáceas, aráceas y arecáceas o palmeáceas, hay otras endémicas de alguno de los reinos tropicales.

Son por ejemplo propias del reino neotropical que comprende la casi totalidad de América del sur y el mundo caribeño-centroamericano, las bromeliáceas, cactáceas y tropaeoláceas. Su fauna es también de una gran originalidad, perezosos, caimanes, diferentes grupos de monos, de aves, desde los grandes ñandúes corredores hasta los diminutos colibríes, llamas, etc.

Bajo la denominación de reino paleotropical se incluyen África, el sur de Asia y los archipiélagos del Pacífico. Entre sus numerosas familias endémicas destacan las dipterocarpáceas, nepentáceas y pandanáceas. Desde el punto de vista faunístico las diferencias entre África y el sur de Asia justifican que se les considere unidades diferentes, imperio etiópico o africano, e indomalayo u oriental. Los principales carnívoros son diferentes y también diversos grupos de monos.

El reino capense a pesar de su reducida extensión destaca por su extraordinaria riqueza florística en gran parte endémica. Además de las proteáceas, más de medio millar de especies de brezos (*Erica*), pelargonios, etc.

Por último el reino australiano o austloapapú, destaca por el arcaísmo de su flora y sobre todo de su fauna. Destacan en este aspecto los

monotremas como el ornitorrinco y los marsupiales son los más conocidos. En Nueva Zelanda la pobreza faunística era un rasgo muy destacado ya que no existía ningún mamífero e incluso los reptiles eran escasos. En la flora del reino australiano entre el 80 y el 90% de las aproximadamente 12.000 especies autóctonas son endémicas y aparte de los eucaliptos destacan las acacias con filodios, las casuarinas y diversas proteáceas. Estas últimas son una familia compartida con el reino capense.

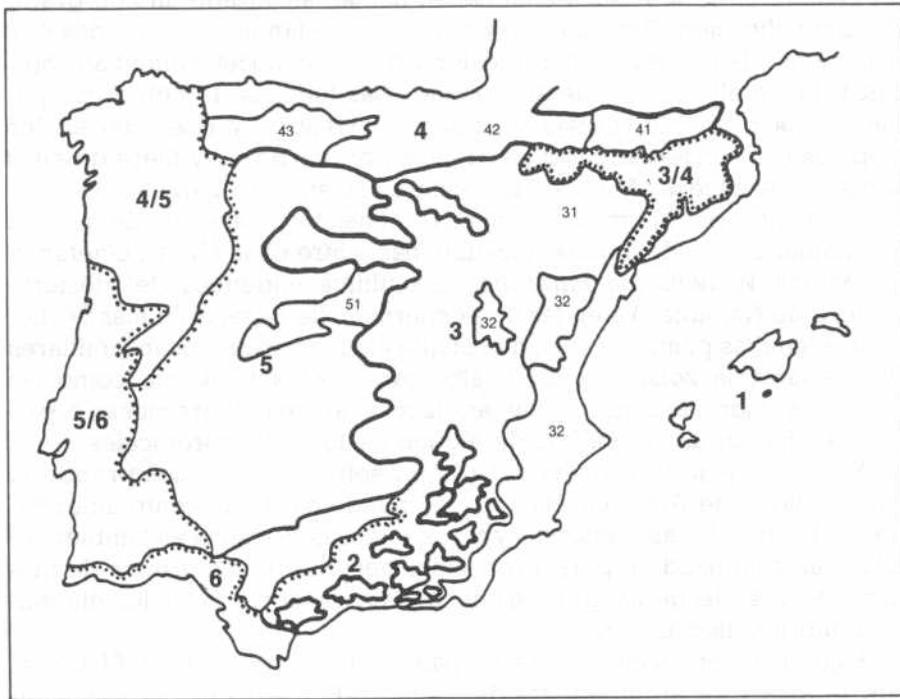


Figura 10. Provincias florísticas de la península y Baleares según Sainz Ollero y Hernández Bermejo (1985 Candollea 40 (2)). 1. Provincia balear. 2. Provincia bética. 3. Provincia oriental ibérica. 4. Provincia cántabro-pirenaica. 5. Provincia occidental hercínica. 6. Provincia gaditano-onubo-algarbiense. Subprovincias de transición. 3/4. Prepirenaico-catalánide. 4/5. Galaica-sanabriense. 5/6. Alentejo-beirense.

4. --- El estudio de la vegetación ---

4.1. Diversidad de los métodos de aproximación

La extraordinaria diversidad que la vegetación presenta, aunque aparentemente caótica en ocasiones, no se debe al azar o la casualidad, sino que obedece a una serie de leyes y causas que rigen la distribución y localización de los distintos tipos y especies de plantas. Presenta un orden que permite el establecimiento de tipos que pueden ser ordenados y clasificados con vistas a una adecuada comprensión y explicación.

En este sentido caben en principio dos vías de aproximación. Podemos dirigir nuestra atención a los elementos más visibles por su abundancia y tamaño dando prioridad a los aspectos formales o fisonómicos o bien intentar captar toda su complejidad analizando detenidamente toda su diversidad florística. El primer método de aproximación nos conduce directamente al estudio de las formaciones vegetales; el segundo al de las comunidades y asociaciones, a la Fitosociología.

Cabe una tercera vía intermedia: basarnos en las especies dominantes. Este método comparte con la Fitosociología el descender al nivel de la composición específica, pero utiliza sólo las especies más abundantes en la definición y agrupación de unidades, sociaciones y consociaciones. Muestra también, por otro lado una gran proximidad con el estudio de las formaciones, que viene dada por el hecho de que son las especies dominantes las que imprimen su fisonomía a la vegetación y determinan el tipo de formación.

Formaciones y comunidades muestran en su distribución una de-

pendencia más o menos estricta de determinados factores ambientales, bien de uno concreto, bien de una determinada combinación de varios de ellos. Numerosas especies muestran en este sentido una dependencia muy estrecha respecto a un determinado factor, son muy estenoicas respecto a él. Tendrán por tanto un gran valor como indicadores respecto a las características del medio y las que presentan caracteres semejantes podrán definirse como grupo ecológico. La definición de grupos ecológicos y su utilización en el estudio de la vegetación o bien el estudio de la vegetación a través de los grupos ecológicos que la integran es también otra posible vía de estudio.

En principio todos estos y otros métodos de estudio deben considerarse igualmente válidos y el utilizar uno u otro dependerá de la finalidad, de las características y grado de conocimiento de la vegetación y flora del territorio y también de la escala a que se realiza el estudio. La Geografía tradicionalmente ha mostrado una clara preferencia por el método ecológico-fisionómico. Esto no debe entenderse, sin embargo como que el estudio de las formaciones sea el más geográfico; se debe en gran parte a que su objetivo primordial era una presentación razonada y ordenada de la diversidad de la vegetación de la tierra y a esta escala las formaciones eran el instrumento de trabajo más adecuado. A medida que los geógrafos se han ido incorporando, todavía en reducido número, a la investigación en pequeñas áreas la Geografía se ha ido abriendo a otros métodos más minuciosos como la Fitosociología o los grupos ecológicos. Por ello dedicaremos en este capítulo un apartado a cada uno de los dos principales métodos: al estudio de las formaciones y al de las comunidades vegetales.

4.2. Las formaciones vegetales. Clasificaciones fisionómicas y ecológico-fisionómicas

4.2.1. Noción de formación

Las clasificaciones fisionómicas y ecológico-fisionómicas se basan en la caracterización de los agrupamientos vegetales a partir fundamentalmente de su «fisionomía». La unidad base en este tipo de clasificaciones es la *formación vegetal*.

Este término puede definirse como una agrupación de vegetales que presenta unos caracteres biológicos y unas facies análogas; con él se designa a grandes unidades de vegetación determinadas por su fisionomía (bosque, pradera, landa, maquis, etc.)

La formación, unidad fisionómica, es también una noción esencialmente geográfica: describe un objeto geográfico que se inscribe en el

paisaje, que presenta unos límites (claros o diluidos) y que establece correlaciones entre él y los otros elementos del medio, pudiendo modificar dichos elementos (incluso el aspecto de la formación vegetal depende en gran parte de las relaciones de las plantas ante el medio físico).

A este respecto se pasa de establecer las relaciones entre el organismo y el medio a las relaciones entre el agrupamiento y el entorno.

La formación vegetal corresponde por tanto a un aspecto del paisaje directamente sensible al geógrafo.

El concepto de formación nace del conocimiento de la diversidad de la cubierta vegetal del planeta, fundamentalmente a partir de los grandes viajes de los naturalistas a comienzos del s. XIX. La idea presente ya en la obra de Humboldt, aunque el término no aparezca, es utilizado en 1838 por Grisebach. Es sobre todo a fines del siglo, en los trabajos de Schimper en particular cuando se establecen relaciones de causa-efecto entre el aspecto y la organización de los paisajes vegetales y las condiciones del medio.

Los criterios clásicos de reconocimiento de las formaciones se basan en una aproximación somera a las formas de organización de los vegetales: árbol, arbusto, hierba. El dominio de uno de ellos determina el espesor de la cubierta vegetal. En una primera aproximación, los casos de codominancia de dos o varias siluetas morfológicas no son tenidos en cuenta.

Esta primera estimación del volumen de la vegetación es matizada por el reconocimiento de una *estratificación*. La distinción del número de estratos constituye un problema complejo y existen diversas soluciones alternativas basadas unas en unos límites altitudinales concretos y otras en los tipos biológicos. De entre las primeras recogemos más adelante en el apartado 4.4.2.2 la propuesta por G. Bertrand, ampliamente utilizada en nuestro país. Cualquiera que sea la solución adoptada la estratificación es siempre uno de los rasgos estructurales básicos de una formación.

En función de cual sea el estrato dominante, una formación vegetal puede ser denominada: formación arbórea, arborescente, arbustiva, herbácea, etc.

La identificación de los diversos niveles puede ser completada útilmente por la indicación de sus tasas respectivas de cobertura. La estratificación del aparato subterráneo de las plantas es por lo general ignorado.

Otro criterio usual reside en la apreciación del *grado de continuidad* de la cubierta realizada por la silueta biológica dominante. Conduce a la distinción clásica entre formaciones abiertas y formaciones cerradas.

La consideración de los aspectos estacionales de la vegetación opone finalmente dos tipos de formaciones. Unas conservan sensiblemente el mismo aspecto en el curso del año, es el caso de los bosques persistentes. Las otras presentan un aspecto estacional cambiante, alternancia de una fenofase con hojas y otra de denudación que caracteriza los bosques caducifolios y las formaciones arbustivas. La época o épocas de floración constituye otro aspecto fenológico del mayor interés.

Las formaciones presentan, en su aspecto y en su organización, una diversidad que está ligada a su composición florística. Es imposible hacer un estudio preciso de la vegetación de un lugar determinado sin identificar las plantas que se encuentran en el mismo, y determinar la flora del territorio considerado. En el tipo fisionómico intervienen pues el tipo biológico dominante, la periodicidad, el grado de recubrimiento y la estratificación.

La noción de formación se enriqueció a partir de un mejor conocimiento de la morfología de los vegetales. Los trabajos que le hacen pasar del estado de percepción intuitiva al de concepto científico pueden relacionarse con grandes tipos de investigaciones:

- Inventario de las formas biológicas que determina las disposiciones morfológicas que permiten a los vegetales soportar la estación desfavorable. El ejemplo más representativo es la clasificación de Raunkiaer (véase cap. 2, apartado 2.5.1.1).
- La noción del modelo arquitectural y sus consecuencias. Se basa en la clasificación de los vegetales según su arquitectura realizada durante los periodos favorables al crecimiento, permite una descripción precisa y la comprensión de los grandes tipos de vegetación. Se diferencian así:
 - Árboles no ramificados, aquellos cuya arquitectura se limita un eje vertical, una corona de hojas y raíces, con un único meristema que asegura el desarrollo del aparato aéreo.
 - Árboles con ramificación compleja, constituyen árboles en los que la distinción entre troncos y ramas es muy difícil de establecer, en realidad están constituidos por varios elementos derivados unos de otros.
 - Árboles ramificados, existe una clara distinción entre tallos y ramificaciones, con numerosos meristemas. Pueden subdividirse en varios grupos: con estructura modular, ej. bananero o dragonero; modelos en que los ejes verticales responden a la corriente distinción entre tronco y ramas, con funciones claramente determinadas y diferenciadas; y modelos más complejos en los que el crecimiento en altura resulta de la superposición

de unidades mixtas, cuya parte inferior tiene valor de tronco, la parte superior de rama, a partir de una curvatura de radio variable.

Existen diferentes modelos: el de Corner, Tomlinson, Rauh, Mangelnot, Troll, etc.

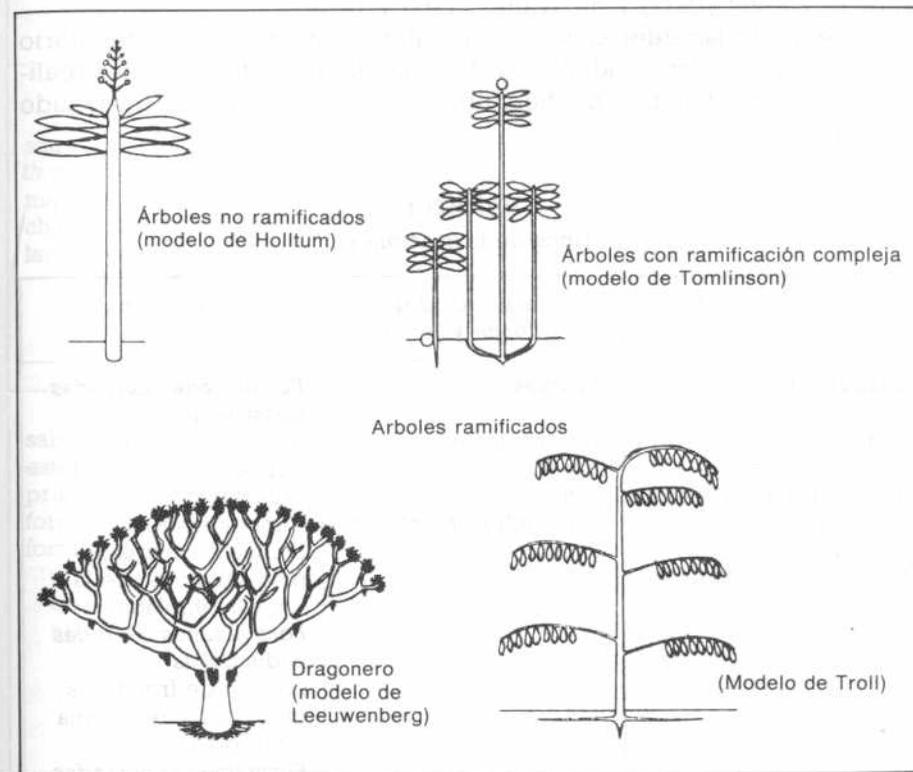


Figura 11. Ejemplos de modelos arquitecturales (Braque, 1988).

4.2.2. Las clasificaciones fisionómicas. Los tipos de formaciones

Este tipo de clasificación fisionómica ha sido en ocasiones desacreditada. A pesar de todo la noción de formación ha prestado grandes servicios; su cuidada utilización puede ser una base cómoda cuando se trata de describir los grandes rasgos de la vegetación de un territorio extenso y presenta por otra parte la ventaja de ser accesible a los no especialistas.

La clasificación fisionómica no está desprovista de bases biológicas, pues la estructura de una formación depende en parte del material florístico propio en el territorio considerado y por otra parte de las condiciones del medio cuya expresión puede encontrarse precisamente en el tipo fisionómico.

Sobre el método fisionómico-ecológico descansan numerosas obras clásicas y sobre todo los notables tratados de Schimper y Faber (1935), Allorge y Jovet (1937) y de Walter (1968 y 1973).

A pesar de las diferencias en el material florístico de un territorio fitogeográfico a otro, la identidad del aspecto de las formaciones realizadas bajo condiciones medio-ambientales semejantes es a menudo notoria.

CUADRO 1
Tipos de formaciones

<i>Clasificación de Brockmann-Jerosch</i>	<i>Clasificación de Allorge y Jovet</i>	<i>Clasificación de Elhai</i>
Bosques densos ecuatorial tropical húmedo tropical seco caducifolio esclerófilo mediterráneo templado caducifolio boreal manglar	Bosques intertropicales laurifolios esclerófilos caducifolios templados aciculifolios	Formaciones cerradas persistentes denso ecuatorial boreal esclerófilo mediterráneo ombrófilo templado piso subalpino de la zona templada Formaciones cerradas caducifolias bosque de frondosas piso colino de la zona templada Formaciones cerradas mixtas bosque tropical (con ritmo estacional) bosque SE continental (zona templada) bosque de laurentias manglar bosque de nieblas tropical bosque del piso montano (zona templada)

<i>Clasificación de Brockmann-Jerosch</i>	<i>Clasificación de Allorge y Jovet</i>	<i>Clasificación de Elhai</i>
		Formaciones abiertas con árboles estepas claras (SW de EE.UU.) caatinga
sagebrush (SW EEUU) thornbusch sudafricano maquis chaparral californiano landas (zona templada)	Formaciones arbustivas o matorrales landas maquis formaciones subdesérticas formaciones alpinas formaciones circumpolares formaciones altas montañas tropicales	formaciones cerradas landa silicícola piso de ericáceas en montaña tropical maquis formaciones abiertas garriga tundra
sabanas estepas praderas y céspedes formaciones desérticas formaciones criptogámicas (tundra de líquenes o turbera)	Formaciones herbáceas sabanas estepas praderas céspedes alpinos turberas vegetación de roca vegetación de suelos móviles (dunas y derrubios)	formaciones cerradas praderas sabanas herbáceas vegetación del borde de las aguas marismas piso alpino (césped, páramo) turberas formaciones abiertas estepa herbácea vegetación de playas arenosas dunas jóvenes piso alpino tundra
	vegetación microscópica del suelo	
	vegetación del fondo de las aguas	
	agrupamientos antrópicos	

Las formaciones pueden ser reunidas en unidades mayores, y para las que se ha propuesto el término de tipos de formaciones. Con ellas se pueden aproximar territorios cuyos caracteres ecológicos fundamentales son parecidos, gracias a la selección por, estos idénticos medios naturales, de las mismas formas biológicas constituidas por un diferente material floral.

Generalmente se establecen grupos o tipos de formaciones según la naturaleza del estrato predominante. Se han propuesto clasificaciones diferentes: Brockmann-Jerosch y Rübél, Dansereau, Elhai, etc.

Allorge y Jovet propusieron en 1937 una clasificación que para muchos biogeógrafos sigue teniendo una extraordinaria validez:

- Vegetación del fondo de las aguas, diferenciando las zonas marinas de las aguas dulces y el caso particular de las termales.
- Vegetación microscópica del suelo, bacterias, champiñones y algas.
- Vegetación de las rocas (musgos, líquenes, etc.).
- Vegetación de los suelos móviles: derrubios, dunas.
- Praderas: halófilas, mesófilas en las que incluyen praderas de llanos y de bajas montañas, praderas subalpinas, etc, también los céspedes alpinos, las estepas y las sabanas.
- Turberas.
- Matorrales: landas, garrigas y maquis mediterráneos, formaciones arbustivas subdesérticas, formaciones arbustivas alpinas y circumpolares y de las altas montañas tropicales.
- Bosques intertropicales, laurifolios, esclerófilos, caducifolios templados y aciculifolios.
- Agrupamientos antrópicos: ruderales y malas hierbas.

La clasificación de Brockmann-Jerosch presenta una estructuración muy semejante:

- Bosques densos. Caracterizados por un estrato superior compacto de 7 a 10 m de altura (según los autores). En este grupo se incluyen numerosas formaciones: bosques ecuatoriales y tropicales húmedos, bosque seco tropical caducifolio, bosque esclerófilo mediterráneo, bosque templado caducifolio, bosque boreal, bosque tropical de manglar.
- Bosques claros constituidos por un estrato arborescente discontinuo.
- Formaciones arbustivas cerradas, frecuentemente impenetrables, corresponden a formaciones locales como el maquis mediterráneo, el chaparral californiano, las landas de Europa occidental, etc. Por degradación, pastoreo o incendio, este tipo de vege-

tación da lugar a formaciones subarborescentes bajas y discontinuas, invadidas por plantas herbáceas.

- Sabanas, formaciones herbáceas con un estrato herbáceo superior continuo de al menos 80 cm. de altura. Los árboles bajos y arbustos están generalmente presentes de forma aislada o en pequeños bosquetes. Se trata fundamentalmente de formaciones tropicales.
- Estepas, formaciones herbáceas abiertas donde dominan las gramíneas xerófilas que se secan en el curso del verano y entre ellas se intercalan otras formas biológicas, plantas anuales, altas hierbas vivaces, incluso matorrales bajos. Ej. pradera norteamericana, pampa argentina, etc.
- Praderas y Céspedes, formaciones herbáceas de hemicriptofitas que cubren enteramente el suelo durante todo el año, están constituidas esencialmente por gramíneas, y alcanzan, al menos en periodos de actividad vegetativa, una altura de 1 m y a veces más.
- Formaciones desérticas, caracterizadas por una cubierta extremadamente débil pero variada en función de las condiciones locales: gramíneas, plantas suculentas, etc. Pueden ser el resultado de la degradación de formaciones más densas, matorrales, estepas o sabanas bajo la influencia de la aridez.
- Formaciones criptogámicas, como la tundra de líquenes o la turbera.

La clasificación propuesta por H. Elhai (1968) se basa en la utilización de unas determinadas variables cuya combinación permite una gran riqueza de agrupamientos:

- En primer lugar se basa en la planta más característica y frecuente: árboles, arbustos, hierbas.
- En segundo lugar y simultáneamente diferencia entre formaciones abiertas y cerradas en función del grado de recubrimiento del suelo con todo lo que ello supone de influencia en el microclima resultante: grado de insolación, grado de interceptación de la lluvia, erosión, etc.
- En tercer lugar distingue entre formaciones caducifolias y persistentes, puesto que esta variable confiere una fisonomía peculiar a lo largo de las distintas estaciones del año a las formaciones.

La combinación de estas diferenciaciones origina una gran multiplicidad de tipos de vegetación.

4.3. El estudio florístico de las comunidades vegetales: la fitosociología

4.3.1. La asociación, unidad clave de un método basado en la composición florística global

4.3.1.1. Asociación y especie característica, dos nociones básicas

Aunque el término asociación haya sido utilizado también por otras escuelas dedicadas al estudio de las comunidades vegetales, por ejemplo la de Uppsala, y sea anterior a la consolidación de la fitosociología de la escuela Zurich-Montpellier o de Braun-Blanquet la amplia difusión de ésta ha hecho que ambas, asociación y el método fitosociológico de Braun-Blanquet hayan llegado a ser de hecho inseparables.

La Fitosociología es ante todo un método y una clasificación sistemática cuyo objeto son las comunidades vegetales y cuya unidad básica es la asociación. La identificación y descripción de las asociaciones se lleva a cabo mediante la realización de inventarios de acuerdo con el método desarrollado por Braun-Blanquet en los que debe quedar reflejada la composición florística global de la comunidad y no solo las especies dominantes o principales.

La noción de asociación se basa en dos rasgos fundamentales. Es una comunidad vegetal individualizada por poseer una composición determinada y estadísticamente homogénea y constante. Esta homogeneidad e individualidad florística responde a una ecología que el propio Braun-Blanquet califica de «particular y autónoma». No se trata por tanto de una combinación casual de especies sino causal. El nexo causal establecido entre composición florística y características ecológicas globales de las áreas o localidades ocupadas por una asociación, es decir su habitat, la convierte por un lado en un indicador de las características del medio y sirve de base por otro para valorar de modo diferente las distintas especies presentes en la comunidad entre las que se establece desde el principio una distinción muy clara entre las llamadas características y las simples compañeras.

La noción de especie característica es el pilar sobre el que se asienta la individualidad de la asociación y también de las unidades superiores del sistema. En las primeras etapas la posesión de características propias llegó a incorporarse a la definición de asociación, pero posteriormente el disponer de características propias sólo se exige a las unidades superiores. Este cambio en la concepción de la originalidad florística de la asociación puede sintentizarse en el siguiente juego de palabras: de ser una comunidad vegetal definida por especies características y diferenciales ha pasado a ser una combinación característica de especies, aunque no disponga de características propias.

Este cambio deriva de la propia definición de característica como una especie presente sólo en una determinada asociación (o en un determinado grupo de comunidades en el caso de características de unidades superiores) o que aún estando presentes en varias asociaciones muestran una marcada preferencia por una concreta de ellas. Por ello las características no son un bloque homogéneo, sino que pueden dividirse en características exclusivas, electivas y preferentes según su mayor o menor confinamiento en una comunidad o grupo de comunidades concretas. Las mejores características serán, en consecuencia, especies de exigencias ecológicas muy estrictas o de área de distribución muy restringida o ambas cosas a la vez. Un endemismo especializado sería sin duda la característica ideal.

Sólo en regiones con una flora rica y abundantes endemismos y cuyas condiciones naturales permitan la existencia de hábitats muy contrastados como la región mediterránea o las montañas alpinas, será relativamente fácil encontrar buenas características para gran parte de las asociaciones, pero en territorios florísticamente pobres y de hábitats menos contrastados, casi sin endemismos es muy difícil que existan buenas características de asociación. En cierto modo la flexibilización de posición respecto a las características de asociación es consecuencia de la extensión del método fitosociológico desde el ámbito inicial de trabajo de la escuela Zurich-Montpellier a otras regiones florísticamente más pobres.

4.3.1.2. El método de trabajo: inventarios y tablas

La asociación es la unidad base de cara al trabajo de campo, cuya pieza clave es el inventario. El inventario fitosociológico debe realizarse de acuerdo con unos criterios y normas cuya finalidad es facilitar su comparación y la identificación y delimitación de asociaciones. Supone tres pasos sucesivos:

- elección y delimitación del área de inventario;
- realización del inventario;
- elaboración de las tablas de la comunidad.

La elección y delimitación del área de inventario no es una cuestión secundaria sino fundamental que afecta al lugar concreto en que se va a realizar y también a su superficie y forma. No hay normas preestablecidas del tipo muestreo aleatorio o a distancias regulares o de superficie constante. Lugar y superficie son decisión personal, y en cierto modo subjetiva del investigador, respetando eso sí, dos principios básicos: el área inventariada debe ser homogénea y corresponder a una única comunidad y la superficie debe ser al menos igual al área mínima.

La homogeneidad del área de inventario viene determinada por la finalidad de la investigación que inventariar «individuos de asociación», es decir ejemplos concretos de una asociación determinada ya conocida o previsiblemente nueva. Si el área no es homogénea comprenderá más de una asociación y por tanto el inventario no sirve para el fin perseguido.

La superficie de inventario puede variar según los casos entre un centenar de metros cuadrados o más y unos pocos metros o incluso menos de un metro cuadrado. Depende del tipo de comunidad pero en todos los casos debe ser al menos igual a la llamada área mínima que puede definirse como la superficie más pequeña necesaria para el normal desarrollo y representación de una comunidad. Si el área elegida es demasiado pequeña sólo podrán estar representados parte de los integrantes normales de la comunidad y el inventario resultará por este motivo incompleto, fragmentario. Si el área delimitada es demasiado extensa se multiplica innecesariamente el trabajo y aumenta el riesgo de perder homogeneidad. El área mínima se determina empíricamente.

En la realización del inventario debe constar no solo la relación de especies sino también los índices de abundancia-dominancia y de sociabilidad de cada una de ellas.

Los índices de abundancia-dominancia se determinan de acuerdo con los siguientes criterios:

- 5: recubrimiento superior al 75%, independientemente del número de individuos.
- 4: recubrimiento entre el 50 y 75%.
- 3: recubrimiento entre 25 y 50%.
- 2: recubrimiento entre 5 y 25% o individuos abundantes.
- 1: recubrimiento muy escaso, individuos poco abundantes.
- +: recubrimiento insignificante, uno o unos pocos individuos.

Los índices de sociabilidad son los siguientes:

- 1: individuos aislados.
- 2: en pequeños grupos.
- 3: grupos numerosos o pequeños rodales.
- 4: rodales o colonias extensas.
- 5: poblamiento continuo.

La delimitación de una asociación no debe, ni suele, basarse en un único inventario sino en varios, o muchos, que para mayor fiabilidad deben haberse tomado en lugares diferentes. Estos inventarios se reúnen en tablas lo que requiere decidir qué inventarios pertenecen y cuales no a una asociación. El riesgo de subjetivismo que puede ence-

rrar la realización empírica de esta fase ha llevado al uso de diversos procedimientos como los cuadrados de Czekanowski, el análisis factorial, etc. En la tabla definitiva los inventarios se ordenan en columnas y las especies en líneas de acuerdo con su condición de características o compañeras y dentro de cada grupo por su mayor o menor presencia en los inventarios.

4.3.2. La clasificación sistemática de las comunidades o sintaxonomía

Junto con la identificación y descripción de las comunidades o asociaciones la fitosociología se ocupa también de agruparlas y clasificarlas jerárquicamente. Por analogía con la taxonomía vegetal que clasifica especies la taxonomía fitosociológica es una sintaxonomía y las asociaciones y demás unidades del sistema son sintáxones. La existencia de un Código de Nomenclatura Fitosociológica cuyas normas son muy semejantes en cuanto nombres válidos, sinónimos, autorías, prioridad, etc., no hace sino reforzar la semejanza con la nomenclatura botánica.

La unidad básica del sistema es la asociación, por encima de la cual están la alianza, el orden y la clase. Estos cuatro niveles sintaxonómicos así como sus subdivisiones auxiliares: subasociación, subalianza, suborden y subclase, son los únicos oficialmente reconocidos y sujetos a las reglas del código, aunque se admite la posibilidad de usar otros rangos suplementarios si se estima oportuno. Los nombres de los sintáxones se forman exclusivamente con uno o dos nombres de plantas a cuya raíz se añade el sufijo que corresponda al nombre genérico. Estos sufijos o terminaciones son los siguientes:

asociación: etum	subasociación: etosum
alianza: ion	subalianza: enion
orden: etalia	suborden: enalia
clase: etea	subclase: enea

Para formar el nombre de una subasociación se repite el nombre completo de la asociación a que pertenece seguido del nombre de la planta utilizada para denominar la subasociación con su terminación correspondiente. Es el único caso en que el nombre de un sintáxon puede llegar a estar formado por el nombre de tres plantas.

Otros rangos que han sido usados con más o menos frecuencia o continuidad son la división (sufijo ea) que engloba varias clases y la variante y la facies como unidades inferiores a la subasociación. Cuando una comunidad pobre en especies o una población monoespecífica resulta de difícil encuadramiento suele denominarse simplemente como comunidad.

CUADRO 2

Daboecio-Ulicetum galli (Br.-Bl. 1967) Rivas-Martínez, 1979. a) *vaccinietosum myrtilli* subas. nova, b) *ericetosum ciliaris* C. Navarro ined. (Daboecenion, Ulicion minoris, Calluno-Ulicetalia, Calluno-Ulicetia)

Altitud 1 = 10 m	110	110	105	100	101	118	110	110	122	120	36	20	20	21
Area m cuadrados	30	25	36	40	50	60	30	20	20	20	30	30	30	33
Núm. de especies	9	8	7	6	9	9	11	10	11	10	13	10	12	11
Núm. de orden	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14

Características de asociación, alianza y subalianza

<i>Ulex galli</i>	.	.	1.1	.	.	1.1	1.1	1.1	2.2	+	4.4	4.4	4.4	4.4
<i>Daboecia cantabrica</i>	+	+	1.1	+	+	.	1.2	+	2.2	.	4.4	4.4	4.4	4.4
<i>Pseudoarrhenath. longifol.</i>	1.1	.	.	.

Diferenciales de a) frente a b)

<i>Vaccinium myrtillus</i>	3.3	2.2	1.1	2.2	2.2	1.1	(+)	1.1	2.2	+2
<i>Calluna vulgaris</i>	4.4	4.4	4.4	+	2.2	3.3	3.3	4.4	1.1	2.3
<i>Galium saxatile</i>	1.1	3.3	.	2.2	1.1	1.1	.	.	+	1.2
<i>Carex pilulifera</i>	2.2	1.1	2.3	2.2

Diferenciales de b) frente a a)

<i>Erica ciliaris</i>	1.1	1.1	+	2.2
<i>Lithodora diffusa</i>	2.2	1.1	1.1	2.2
<i>Ulex europaeus</i>	+	+	1.1	2.2
<i>Cirsium filipendulum</i>	2.2	+	2.2

Características de orden y clase

<i>Erica cinerea</i>	+	2.2	.	3.3	3.3	2.2	2.2	2.2	3.3	3.3	1.1	2.2	2.2	2.2
<i>Erica vagans</i>	2.2	1.1	2.2	3.3	3.3	.	.	.	1.1	.	2.2	1.1	2.2	2.2
<i>Agrostis curtisii</i>	1.1	1.1	.	.	.	3.3	3.3	2.2	2.3	3.3	1.2	.	.	.

Compañeras

<i>Potentilla erecta</i>	1.1	1.1	2.2	1.1	1.1	2.2	1.1	1.1	1.1	1.1	+	1.1	1.1	1.1
<i>Pteridium aquilinum</i>	2.2	.	2.2	1.1	2.2	+	.	1.1	.	.	1.1	.	1.1	+
<i>Polygala vulgaris</i>	+	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Danthonia decumbens</i>	2.2	1.2
<i>Brachypodium pinnatum</i>	+	+	.

Ademas: *Viola canina* + en 5, *Arenaria montana* + y *Simethis planifolia* (+) en 7, *Festuca rubra* + 1 h 8, *Cuscuta europaea* +2 en 11, *Quercus robur* + en 13, *Gentiana pneumonanthe* + en 14.

Localidades: 1 Tonte Burgamendi (Sierra de Elguea), 2, 7 y 8 Monte Mugariluse (Sierra de Elguea), 3 Alabita, 4 y 5 cabecera del río Urkullu, 6 Monte Aumategui (Sierra de Elguea), 9 y 10 Sierra de Urkilla, 11 entre Elgueta y Campanzar, 12 y 13 Puerto del Calvario (Motrico), 14 Motrico.

Loidi, F. 1983. Estudio de la flora y vegetación de las cuencas de los ríos Deva y Urola. Univ. Complutense. Madrid.

La clase como unidad superior reconocida tiene una importancia especial pues determina qué especies van a ser consideradas características y cuales incluidas entre las compañeras. Cualquier cambio en el contenido de una clase, por ampliación, por división o por segregación y travase a otra clase de algún orden, alianza o asociación anteriormente incluido en ella puede ocasionar el que especies o subespecies antes consideradas compañeras pasen a características o viceversa. Este es un hecho que debe tenerse en cuenta al manejar las publicaciones pues la situación de determinadas clases puede haber cambiado y de hecho así ha sido con demasiada frecuencia.

Un ejemplo puede ilustrar el problema. Durante bastante tiempo los bosques caducifolio-mesófilos europeos estuvieron divididos en dos clases: una atlántica marcadamente acidófila (*Quercetea robori-petraeae*) y otra principalmente centroeuropea y mesotrofo-basófila (*Quercus-Fagetea*). Cuando Braun-Blanquet estudia la vegetación del País Vasco incluye sus hayedos acidófilos (para los que propone una nueva alianza (*Illicion-Fagion*) en *Quercetea robori-petraeae* y en sus tablas el haya figura como compañera. Hoy se considera que ambas clases deben estar unidas en una sola y por tanto el haya debe figurar en las tablas como característica de clase.

La agrupación de las asociaciones en alianzas, de éstas en órdenes y de los órdenes en clases debe basarse principalmente en su afinidad florística, pero también deben tenerse en cuenta factores ecológicos, dinámicos, corológicos e históricos, pues la Fitosociología se define como el estudio de las comunidades vegetales en todos estos aspectos. Así las asociaciones de una misma alianza no sólo tienen entre sí una notable semejanza florística, sino sobre todo en los aspectos ecológico, dinámico y estructural. Más aún, con frecuencia su significado dinámico es el mismo ya que representan una misma etapa en el dinamismo de la vegetación y también tienen la misma fisonomía y estructura perteneciendo todas ellas al mismo tipo de formación.

Algo parecido aunque de modo menos general sucede con los órdenes y aún con las clases que con frecuencia son aproximadamente equivalentes a los grandes tipos de vegetación definidos fisionómica, o ecofisionómicamente, o caracterizados por grupos de especies afines dominantes.

4.3.3. Conjuntos fitosociológicos y tipos de vegetación

La relativa correspondencia que puede señalarse entre buena parte de las unidades fitosociológicas de alto rango, órdenes o clases respecto a tipos de vegetación, no debe sin embargo considerarse una coinci-

dencia perfecta ni mucho menos recíproca. Esto se debe no sólo a que los criterios para su delimitación son distintos, sino también a que el número de unidades fundamentales fitosociológicas, clases, es muy elevado rebasando ampliamente el medio centenar, por lo que en bastantes casos, habrá de ser no una sino varias clases las que puedan corresponderse con un mismo tipo de vegetación, pues la taxonomía fitosociológica es mucho más minuciosa.

Este elevado número de clases que arranca ya de los años cuarenta y cincuenta, condujo ya desde fecha temprana, por la conveniencia de partir de un número inicial de pocos grandes conjuntos, a agrupar las clases en epígrafes más amplios de raíz fisionómico-estructural (bosques, matorrales, pastizales, etc.) o ecológico en sentido amplio (rupícola, halófila, hidrófila, etc.). Un tanto eclécticamente en estos grandes conjuntos nos basaremos para esbozar las relaciones entre las clases fitosociológicas y los principales tipos de vegetación.

Partiremos de la distinción inicial de cuatro grandes conjuntos de vegetación:

Vegetación leñosa: forestal y arbustiva

El conjunto de la vegetación leñosa está repartido en un número relativamente reducido de clases, entre 8 y 10 según épocas y autores. Las correspondencias de las clases arbustivas con tipos ecológico-fisionómicos concretos bien definidos es buena en tres casos. Se trata de las clases *Calluno-Ulicetea* con las landas de brezos y tojos, *Cisto-Lavanduletea* con los jarales y jaral-brezales y *Cytisetea* con los piornales y retamares. En cambio la gran clase calcícola *Ononido-Rosmarinetea* encierra una notable diversidad: romerales, tomillares, aulagares, matorrales almohadillados espinosos, tomillares-pradera.

En la vegetación forestal existe una buena correspondencia fisionómica, en líneas generales pero las clases en que se distribuyen los distintos tipos de bosque incluyen también comunidades no forestales. La vegetación leñosa de alta montaña, principal pero no exclusivamente aciculifolia es en parte arbolada y en parte arbustiva y se reparte entre dos clases *Pino-Juniperetea*, mediterránea y *Vaccinio-Piceetea*, eurosiberiana. La vegetación leñosa caducifolia tiene como núcleo la gran clase *Quercu-Fagetea* que en sentido amplio incluye no solo los bosques mesófilos y de ribera (*Quercu-Fagetea s. st.*) sino también las saucedas (*Salicetea purpureae*), y las orlas arbustivas (*Rhamno-Prunetea*) y herbácea (*Trifolio-Gereanietea*). Por último la clase *Quercetea ilicis* incluye tanto vegetación forestal, encinares y alcornoques, como arbustiva, coscojares, lentiscas, madroñales, etc., de carácter esclerófilo.

Vegetación herbácea

En la vegetación herbácea la minuciosidad de los estudios fitosociológicos ha llevado a reconocer un elevado número de clases cuyas diferencias fisionómico-estructurales son muy escasas. La distinción viene dada por un lado por la mayor o menor humedad del suelo, el carácter terofítico y vivaz del pastizal y la filiación florística ligada a la latitud y altitud. Así algunas clases son exclusiva o principalmente mediterráneas y termófilas (*Tuberarietea*, terofítica y *Lygeo-Stipetea*, vivaz), otras eurosiberianas colino-montanas (*Sedo-Scleranthetea*, silicícola y *Festuco-Brometea*, calcícola) y otras de alta montaña (*Juncetea trifidi*, acidófila, *ElynoSeslerietea*, calcícola, *Salicetea herbaceae*, en nichos largamente innivados y *Nardetea strictae*, cervunales).

Vegetación permanente especializada

Bajo este epígrafe cabe incluir tipos de vegetación muy diversos de los que el más diversificado es el de la vegetación acuática helofítica y de turberas: unas ocho-diez clases. Pese a ello su individualidad no sólo florística sino ecológica es muy acusada.

La vegetación halófila es otro grupo bien caracterizado ecológicamente por la salinidad del medio. Su diversidad, ya que incluye formaciones arbustivas, herbáceas vivaces y juncales y terofíticas, es la base para distinguir en ella varias clases.

También suelen distinguirse varias clases, tres como mínimo, en la vegetación rupícola y glerícola que corresponde en líneas generales con la formación fisionómico ecológica rupideserta. En cambio la vegetación psammófila, mobilideserta en términos fisionómico-ecológicos forma una única clase (*Ammophiletea*).

Vegetación nitrófila y ruderal

Se trata de un tipo de vegetación al que habitualmente se dedica escasa atención y que sin embargo tiene un gran interés en estudios de detalle por la información que puede aportar para valorar la intensidad tipo y tendencias de la antropización reciente de la vegetación. Su sistemática fitosociológica es compleja y ha sido en general bastante inestable. Esto se debe en parte a su notable diversidad tanto de tipos de vegetación como de especies. En el primer aspecto incluye matorrales, y comunidades herbáceas vivaces y terofíticas. En el segundo comprende un elevado número de especies entre las que no faltan los grupos taxonómicamente difíciles y también numerosos neófitos. Por otra parte la superposición de tipos de influencias antrópicas muy diversas favorece la superposición de comunidades diferentes lo que

hace más difícil su correcta interpretación y clasificación. Por todo ello es explicable que la sintaxonomía de estas comunidades haya experimentado importantes cambios en los niveles superiores en el número de clases reconocidas, y su contenido. Con todo pueden señalarse grupos de comunidades especializados bien definidos. Entre ellos queremos destacar la existencia de algunos ligados a un ambiente forestal (*Epilobietea* y en menor proporción *Geranio-Cardaminetalia*). Otros de carácter marcadamente ruderal viario (*Polygono-Poetea*, *Hordeion*).

4.3.4. Comunidades vegetales y corología fitogeográfica

La distribución de las comunidades vegetales a nivel de asociación y de sintaxones superiores, la existencia de asociaciones o unidades superiores restringidas a territorios concretos, de los que pueden considerarse endémicas y el contenido global de comunidades vegetales son los elementos en que se apoyan distintos ensayos de una regionalización basada no en los táxones sino en el conjunto de la vegetación de los territorios. Los primeros ensayos se deben a Braun-Blanquet en fecha muy temprana (1913), pero el impulso decisivo corresponde a Schmithüsen (1961) que consolida el contenido fitocenológico de los cuatro niveles territoriales:

- Distrito de vegetación: es la unidad más elemental y se caracteriza por poseer una combinación dinámica de comunidades propia, aunque ninguna de ellas pueda ser considerada propia de él o endémica.
- Sector de vegetación: tiene asociaciones exclusivas de él o endémicas y en territorios montañosos cliserias altitudinales propias.
- Provincia de vegetación: territorio ya notablemente extenso suele tener numerosas asociaciones propias y una o varias alianzas. Ocasionalmente puede llegar a tener órdenes propios.
- Región de vegetación: se caracteriza por tener órdenes y también algunas clases propias.
- Reino de vegetación: dispone ya de un elevado número de clases propias.

Esta clasificación podemos considerarla paralela y complementaria de la estrictamente florística, con la que coincide incluso en los nombres de las unidades taxonómicas. Las dos únicas diferencias dignas de mención son por un lado que comienza a construirse de abajo hacia arriba, comenzando por el distrito, al que a falta de endemismos no se puede llegar sobre una base solo florística y por otro que utiliza sintaxones en vez de táxones.

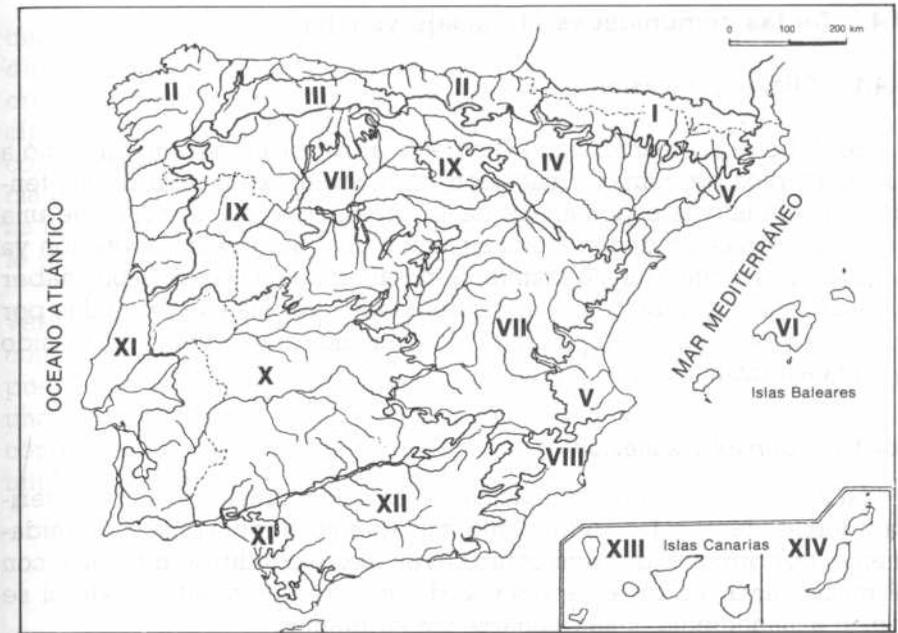


Figura 12. Provincias de vegetación según Rivas Martínez (X Jornadas de Fitosociología, Granada, 1990). I. Pirenaica. II. Cantabroatlántica. III. Orocantábrica. IV. Aragonesa. V. Catalano-valenciano-provenzal. VI. Balear. VII. Castellano-maestrazgo-manchea. VIII. Murciano-almeriense. IX. Carpetano-ibérico-leonesa. X. Luso extremadurens. XI. Gaditano-ónubo-algarbiense. XII. bética. XIII. Canaria occidental. XIV. Canaria oriental. Las tres primeras pertenecen a la región eurosiberiana. Las dos últimas a la macaronésica y el resto a la mediterránea.

Ambas clasificaciones son en el fondo una sola, si bien debe considerarse más completa la basada en las comunidades vegetales ya que tienen en cuenta la totalidad de la vegetación. Por otra parte al utilizar las asociaciones se están indirectamente utilizando también al menos parte de los endemismos de que pueda disponer el territorio ya que estos tienen grandes probabilidades de caracterizar alguna de las asociaciones endémicas. No obstante debe tenerse en cuenta que puede haber asociaciones endémicas en las que no participe ningún endemismo.

4.4. De las comunidades al paisaje vegetal

4.4.1. Clímax y sucesión

Se debe al norteamericano Clements el haber elaborado en torno a los conceptos de clímax y sucesión un modelo explicativo de las tendencias evolutivas espontáneas de la vegetación que a través de una serie de etapas conducen a una situación final en que la vegetación ya no evoluciona sino que se mantiene indefinidamente estable por haber alcanzado su equilibrio con las posibilidades vegetales permitidas por el clima y también en equilibrio con el suelo, cuya evolución ha sido guiada así mismo por el clima.

4.4.1.1. Clímax y sucesión

La clímax, comunidad climácica o formación climácica, se caracteriza además de ese rasgo fundamental de autoregenerarse indefinidamente, por otros rasgos que contribuyen a este equilibrio dinámico con el macroclima. Entre estos rasgos, de valor relativo sobre todo si se toman aisladamente, suelen citarse los siguientes:

- Suele caracterizarse por haber alcanzado el máximo posible en cuanto a biomasa, lo cual en cierto modo va implícito en la ausencia de evolución ulterior que supondría el mantenimiento de la tendencia de las etapas anteriores a la acumulación de biomasa.
- El máximo posible de biomasa exige una estructura forestal, silvática, excepto donde el frío o sequedad del clima lo impidan. Esta estructura silvática no se limita a la presencia de árboles sino que incluye una compleja estratificación y también hasta cierto punto el desarrollo de comunidades dependientes epífiticas.
- La densidad de ocupación del suelo y de los distintos nichos ecológicos en el conjunto de la formación explican la resistencia a la entrada de elementos extraños, pues estos no encuentran un hueco donde poder establecerse.
- La riqueza específica consecuencia de su diferenciación interna y estructural es un rasgo frecuente, pero de valor relativo. Puede aceptarse más fácilmente a nivel de comunidad que de formación.
- Por último la longevidad de las especies dominantes es máxima.

4.4.1.2. Diferentes concepciones de la clímax

Desde que a principios de siglo el norteamericano Clements desarrollara las ideas de clímax y sucesión, estos conceptos han estado de

una u otra forma presentes en todos los estudios sobre la evolución y dinamismo de la vegetación. Pero esto no significa que las ideas concretas de Clements hayan sido totalmente compartidas. Desde un principio se planteó el problema de la uniformidad de la clímax en el conjunto de un dominio climático y de su validez universal o la existencia de excepciones y también el de los diferentes significados con que se ha llegado a utilizar, que se refleja en los numerosos prefijos que se le han antepuesto y adjetivos que se le han añadido.

El primer problema es el de la uniformidad de la clímax. En su versión más estricta y rigurosa, propia de la escuela de Clements, el concepto de clímax supone que en un dominio climático concreto no puede haber más que una única comunidad o formación final. Aceptar una clímax única o monoclímax supone que sean cuales fueren las condiciones de partida el resultado final es siempre el mismo. Esto implica la realización de dos condiciones:

- En primer lugar la anulación de todo el poder diferenciador de los factores geomorfológicos, litológicos y edáficos y por tanto la existencia de un relieve lo suficientemente suave como para permitir una evolución del suelo paralela a la de la vegetación que le desvincule de las propiedades dependientes inicialmente de la roca madre y adquirir las que corresponde a un suelo también calificable de climácico.
- En segundo lugar el clima debe haber permanecido estable durante todo el proceso. Además debe darse una tercera condición: la ausencia de perturbaciones externas, naturales, zoológicas o antropicas.

Es fácil comprender, y el propio Clements admite excepciones, que no en todos los casos podrá llegar a alcanzarse la clímax por la persistencia de alguno de los factores perturbadores citados. Por ejemplo una morfogénesis activa, que impida el desarrollo de un suelo evolucionado, incendios repetidos, etc. Pero incluso en condiciones morfopográficas «normales» y en condiciones hídricas también «normales», lo que excluye los medios acuáticos y acusadamente hidrófilos, diversos autores, Tansley por ejemplo, piensan que la clímax única es un concepto más teórico que real y que en un territorio climáticamente homogéneo puede llegarse a comunidades climácicas diferentes.

La cuestión de fondo en el debate entre defensores de la monoclímax y de la policlímax reside en el grado de uniformización que puede producirse durante el proceso. Es evidente que incluso en las regiones templadas en que predominan las edafogénesis de ciclo corto, el ritmo evolutivo de los suelos es más lento que el que puede o podría seguir la vegetación. Por otra parte el suelo conserva una mayor

inercia que la vegetación ante los cambios climáticos y reacciona con mayor lentitud. Si tenemos en cuenta no solo las grandes oscilaciones climáticas sino la importancia de las modificaciones del clima posteriores a la última glaciación, podremos en más de una ocasión encontrarlos con que éstos no correspondan realmente a la edafogénesis propia del clima actual.

La posibilidad de varias comunidades climácicas determinadas edáficamente abre el camino a la utilización de los más diversos prefijos y adjetivos. Parte de ellas corresponden a situaciones que poco tienen que ver con el concepto inicial y contribuyen a desvirtuar el significado original de un término creado para designar la etapa final de la evolución de la vegetación en condiciones calificables como normales. Es a estas situaciones normales a las que debería reservarse el calificativo de clímax, aunque esto no signifique necesariamente renunciar al uso de algunos otros conceptos de uso común suficientemente unívoco.

Restringido el uso de clímax, sin mayores precisiones, a las situaciones normales el debate monoclímax-policlímax resulta un tanto académico o bizantino. En primer lugar porque la clímax absoluta tiene pocas posibilidades de verse realizada en un mundo cada vez más antropizado en el que cada vez es más difícil poder encontrar algún área que no haya sufrido algún tipo de interferencia humana directa o indirecta. En segundo lugar porque aunque en la mayoría de los casos, si no en todos, pueda haber más de una comunidad final en el conjunto de un dominio climático, estas distintas comunidades finales tampoco suelen ser tan diferentes como para convertir el debate monoclímax-policlímax en una cuestión fundamental.

Un ejemplo expresivo es el caso del encinar catalano-provenzal (*Quercetum ilicis galloprovinciale*). Esta amplia asociación con numerosas variantes se desarrolla sobre distintos sustratos y suelos y se caracteriza por el predominio absoluto de la encina sobre sustratos calizos y del alcornoque con o sin encinas sobre sustratos silíceos. Rivas Martínez considera que alcornocal y encinar son dos asociaciones, y dos series diferentes (*Viburno-Quercetum ilicis*, el encinar y *Carici-Quercetum suberis*, el alcornocal). Si aceptamos que se trata de dos comunidades diferentes tendríamos una policlímax determinada edáficamente. Si admitimos una asociación única estaríamos ante una monoclímax. Una misma realidad es interpretada de dos formas distintas según la valoración que se haga de las semejanzas y de las diferencias, pero por encima de estas interpretaciones destaca como rasgo básico que las diferencias tienden a atenuarse y las series evolutivas convergen hacia una situación final poco diferenciada. Más que de clímax podría hablarse de un conjunto climácico para el que la expresión complejo climácico será muy adecuada si no hubiera sido ya utilizada para el conjunto

de comunidades de un dominio climático: clímax y comunidades incluidas en su territorio o dominio potencial.

4.4.1.3. El camino hacia el clímax: progresión y regresión

La evolución hacia la clímax puede hacerse partiendo de las más diversas situaciones: un afloramiento rocoso, un terreno erosionado, un depósito reciente, un campo abandonado, una laguna o humedal en proceso de colmatación, el entorno de un río en proceso de encajamiento, etc. Cualquiera que sea el punto de partida puede iniciarse un camino más o menos largo, que a través de una serie de etapas, forman una serie que conduce hacia la clímax predeterminada por el clima. A medida que se va avanzando las diferencias se van atenuando por un fenómeno de convergencia y las comunidades vegetales van alcanzando una mayor densidad y biomasa.

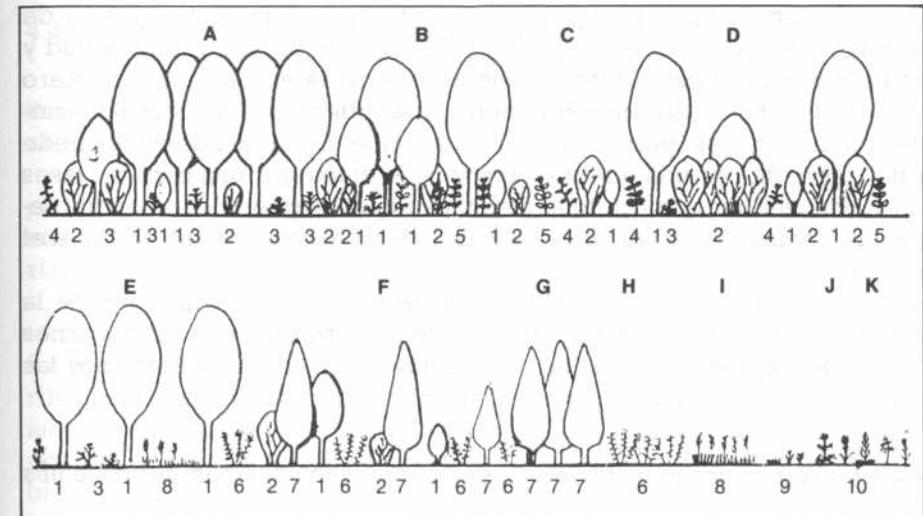


Figura 13. Diversidad de situaciones entre la clímax forestal (A) y los pastizales terofíticos (J) y herbazales nitrófilos (K). Están señaladas las etapas de bosque aclarado (B) matorral preforestal (C) mosaico bosque matorral (D) bosque «limpiado» (E) bosque aclarado y degradado (F) arbolado de repoblación (G) matorral heliófilo (H, I, J, K) pastizales varios.

1. Árboles de la clímax. 2. Arbustos de sotobosque y de orla. 3. Herbáceas esciofilas nemorales. 4. Orla herbácea. 5. Comunidades nitrófilas de claros y sotobosque. 6. Arbustos del matorral heliófilo. 7. Coníferas de repoblación o de bosques secundarios. 8. Herbáceas vivaces de prados y pastizales. 9. Herbáceas terofíticas. 10. Comunidades nitrófilas varias. (De Ferreras y Arozena, 1987.)

Suele distinguirse con frecuencia a propósito de la serie evolutiva hacia la clímax entre xeroserie e hidrosSerie. Esta última presenta unas características especiales y nos ocuparemos de ella a propósito de la sucesión catenal, limitándonos en el presente apartado a la llamada xeroserie, así llamada por ser propia de medios funcionalmente secos aún en clima húmedo por la falta de un suelo que actúe de regulador hídrico.

Las primeras fases o etapas de colonización sobre roca desnuda o suelo bruto corre a cargo de plantas y comunidades llamadas pioneras. Precedidos o no de fases previas representadas por criptógamas (líquenes o musgos) suelen predominar pequeños terofitos de ciclo vital muy breve o algunas vivaces muy resistentes a la sequedad como los *Sedum* de hojas carnosas y talla minúscula. En estas fases pioneras recubrimiento y biomasa son muy pequeños y los fenómenos de cooperación o competencia apenas se presentan.

En la evolución posterior se va sucediendo diversas etapas marcándose el paso de una a otra por un aumento de la densidad vegetal y de la competencia, por la entrada de plantas de mayor talla y longevidad y una complejidad estructural creciente plasmada en un mayor número de estratos. Estos cambios suponen el paso decisivo por tres situaciones fundamentales: pastizal, matorral, bosque. Cada una de ellas puede estar formada por una o más etapas y cada etapa por una o varias fases de modo que un número total de etapas y fases puede variar notablemente de una situación a otra y del detalle con que se analice el proceso.

También puede variar en función de cual sea la naturaleza de la etapa final o clímax. Esta es normalmente forestal pero en regiones frías o secas puede ser arbustiva o herbácea y en casos extremos las fases iniciales pueden representar al mismo tiempo la etapa final.

4.4.1.4. *Series incompletas o interrumpidas: comunidades permanentes*

No siempre la evolución progresiva de la vegetación puede completarse, sino que puede ser interrumpida en algunas de las etapas previas, en una situación que es calificable todavía de «preclimática», pero de la que no puede pasar. Es el caso por ejemplo de espolones, crestas y vertientes rocosas en las que por obvias razones geomorfológicas no puede llegar a formarse un suelo suficientemente desarrollado y la colonización vegetal, no puede pasar del estadio de vegetación rupícola acantonada en grietas y fisuras, de etapas herbáceas pioneras en rellanos con un suelo incipiente o en el mejor de los casos de la etapa de matorral heliófilo arbustivo o subarbustivo sobre suelos poco desarrollados.

En otros casos es el viento el factor inhibitor de la evolución, en ocasiones con colaboración del factor edafo-morfológico en crestones montañosos o de la salinidad aportada por el viento en playas, cabos y acantilados y en general en todas las costas fuertemente venteadas. El porte almohadillado, el crecimiento rastrero o disimétrico siempre achaparrado y de talla decreciente en función de la intensidad del factor limitante de la evolución resulta en ocasiones de una gran expresividad visual y da origen a sucesión de tipo catenal de comunidades cada vez más elevadas y complejas entre la línea de costa y el dominio de la *clímax*.

En estos y en otros ejemplos que podrían ponerse se habla de comunidades permanentes. La expresión no puede resultar más adecuada pues en unos casos la dinámica geomorfológica contribuye a mantener la situación, la evolución solo sería perceptible a escala temporal geológica.

4.4.1.5. *Desviaciones de la clímax. Regresión y paraclímax*

A situación también estable distinta de la clímax teórica puede llegarse en otros casos que podemos agrupar en dos situaciones generales diferentes.

Un primer caso: la evolución teórica hacia la clímax, caso de poder producirse, toma unas vías diferentes desde el principio. Se trataría de una desviación primaria. La hidrosSerie normal y la halohidrosSerie serían dos buenos ejemplos.

Si por colmatación o drenaje en un medio lacustre o por encajamiento en un valle fluvial se produce un descenso del nivel superficial o freático del agua las distintas bandas que integran la vegetación de ribera se irían modificando para dejar paso progresivamente a la instalación de la clímax. Una sucesión teórica hacia la clímax sería por tanto posible si se produjera la indicada modificación de las condiciones hídricas. Pero si esta evolución no se produce la colonización vegetal conduce a comunidades diferentes de la clímax que pueden considerarse como comunidades permanentes y que también pueden llamarse clímax estacionales. Saucedas, alisedas y choperas son buenos ejemplos de estas comunidades permanentes de ribera o clímax estacionales.

El caso de marismas, saladares y demás medios húmedos salinos es semejante al de las riberas, con la diferencia de que aquí para que pudiera realizarse una hipotética evolución hacia la clímax se precisaría la eliminación del factor salinidad. Estaríamos también ante otro caso de comunidades permanentes.

El segundo tipo de situación general no sería una desviación prima-

ria, sino secundaria para la que suele utilizarse el término paraclímax, aunque en ocasiones también se han calificado de paraclímax situaciones que corresponden a comunidades permanentes.

En su acepción más habitual, sin embargo, paraclímax se utiliza para formaciones o comunidades estables, al menos aparentemente y que implican no sólo una situación distinta de la clímax sino también de inferior categoría. Es el caso de numerosas landas atlánticas y también de pinares secundarios que ocupan áreas que potencialmente corresponderían al bosque caducifolio que tiene la consideración de formación climácica. También numerosos pinares mediterráneos son paraclímax que ocupan dominios cuya clímax teórica es el bosque esclerófilo.

A esta situación regresiva estable que es la paraclímax puede llegarse por una degradación progresiva desde la clímax a lo largo de la cual el suelo va sufriendo una degradación que bloquea la posibilidad de retornar a la clímax. Lo normal, sin embargo, es que se llegue tras destrucción directa de la vegetación climácica que puede mantenerse durante largo tiempo, durante el cual la degradación o erosión desvían la posible evolución posterior en dirección a la paraclímax.

El fuego, cuando es un fenómeno repetido periódicamente determina una evolución particular en la que los pirófitos dominan en las fases de recuperación entre incendio e incendio. Se trataría de una modalidad de paraclímax para la que se ha utilizado la expresión de «fireclímax» y que muy bien podría llamarse también piroclímax.

Queda todavía una acepción más del término clímax: la de plesioclímax. Con este término se alude a una situación de etapa final de la evolución progresiva posterior a una degradación o destrucción más o menos intensa de la vegetación inicial. Reúne aparentemente todos los rasgos atribuibles a la clímax, pero se acepta que parte de los integrantes de la primitiva clímax pueden haber desaparecido o haber quedado tan mermados que su capacidad de recuperación se ha visto afectada. El periodo de recuperación suele estimarse en un siglo en Europa central, tiempo que debe ampliarse notablemente en regiones mediterráneas. Sería por tanto una clímax no original sino restaurada, secundaria.

4.4.2. El estudio del paisaje vegetal

4.4.2.1. El paisaje vegetal como conjunto de comunidades. *La Sinfitosociología*

Las ideas de clímax y sucesión han estado presentes desde fecha antigua en los estudios fitosociológicos y el estudio del significado

dinámico de las comunidades forma parte del estudio de las mismas, aunque no siempre haya merecido la adecuada atención. El propio Braun-Blanquet dedicaba a estos aspectos un lugar destacado en sus trabajos, realizó algunos de los esquemas y dibujos más conocidos, como el del encinar catalano-provenzal y definió el concepto de complejo climación como conjunto formado por la asociación climácica y todas las comunidades que forman sus etapas de sustitución o regresión anticipándose, aunque con una óptica diferente, a la actual sinfitosociología.

Sin embargo, la Fitosociología clásica, principalmente preocupada por la descripción y clasificación de las comunidades relegaba con frecuencia estos aspectos a un plano secundario y habrá que esperar hasta los años setenta para que acometa sistemáticamente el estudio de las relaciones dinámicas entre las comunidades con una óptica territorial y se llegue a la definición de la sinasociación como conjunto de comunidades que comparten un mismo espacio, dentro del cual están unidas entre sí por relaciones dinámicas de sucesión.

La sinasociación guarda estrecha relación con el concepto de serie de Gaussen, término que es utilizado como nombre alternativo en nuestro país por Rivas Martínez, por su contenido dinámico y con el concepto de tesela de O. de Bolós en el plano territorial. La homogeneidad interna geomorfológica y ecológica que O. de Bolós señala para la tesela, de la que deriva el que sólo pueda tener una única comunidad climácica, permite precisar el significado inicialmente demasiado amplio de las relaciones entre las comunidades que forman parte de una sinasociación en un sentido sucesional fundamentalmente no catenal, sino dinámico principalmente de origen antrópico. Estos rasgos permiten con frecuencia establecer una aceptable correspondencia a nivel territorial entre sinasociación o serie y la primitiva versión corológica del geosistema de G. Bertrand.

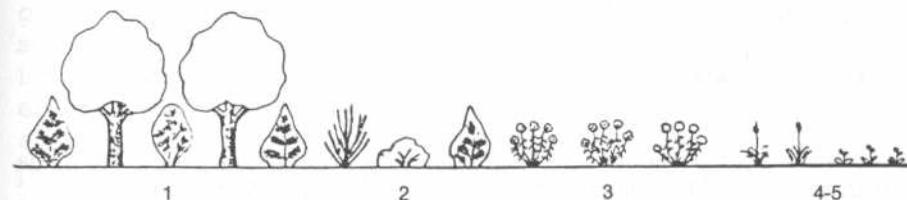


Figura 14. Principales etapas de regresión de la serie de los hayedos acidófilos cantábricos. 1. Hayedo. 2. Orla arbustiva. 3. Brezal. 4-5 Pastizales varios. Las comunidades representativas de las distintas etapas figuran en los cuadros 2 y 3.

CUADRO 3

Tabla sinfitosociológica de la serie de los hayedos acidófilos cantábricos
Sinsaxifrago hirsutae-Fagetum

Altitud l = 10 m	70	3	80	78	118
Area m cuadrados	1000	900	800	1000	1000
Núm. de comunidades	7	7	7	7	5
Núm. de orden	1	2	3	4	5
Sin características del sigmetum (<i>Sinsaxifrago hirsutae-Fagetum</i>)					
<i>Saxifrago hirsutae-Fagetum</i>	0	0	0	.	0
	3	3	4	1	3
Com. de <i>Erica arborea</i> - <i>Pteridium</i>	0	0	0	0	0
	3	3	2	4	2
<i>Daboecio-Ulicetum galli vaccinietosum</i>	0	0	0	0	0
	3	.	1	.	.
Sin características de unidades superiores (<i>Sinilici-Fagion</i> , <i>Sinfagetalia</i> , <i>Sinquerco-Fagetea</i>)					
<i>Jasiono laevis-Danthonietum decumb.</i>	.	0	0	0	0
	2	2	2	2	2
<i>Lolio-Plantagnetum</i>	—	—	—	—	.
	1	1	1	1	1
<i>Daboecio-Ulicetum galli</i>	.	0	0	0	.
	.	1	.	2	3
<i>Chrysosplenio oppos.-Cardam. raph.</i>	.	.	1	.	.
Sin compañeras					
<i>Larix</i> (plantaciones)	0	0	0	0	.
	2	1	1	2	.
<i>Pinus silvestris</i> (plantaciones)	0
	2
<i>Pinus radiata</i> (plantaciones)	.	0	.	.	.
	.	1	.	.	.
<i>Pinus laricio</i> (plantaciones)	.	.	.	0	.
	.	.	.	1	.

Localidades: 1. Proximidades de Degurixa. 2. Karakate (Placencia). 3. De Urbia a Aránzazu. 4. De Madariaga hacia Izarraitz. 5. Zurkuntz (Sierra de Urkilla).

Loidi, F., 1983. «Estudio de la flora y vegetación...» op. cit.

CUADRO 4

Tabla sinfitosociológica de la serie de los hayedos acidófilos cantábricos
ordenada por estratos

Núm. inventario	1	2	3	4
<i>Saxifrago hirsutae-Fagetum</i>	5-4			
<i>C. Pteridium aquilinum-Erica arborea</i>	2-2	5-2	3-2	1-1
<i>Daboecio-Ulicetum gallii</i>		1-2	4-2	1-1
<i>Jasiono laevis-Danthonietum decumbentis</i>		1-2	4-4	5-5
DESGLOSE POR ESTRATOS				
— Estrato arbóreo				
<i>Saxifrago hirsutae-Fagetum</i>	5-2			
— Estrato arborescente				
<i>Saxifrago hirsutae-Fagetum</i>	1-3			
— Estrato arbustivo				
<i>Saxifrago hirsutae-Fagetum</i>	1-2	+1		
<i>C. Pteridium aquilinum-Erica arborea</i>		5-1		
— Estratosubarbustivo				
<i>Saxifrago hirsutae-Fagetum</i>	+2	+1		
<i>C. Pteridium aquilinum-Erica arborea</i>	+1	3-2	2-2	
<i>Daboecio-Ulicetum gallii</i>			1-1	1-1
— Estrato herbáceo				
<i>Saxifrago hirsutae-Fagetum</i>	2-4	1-3	1-2	
<i>C. Pteridium aquilinum-Erica arborea</i>	2-2	4-2	2-2	1-1
<i>Daboecio-Ulicetum gallii</i>		1-2	4-2	1-1
<i>Jasiono laevis-Danthonietum decumbentis</i>		1-2	4-4	5-5

Ferreras, C. y Meaza, G., 1991. Los inventarios son los mismos del cuadro 4 organizados por asociaciones, en vez de por especies.

El estudio de las sinasociaciones, o sigmaasociaciones como también se las ha denominado, constituye el objeto de la llamada Sinfitosociología. El método de trabajo habitualmente utilizado en los estudios sinfitosociológicos es el mismo que en los estudios fitosociológicos normales. En los inventarios, llamados sininventarios, no se recogen sin embargo especies, sino asociaciones y se utiliza también los índices de abundancia-dominancia. Naturalmente no es utilizable el de sociabilidad que puede ser sustituido por una anotación referente a la forma de presencia de las asociaciones en el sininventario. Las asociaciones son también clasificadas en características y compañeras. Todo ello convierte a la Sinfitosociología, cuyo objeto suelen definir los fitosociólogos como el estudio del paisaje vegetal, en una fitosociología de asociaciones.

Esta forma de proceder es adecuada de cara a la individualización y

clasificación jerárquica de las sinasociaciones, finalidad a la que por ahora van preferentemente encaminados estos estudios, pero dificulta la percepción de las relaciones dinámicas entre las asociaciones que la integran y que constituye uno de los aspectos de mayor interés en el estudio del paisaje vegetal. En este sentido podría ser más útil una ordenación de las tablas en función del significado dinámico o sucesional de las asociaciones, como ha propuesto uno de nosotros (Ferrerías, 1987).

4.4.2.2. El método de Bertrand

El método «geográfico» de estudio de la vegetación creado por G. Bertrand (1966) permite un estudio de las formaciones vegetales a partir de un análisis florístico, estructural y dinámico y su correspondiente expresión gráfica.

La metodología de G. Bertrand, rápidamente difundida (el caso de España es un buen reflejo) contribuyó enormemente a estimular el interés, ya latente, por incluir la vegetación dentro de las principales preocupaciones investigadoras en Geografía.

El método «geográfico» de estudio de la vegetación elaborado por G. Bertrand toma instrumentos de la metodología fitosociológica y los adapta a la investigación geográfica.

Parte de la elaboración de una serie de inventarios de vegetación en los que se inventarían las especies existentes en cada estrato, se determina la abundancia-dominancia y la sociabilidad con una escala prácticamente idéntica a la del método fitosociológico y se determina por especie.

Además se añade el grado de cobertura total del estrato. La clasificación de las plantas por estrato es la siguiente:

<i>Estratos</i>	<i>Altura media</i>
5: arbóreo	por encima de los 7 m
4: arborescente	de 3 a 7 m
3: arbustivo	de 1 a 3 m
2: subarbustivo	de 0,5 a 1 m
1: herbáceo	de 0 a 0,5 m

Por último se realizan anotaciones ecológicas como la altitud, la pendiente, la exposición, el área, la acción antrópica y la dinámica del conjunto.

Una vez realizada la inventariación, en este método geográfico se añade la representación gráfica de la formación inventariada mediante pirámides que permiten visualizar de forma rápida la estructura de la

formación (aspecto fisonómico, altura, densidad, estratificación) y su dinámica interna (estado actual de equilibrio y sentido de la evolución), ya que en ellas a los datos proporcionados por el inventario se añade la dinámica previsible por estrato, y así mismo facilita las comparaciones entre las distintas formaciones. Estas pirámides van a ser lo suficientemente expresivas y válidas para permitir la realización de comparaciones tanto en el tiempo como en el espacio. (Figura 15 y cuadro 5.)

El segundo paso metodológico es el establecimiento de una tipología de unidades de paisaje. La aplicación de este método de aproximación al paisaje se realiza mediante análisis geomorfológicos, edafológicos, fitogeográficos, observaciones meteorológicas, etc., adquiriendo especial importancia los análisis de aquellos aspectos que hacen referencia a la dependencia e interconexión de unos elementos con otros, es decir los análisis de relaciones que llevan a detectar los principios de organización del paisaje; los datos proporcionados por estos análisis sirven de base al establecimiento de unidades de paisaje, su caracterización y a su expresión cartográfica.

El planteamiento de este método es fundamentalmente espacio-temporal, en él el concepto de evolución dinámica y el factor tiempo son básicos en la comprensión del paisaje, entendido como una estructura que refleja, en un momento determinado de su evolución, el estado de un sistema delimitado en la superficie terrestre. La dimensión temporal en el estudio de los paisajes, es decir su evolución, se capta a través de las huellas que quedan de etapas anteriores, de la comparación con otros paisajes que se encuentran en otro grado de evolución y de documentos históricos. Se eleva la historia a la categoría explicativa de la realidad natural o vegetal, al considerar que ésta es el resultado de un desarrollo, y, por consiguiente, la descripción de dicho desarrollo desde su origen es esencial e indispensable para entender la realidad.

El estudio de la vegetación, en su vertiente de análisis dinámico, se concibe como un estudio de la vegetación en cuanto reflejo de una historia vivida en el espacio analizado. La vegetación actual refleja y pone de manifiesto cual ha sido la vegetación anterior y las vicisitudes que han ocurrido en el espacio manifestadas en los restos y tipos de vegetación existente. Es decir, no sólo el paisaje vegetal cubre un determinado sustrato geológico sino que es también la manifestación de una serie de hechos físicos que definen el espacio estudiado y de una serie de hechos humanos que han actuado sobre ese espacio y por tanto sobre su recubrimiento vegetal, modificándolo, conservándolo o destruyéndolo.

Otro factor primordial en este método es el hombre, el factor antrópico o antropozógeno. El paisaje vegetal está sometido a la vez a las

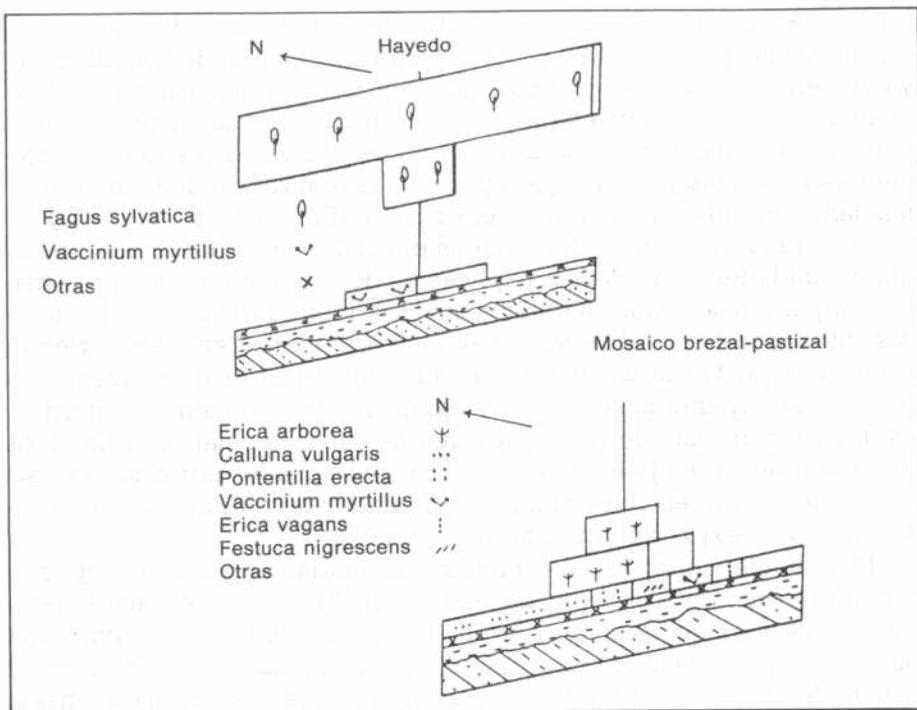


Figura 15. Pirámides de vegetación del hayedo acidófilo y etapas de sustitución.

leyes naturales y a las de la sociedad y lleva, evidentemente, la marca de una historia más o menos larga. Es un espacio con tres dimensiones siendo la tercera la historia.

4.4.2.3. Paisaje vegetal y paisaje global

El estudio del paisaje es por sí mismo una rama especial de la Geografía, queda por tanto fuera del ámbito de la Biogeografía. No obstante muchos geógrafos están interesados en temas biogeográficos más como elementos integrantes del paisaje que por sí mismos; por ello nos ha parecido conveniente terminar esta primera parte con este breve apartado dedicado a la Geografía Física Global y el Paisaje integrado.

Dentro de la geografía física global aparece la Ciencia del Paisaje como una nueva aportación geográfica que permite llevar a cabo un estudio global del espacio.

El concepto de paisaje, de larga tradición en la Geografía alemana,

CUADRO 5

Inventarios por estratos según el método de Bertrand

HAYEDO		MOSAICO BREZAL-PASTIZAL	
<i>Fagus sylvatica</i>	5.5	<i>Erica arborea</i>	1.1 (1)
<i>Sorbus aria</i>	+	<i>Erica arborea</i>	2.2
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	<i>Erica vagans</i>	1.1 (2)
	(5)	<i>Pteridium aquilinum</i>	+
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1	<i>Calluna vulgaris</i>	3.3
<i>Sorbus aria</i>	+	<i>Erica vagans</i>	2.2
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	<i>Vaccinium myrtillus</i>	2.2
<i>Ilex aquifolium</i>	+	<i>Potentilla erecta</i>	2.2
	(1)	<i>Festuca nigrescens</i>	2.2
<i>Fagus sylvatica</i>	+	<i>Pteridium aquilinum</i>	1.1
<i>Ilex aquifolium</i>	+	<i>Erica cinerea</i>	1.1
<i>Crataegus monogyma</i>	+	<i>Danthonia decumbens</i>	1.1
	(+)	<i>Euphasia salisburgensis</i>	+
<i>Fagus sylvatica</i>	+	<i>Nararus bulbocodium</i>	+
<i>Pteridium aquilinum</i>	+	<i>Galium saxatile</i>	+
	(+)	<i>Jasione laevis</i>	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2.2	<i>Agrostis capilaris</i>	+
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1.2	<i>Trifolium repens</i>	+
<i>Oxalis acetosella</i>	1.2	<i>Hypochoeris radicata</i>	+
<i>Fagus sylvatica</i>	+	<i>Chamaemelum nobile</i>	+
<i>Pteridium aquilinum</i>	+		
<i>Blechnum spicant</i>	+		
<i>Viola riviviana</i>	+		
<i>Euphorbia dulcis</i>	+		
<i>Ranunculus nemorosus</i>	+		
	(2)		
<i>Poa nemoralis</i>	+		
<i>Saxifraga hirsuta</i>	+		
<i>Rubus fruticosus</i>	+		
<i>Hedera helix</i>	+		
<i>Anemone nemorosa</i>	+		
<i>Hepatica nobilis</i>	+		
<i>Tapiz muscinal</i>	1.1		

Lugar: cercanías de Oltza-Aizkorri-Urkilla. Altura: 1000. Orientación: Norte. Pendiente: 15%. Suelo: pardo lavado oligotrofo. Roca madre: areniscas y marcas supraurgonianas. (Ferras, C. y Meaza, G. (1991).)

ha sido definido por G. Bertrand (1969) como una porción de espacio caracterizado por un tipo de combinación dinámica, por consiguiente inestable, de elementos geográficos diferenciados —abióticos, bióticos y antrópicos— que, actuando dialécticamente unos sobre otros, hacen del paisaje un conjunto geográfico indisociable que evoluciona en bloque tanto bajo el efecto de las interacciones entre los elementos que lo constituyen, como del efecto de la dinámica propia de cada uno de estos elementos considerados separadamente. De esta manera el paisaje es entendido como una manifestación observable y visible del estado de un sistema y analizado de una manera integral.

El paisaje es considerado como un conjunto indisociable de todos

los elementos geográficos unidos a un espacio. Dicho conjunto posee una estructura ordenada no reducible a la suma de sus partes, sino que constituye un sistema de relaciones en el que los procesos se encadenan; el paisaje se aprehende como un todo. Sus elementos constituyentes se interrelacionan, condicionándose recíprocamente, de tal forma que su función sólo se concibe dentro de un esquema dinámico integrado. Es, en definitiva, un sistema, un sistema abierto que manifestará en cada momento un determinado estado o estructura interna.

Es frecuente, en los estudios integrados del paisaje, encontrar una sobredimensión del conocimiento de la vegetación, con detrimento de otros factores basándose en la íntima relación que ésta mantiene con el medio en que vive y por tanto es capaz de sintetizar todos los elementos del medio físico.

Desde principios del s. XIX el paisaje se ha definido como la manifestación sintética de la combinación de fenómenos, objetos y seres, que se encuentran en un espacio de la superficie terrestre, al que confieren una fisonomía propia y singularizada; de la combinación de los fenómenos en la superficie terrestre resultan distintos tipos de paisaje. Las complejas relaciones entre la Litosfera, Atmósfera y Biosfera, que se concretan en él, confieren un aspecto a la superficie terrestre que es el resultado de todo un sistema de acciones y retroacciones, con velocidades muy variables, causas de orígenes múltiples, y escalonadas en un ritmo temporal. El paisaje traduciría en cierta manera las interacciones entre los diferentes elementos físicos y entre éstos y los grupos de población.

Existen actualmente varias maneras de concebir el paisaje y de abordar su examen. Pueden distinguirse, en un primer momento, dos grandes corrientes de investigación, cuyos métodos y sobre todo las finalidades son diferentes.

El primero define el paisaje como un espacio subjetivo, sentido y vivido. Es la vía escogida por arquitectos, psicólogos, sociólogos, algunos geógrafos (por ejemplo S. Rimbert), ecólogos, etc.

El segundo considera el paisaje en sí mismo y por él mismo. Esta vía de investigación se sitúa en la confluencia de la geografía y la ecología; combina los aspectos globales y sectoriales cualitativos y cuantitativos, se apoya en las cartografías integradas a diferentes escalas.

Los planteamientos integrados en geografía física han sido diferentes y variados:

- La escuela soviética, encabezada por V. B. Sochava plantea una teoría global sobre el medio físico, incluyendo en éste las modificaciones introducidas por la acción antrópica. Su punto de partida es el concepto de «geosistema» o «sistema territorial natural».

- Los métodos de «Landscape survey» desarrollados en Australia por la C.S.I.R.O. (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization) presentan una metodología elaborada a partir de trabajos concretos realizados desde mediados de siglo con la finalidad de proporcionar con rapidez una información global comprensible y utilizable acerca de la organización y dinámica del medio.
- Concepciones influidas por los planteamientos sistémicos:
 - En primer lugar la escuela alemana del «Landschaft», quien ha sido la que más se ha distinguido a la hora de buscar el restablecimiento de una metodología específica y capaz de resolver el análisis de las múltiples conexiones entre formas y sistemas. Dentro de esta tendencia es de destacar el papel ejercido por Troll.
 - En Francia, por otra parte, entre las principales concepciones hemos de destacar por su importancia la planteada por G. Bertrand y desarrollada, entre otros por F. Taillefer, G. Allaire, G. Rougerie, J. C. Wieber y J. F. Richard.

La metodología de G. Bertrand resulta más asequible a los medios de investigación con que contamos en nuestras facultades porque mediante una serie de técnicas, no excesivamente complejas, permite la realización de un estudio integrado del paisaje.

Bertrand siguiendo y desarrollando la escala clasificatoria de formas de relieve elaborada por Cailleux y Tricart y sobre la base de las discontinuidades que el espacio terrestre presenta, establece una taxonomía básica de unidades de paisaje que hace referencia tanto a la dinámica y estructura interna de las combinaciones, como al tamaño de las unidades básicas. Estas de mayor a menor son: zona geográfica, dominio geográfico, región natural, geosistema, geofacies y geotopo.

Las tres primeras unidades se corresponden a los tamaños 1-2-3-4 de la escala de Tricart-Cailleux y ya habían sido definidas. La unidad básica es el *geosistema*, corresponde al tamaño 5 de la escala de Tricart-Cailleux, y en estas dimensiones (100-2000 Km) se dan la mayor parte de los fenómenos de interferencia entre los elementos del paisaje y se desarrollan las combinaciones dialécticas más interesantes para el geógrafo; en un nivel superior sólo importan el relieve y el clima y, complementariamente, las grandes masas vegetales; en un nivel inferior, los elementos biogeográficos constituyen una buena base para los estudios de ordenación del espacio.

SEGUNDA PARTE LOS SUELOS

5. --- Componentes y propiedades del suelo ---

5.1. Noción de suelo

El concepto de suelo ha sido usado frecuentemente tanto a nivel popular como con sentido específico dentro de distintas ciencias o técnicas actuales.

El término suelo tiene como concepto científico un significado mucho más restringido y preciso que en el lenguaje habitual. No se trata de una simple extensión, ni siquiera de la capa superficial del terreno, sino de algo más preciso, aunque complejo y no fácil de definir.

Una definición inteligible, aunque no demasiado ortodoxa en el marco de la edafología, es la que define el suelo como mezcla o combinación de sus cuatro componentes principales: materia orgánica, aire, agua y materia mineral.

Más completa, científica y generalmente aceptada es la de USDA Soil Yearbook (1957): «... lleva a definir el suelo como una masa natural de la superficie terrestre con una serie de propiedades debidas al efecto integrado del clima y de la materia viva (plantas y animales) actuando sobre un material geológico determinado, condicionado por el relieve y durante un período de tiempo».

De manera más resumida el suelo, como parte integrante de la biosfera, es un *subsistema natural, complejo (mineral y orgánico) y dinámico, formado en la zona de contacto de la litosfera, biosfera y atmósfera; y que establece unas estrechas interrelaciones con el elemento biótico (especialmente el elemento vegetal) del medio.*

Como punto fundamental a destacar sería la consideración del suelo como soporte natural para las plantas; dicha justificación se apoya en varias razones:

- Es soporte de la actividad vegetal, quizás ésta sea la razón o motivo más evidente. Las raíces establecen el nexo de unión (alimentación, sujección) entre suelo y plantas.
- Aporta un buen número de elementos nutritivos.
- Satisface la necesidad de agua de las plantas.
- Aporta oxígeno para la respiración de la planta.

5.2. Componentes del suelo

La formación de un suelo resulta de la alteración que influye sobre la roca madre o material de origen, que al descomponerse proporciona la *fracción mineral*, mientras que la vegetación da lugar a la *fracción orgánica*. Este origen mixto del suelo constituye una característica fundamental para entender sus propiedades (a estos dos componentes principales habría que añadir el agua y el aire).

5.2.1. La fracción mineral

Se puede definir esta parte mineral del suelo como el almacén y soporte de las plantas.

Los procesos de alteración de la roca madre son múltiples y variables según los climas, podemos dividirlos en dos grandes apartados: físicos y químicos.

5.2.1.1. Procesos de alteración físicos

Favorecen la acción de los procesos químicos puesto que provocan una trituración en la roca y por tanto, un aumento de la superficie de ataque. Es un tipo de alteración fundamentalmente mecánica que no cambia las características químicas de los minerales.

Son procesos propios de climas fríos y desérticos y originan la llamada *fracción gruesa* del suelo o minerales no alterados de tamaño variable pero siempre superior a 2 micras y químicamente inactivos.

Estos procesos físicos pueden a su vez ser subdivididos en función de las fuerzas (internas o externas) que los promuevan.

- Fuerzas endocinéticas-procesos endogenéticos: el agente que desencadena el proceso se origina dentro de la masa de la roca. Entre otros podemos destacar:

- Alteración por efecto de la descarga: toda roca sometida a una carga reduce su volumen, cuando como consecuencia de los procesos erosivos desaparece la carga se produce una expansión del volumen de la roca resultado de la relajación de su tensión interna: el efecto final es su ruptura a lo largo de una serie de fracturas.
- Alteración provocada por los cambios de temperatura: los cambios de temperatura ocasionan cambios en el volumen de los minerales que a su vez originan tensiones que por su repetición contribuyen a la disgregación de la roca. Esta alteración es fundamentalmente frecuente en aquellos medios naturales en que hay una gran diferencia térmica entre el día y la noche (zonas desérticas).
- Fuerzas exocinéticas-procesos exogenéticos: el agente que desencadena el proceso es una fuerza procedente del exterior:
 - Alteración producida por el agua, especialmente importante en las latitudes o altitudes en que se produce la congelación natural del agua.
 - Alteración producida por los seres vivos. Aquí tenemos que distinguir por una parte el efecto provocado por los vegetales, que a través del crecimiento de sus raíces llegan a fragmentar la roca; y por otra el efecto erosivo provocado por el paso del ganado y la acción humana.

5.2.1.2. Procesos de alteración químicos

En ellos se produce la transformación de las propiedades químicas del mineral. El ataque se efectúa desde la superficie del mineral al interior, es un proceso exogenético.

El principal agente es el agua por su acción solubilizadora que se incrementa cuando lleva algún ácido en disolución y gana en intensidad al aumentar la temperatura (dicha intensidad es máxima en clima ecuatorial).

Da lugar al *complejo de alteración* que constituye la *fracción fina* del suelo, formada por minerales alterados, de dimensiones inferiores a 2 micras. Goza de propiedades particulares debido a sus cargas eléctricas; es biológica y químicamente activa. Dentro de este complejo distinguiremos:

- Los elementos coloidales, partículas muy finas que podemos estructurar en dos grandes tipos de materiales coloidales: las arcillas, silicatos de aluminio hidratados de estructura laminar (materia coloidal inorgánica) y el humus (materia coloidal orgánica). Las moléculas con propiedades coloidales están rodeadas de dos

capas de cargas eléctricas: la primera que corresponde a la carga de la molécula propiamente dicha, la segunda de signo opuesto corresponde a los iones absorbidos. Las partículas de la misma naturaleza se repelen, las fuerzas de repulsión son de origen eléctrico y ello determina su estado en las soluciones del suelo: *estado disperso* al repelerse mutuamente las moléculas de la misma carga, *estado floculado* cuando las cargas están neutralizadas.

Según la naturaleza de las cargas se distinguen en el suelo dos grandes tipos de coloides: los coloides electropositivos o basoides, están cargados positivamente: hidratos de hierro e hidratos de aluminio; los coloides electronegativos o acidoides: son los más abundantes, están cargados negativamente: arcillas y ácidos húmicos.

- Los iones minerales, partículas móviles con una carga eléctrica (negativa = aniones o positiva = cationes) y que se pueden encontrar en solución en el agua del suelo o fijados en los elementos coloidales.

Entre los procesos químicos podemos destacar:

Por disolución o solubilidad directa

Es el proceso más elemental. Su acción es importante en cierto tipo de rocas sedimentarias con un alto contenido en sales (epsomita, halita, carnalita, etc.).

Dentro de este proceso por disolución directa hay que destacar un caso especial: el de los carbonatos. El carbonato cálcico, la calcita (CO_3Ca) es poco soluble en agua, ahora bien bajo la acción de un agua cargada de CO_2 el carbonato cálcico se convierte en bicarbonato ($(\text{CO}_3\text{H})_2\text{Ca}$) que ya es soluble.

La reacción es reversible. Favorecen la carbonatación: aporte de bicarbonato en disolución y eliminación del CO_2 y H_2O . Favorecen la descarbonatación: aporte de H_2O y CO_2 y eliminación de bicarbonato a medida que se va formando para evitar el frenado de la reacción.

Alteración por oxidación-reducción:

Los medios en que puede encontrarse un mineral pueden ser reductores u oxidantes. Serán reductores cuando el oxígeno esté ausente y oxidantes en el caso contrario.

En sentido restringido la oxidación no es más que la simple adición de oxígeno. En sentido amplio es la pérdida de electrones de un elemento; es decir el aumento de su valencia positiva (o disminución del valor absoluto de su valencia negativa). Reducción será lo opuesto.

El paso de un mineral del estado reducido al oxidado se refleja en un aumento del volumen de dicho mineral y en un cambio de su color. Este proceso de alteración químico afecta sobre todo a los óxidos de hierro.

(estado férrico)

Fe^{+++}

— oxidado

— color rojo pardo

— inmóvil o insoluble

(estado ferroso)

Fe^{++}

— reducido

— color gris verdoso

— móvil o soluble

Importantes agentes reguladores de este proceso son el oxígeno (favorece la oxidación) y la materia orgánica (favorece la reducción porque tiende a consumir oxígeno).

En algunos suelos hay procesos alternantes de reducción y oxidación, a consecuencia, respectivamente, de períodos de encharcamiento (el agua desplaza el aire de los poros) y períodos de sequía (el aire vuelve a entrar en los poros, al menos en los de mayor dimensión o macroporos). Como consecuencia de estas alternancias de reducción y oxidación tales suelos presentan un color jaspeado o a manchas, son los tipos conocidos como suelos gley y pseudogley.

Alteración por hidratación:

Se denomina hidratación al proceso de absorción de agua por un compuesto mineral. Afecta a rocas sedimentarias de alto contenido en sales. En ocasiones se reduce a ser meramente un proceso físico consistente en intercalar moléculas de agua entre las del mineral. En otros casos la acción es más intensa y las moléculas de agua entran a formar parte de la molécula mineral originando un cambio en la naturaleza del mineral que lleva consigo un aumento de volumen y coloración. Ejemplo: la anhidrita (SO_4Ca) pasa a yeso ($\text{SO}_4\text{Ca}_2\text{H}_2\text{O}$).

La hidratación a menudo es un proceso secundario de alteración subsiguiente a la hidrólisis.

Alteración por hidrólisis:

Este proceso ataca fundamentalmente a los silicatos.

En la hidrólisis (acción química ejercida por los iones H^+ u O^- contenidos en el agua) se produce la sustitución en la red estructural de los silicatos de un catión (Na, K ...) por un ion de igual carga pero de un tamaño menor (H^+). Al provocarse este cambio se produce una deformación de la malla estructural del silicato que puede llevar a la pérdida de otros cationes más grandes como pueden ser Ca o Mg.

Debido a que los diferentes tipos de silicatos tienen distinta organización estructural el curso de la hidrólisis no sigue el mismo camino para todos; como quiera, el proceso se inicia siempre por esta sustitución de cationes alcalinos por hidrógeno.

La más conocida es la hidrólisis en los feldespatos. Se produce una sustitución de iones sodio o potasio por iones hidrógenos con una pérdida posterior de aluminio y sílice sin formar una estructura cristalina. Al final de este proceso nos podemos encontrar con la *formación de arcillas* de alteración o de neoformación.

La eficacia del proceso viene determinada por:

- La temperatura.
- La mayor o menor extensión de la superficie de ataque, cuanto más pequeño sea el grano más grande es la superficie de ataque.
- PH extremos, ácido o básico. Cuando el pH es intermedio el proceso es menos eficaz.
- El volumen y la velocidad del paso del agua a través de las rocas lo que determina la salida de los componentes que se van liberando.

Podemos diferenciar dos tipos de alteración:

- Alteración geoquímica que produce la liberación total de los constituyentes del mineral: sílice, bases, etc.: *hidrólisis total*. Es característica de los climas tropicales, afecta los horizontes minerales y profundos del perfil y produce una neoformación de arcillas y una fuerte cristalización de los oxihidróxidos liberados.
- Alteración bioquímica que conserva, en mayor o menor proporción, las estructuras cristalinas iniciales, es una hidrólisis incompleta: *hidrólisis neutra* o neutrolisis, *acidólisis* y *complexólisis*. Es característica de climas templados, está estrechamente ligada a la acción de la materia orgánica; afecta principalmente a los suelos jóvenes, poco profundos y los procesos que se originan son fundamentalmente de transformación.

Los productos resultantes de la alteración pueden ser estructurados en tres grupos:

- Cationes solubles que o bien son retenidos por el complejo absorbente o son eliminados por lixiviación.
- Cationes menos solubles que evolucionan hacia una forma amorfa y/o cristalina (oxihidróxidos de hierro y de aluminio).
- Elementos microcristalinos con estructura en estratos: arcillas.

5.2.2. Génesis del complejo de alteración

El complejo de alteración puede definirse como el conjunto de minerales secundarios resultantes de la alteración de los minerales primarios. Se mide mediante el *índice de alteración* que permite establecer la relación entre la proporción de minerales secundarios que constituyen el complejo de alteración y el conjunto de los minerales (primarios y secundarios) que existen en el suelo. El índice de alteración bruto de un horizonte se expresa, en %, por el cociente: Aluminio (Al) del complejo de alteración/Aluminio (Al) total o Hierro (Fe) del complejo/ Hierro (Fe) total.

El índice será tanto más elevado cuanto más evolucionado sea el suelo.

Dos elementos fundamentales del complejo son los oxihidróxidos y la arcillas.

- Los *oxihidróxidos* (de hierro y de aluminio principalmente) son cationes pesados liberados en los procesos de alteración en forma soluble que evolucionan más o menos rápidamente hacia formas insolubles lo que limita su pérdida por lavado; estos compuestos se asocian a los demás elementos del complejo, fundamentalmente las arcillas.
- Las *arcillas* (fracción generalmente estable del complejo de alteración) son silicatos de aluminio más o menos hidratados, microcristalinos con estructura en «estratos» o «láminas» que gozan de propiedades particulares: al ser un elemento coloidal y electronegativo retiene cationes de cambio y junto con la materia orgánica desempeña un papel fundamental en la formación de agregados; algunas arcillas tienen la capacidad (arcillas expandibles o hinchables) de absorber agua entre los estratos lo que provoca variaciones en el volumen del suelo durante los períodos secos y húmedos.

Estas propiedades dependen de la estructura de los estratos que pueden ajustarse a dos modelos fundamentales. El tipo más sencillo corresponde a la caolinita que consta de dos capas una de sílice, capa tetraédrica, y otra de alumina, capa octaédrica. Son las arcillas llamadas 1/1 o monosialíticas. Illitas y montmorillonitas constan de tres capas, dos de sílice y en medio una de alumina. Son las arcillas 2/1 o bisialíticas. Las cloritas finalmente constan de cuatro capas por adición de una capa octaédrica suplementaria. Las sustituciones de átomos de silicio por aluminio en la capa tetraédrica o de aluminio por magnesio o hierro en la octaédrica influye en el espaciado de los estratos y sus cargas electronegativas y por ello en su capacidad de cambio y de

retención de agua. Por ello suelen distinguirse tres grupos fundamentales de arcillas:

- *Caolinita*: arcilla 1/1 o monosialítica, con espaciado pequeño y constante, cargas electronegativas muy escasas y por tanto baja capacidad de cambio y de retención de agua.
- *Illitas y vermiculitas*: también llamadas arcillas micáceas, son de tipo 2/1, con espaciado de los estratos algo mayor, o bien constante, illitas, bien variable, vermiculitas. Estas últimas tienen mayor poder de retención de agua y por tanto de expansión-contracción y también de cambio.
- *Esmectitas y Montmorillonitas*: son también bisialíticas con gran capacidad de cambio y absorción de agua por la fuerte separación y espaciado variable de los estratos.

La formación de arcillas se produce a partir de la alteración de los minerales por hidrólisis. Podemos distinguir en función del tipo de alteración: las *arcillas neoformadas* constituidas a partir de los minerales liberados en el proceso de hidrólisis total que caracterizan a los climas cálidos y las *arcillas de transformación* en clima templado procedentes de una alteración bioquímica.

En el caso de las primeras la influencia del medio determina tipos distintos de arcillas: montmorillonita, caolinita o gibbsita que reflejan una creciente disminución del contenido en sílice y una evolución desde climas más húmedos a más secos. (Figura 16.)

En las arcillas de transformación la acidez y la presencia de ácidos orgánicos e inorgánicos así como su naturaleza condicionan el grado y la naturaleza de las transformaciones: en la hidrólisis neutra generada en medio no ácido y ricos en bases se produce por ejemplo la transformación de las illitas en montmorillonitas; en la acidólisis, en medios con humus activo, se transforman las illitas en vermiculitas abiertas; finalmente en la complexólisis, característica de medios muy ácidos con débil actividad biológica (forma de alteración característica de los suelos podzoles), provocan una progresiva degradación de la estructura inicial de las arcillas liberalizando sus constituyentes; el grado de resistencia frente a esta alteración es variable en función del tipo de arcilla.

5.2.3. La fracción orgánica

5.2.3.1. Humificación

En general la fuente esencial de la materia orgánica del suelo está constituida por restos o despojos animales y vegetales (despojos animales tales como cadáveres, excrementos, etc.; y despojos o residuos

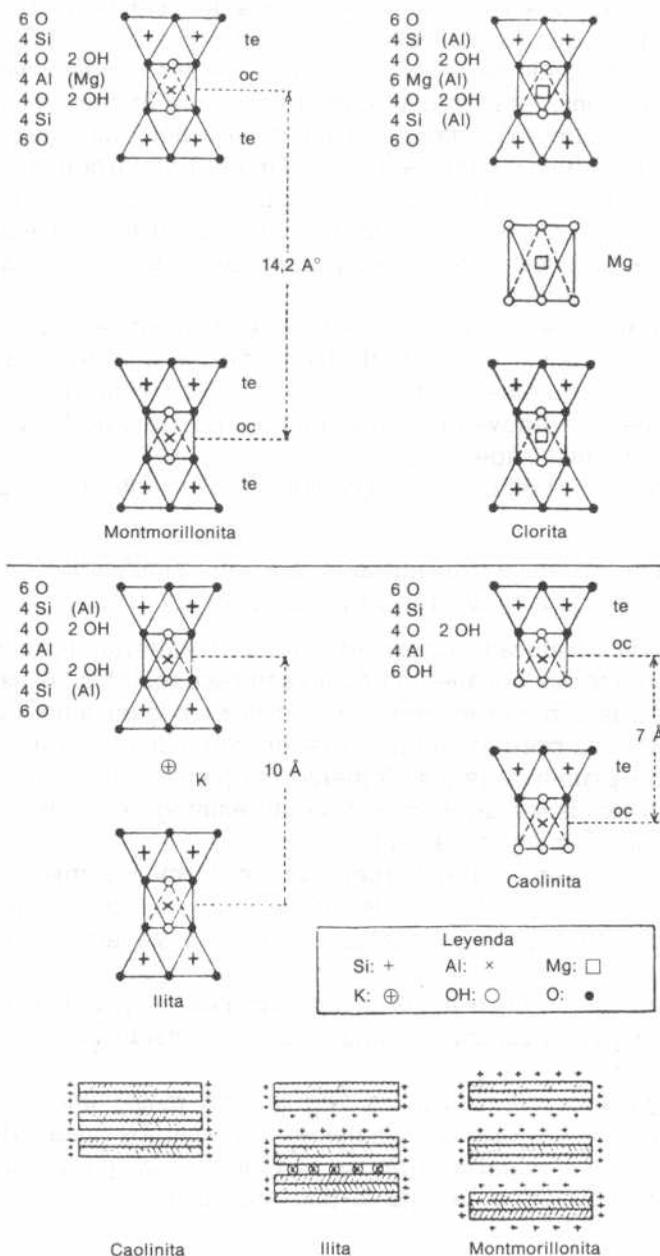


Figura 16. Tipos fundamentales de arcillas y disposición de los cationes de cambio y no cambiables para tres tipos de arcillas según Scheffer-Schachtschabel. Tomado de PH. Duclaufour, 1975.

vegetales como hojas y ramas caídas, raíces desprendidas del resto del sistema radical que se conserva vivo, etc.). Las materias de origen vegetal constituyen la parte más importante de los restos orgánicos; los animales son considerados corrientemente como fuentes secundarias.

Cuando hablamos de materia orgánica del suelo, hay que incluir no sólo estos materiales mencionados sino también sus productos de transformación. Por el contrario no se incluyen las raíces vivas, ni tampoco los microorganismos vivos, cuya actuación determina la elaboración biológica de esos restos vegetales y animales hasta originar la denominada materia orgánica.

Este material (residuos animales y vegetales) está en un activo estado de desintegración y sujeto al ataque de los microorganismos del suelo; por consiguiente, es más bien un constituyente transitorio del suelo y debe ser renovado constantemente por la adición de los residuos de las plantas superiores.

La presencia de dicha materia orgánica en el suelo puede presentar dos formas:

- Materia orgánica transformada, o forma humificada.
- Materia orgánica no transformada, o forma bruta.

La materia orgánica transformada (humus o materia orgánica humificada) se caracteriza porque en ella no son reconocibles las estructuras de origen orgánico, por el contrario la materia orgánica no transformada se caracteriza porque en ella es reconocible la estructura orgánica, la estructura primitiva de los elementos orgánicos vivos en su día.

Los agentes desencadenadores de la desintegración de estos componentes son los microorganismos.

En el suelo viven un gran número de organismos, animales (macroanimales: caracoles, lombrices de tierra, topos, arácnidos, etc.; y microanimales: nemátodos, protozoos, rotíferos) y vegetales (algas, hongos, bacterias, etc.)

En lo que se refiere a los macroanimales su principal actividad radica en la pulverización y granulación de considerables cantidades de tierra.

Los organismos de naturaleza vegetal son más numerosos y más importantes que las formas animales en los estadios finales de la descomposición de la materia orgánica. Si bien no hay que olvidar que la digestión inicial es debida a las formas animales.

5.2.3.2. Transformación de la materia orgánica

Los microorganismos del suelo realizan un doble trabajo: degradación y síntesis.

El trabajo de degradación consiste en la descomposición de las células animales y vegetales, y al mismo tiempo liberación de una serie de elementos minerales solubles y gaseosos: anhídrido carbónico, amoníaco, fosfato, nitratos, etc. Sería el proceso de mineralización consistente en una serie de reacciones fundamentalmente de oxidación en las cuales se liberan nutrientes para las plantas. En él se pueden distinguir dos etapas:

- Producción de NH_3 (amonificación).
- Oxidación de este NH_3 a ácido nitroso y finalmente nítrico (nitrificación).

Estas dos fases de la mineralización son debidas fundamentalmente a las bacterias.

La humificación se realiza a la par que la mineralización; es un proceso por el cual las sustancias orgánicas procedentes de la mineralización se combinan entre sí y originan estructuras de carácter orgánico y de color oscuro o pardo: los compuestos húmicos. Esta materia orgánica humificada es la que confiere el color oscuro a los horizontes superiores del suelo. Es el trabajo de síntesis llevado a cabo por los microorganismos: elaborando sustancias químicas complejas a partir de los minerales que han liberado en el proceso de degradación.

Los organismos que contribuyen a la humificación son más numerosos y variados que los que actúan en la mineralización, los hongos juegan un papel importante y, salvo si las condiciones de temperatura, de aireación o de acidez son verdaderamente extremas, existen siempre gérmenes capaces de desarrollarse y de hacer evolucionar más o menos rápidamente la materia fresca aportada al suelo.

Mineralización y humificación son, pues, el resultado de tres procesos simultáneos:

- Un conjunto de reacciones químicas interiores que originan transformaciones de color en los restos orgánicos, este proceso es el responsable del cambio de color de las hojas.
- Un proceso derivado de la acción de los organismos superiores del suelo (lombrices, etc.) que trituran estos restos orgánicos, los digieren y los incorporan íntimamente a la fracción mineral.
- Un proceso derivado de la acción de los microorganismos del suelo, hongos y bacterias que toman estos restos como materia energética en su alimentación y que son los responsables últimos de esa mineralización y humificación.

En los procesos de mineralización los primeros que se oxidan son los azúcares por la acción de las bacterias, la celulosa es más difícil de ser digerida por los microorganismos y es atacada, fundamentalmente,

por los hongos. Por último, la lignina es muy difícil de transformar, por tanto los compuestos húmicos tienen una elevada proporción de lignina.

Este proceso explica el que los residuos vegetales de las distintas plantas se transformen con diferente velocidad: los restos vegetales de las gramíneas y leguminosas se humifican muy rápidamente porque en su composición entra a formar parte elevadas cantidades de azúcares. Por el contrario, los restos vegetales de las coníferas tardan largo tiempo en humificarse porque están constituidas en elevada proporción por lignina.

En la humificación se produce la formación de moléculas orgánicas complejas, con frecuencia insolubles: los compuestos húmicos. Los principales compuestos húmicos son la humina, los ácidos fúlvicos y los húmicos.

Los ácidos fúlvicos presentan un color amarillento o marrón claro; son muy móviles y serán puestos en movimiento rápidamente por las aguas de percolación.

Los ácidos húmicos, de color negruzco o pardo oscuro, no son muy móviles. Presentan una característica favorable para el equilibrio del suelo ya que se unen fuertemente con otros cuerpos como arcillas, hierro o aluminio, de forma que originan complejos estables. Dentro de él se pueden distinguir ácidos húmicos de color pardo o pardo rojizo, gris, etc.

La humina constituye una fracción importante e incluso a veces mayoritaria de los compuestos húmicos. Es mal conocida porque resulta difícil separarla de la materia orgánica fresca.

La cantidad global de «compuestos húmicos» que contiene el suelo caracteriza su grado y tipo de humificación. La cantidad de humus del suelo será tanto más elevada cuanto más abundante y más rápida es su formación y cuanto más eficazmente resista a la descomposición microbiana.

5.2.3.3. Principales tipos de humus

Podemos distinguir dos grandes categorías de humus según se formen en medio aireado (aerobiosis) o mal aireado (anaerobiosis).

— En medios aireados:

- Mor, característico de condiciones climáticas frías y medios francamente ácidos con vegetación acidófila. Presenta una alta proporción de ácidos fúlvicos y húmicos, que tienen una intensa actividad desintegradora para todos los silicatos. Las características esenciales son: acidez, escaso contenido de nitrógeno, los microorganismos son fundamentalmente hongos.

- Moder, característico de latitudes bajas, con temperatura media alta y vegetación intermedia (entre acidófila y basófila). Se caracteriza por: ser prácticamente neutro, mayor contenido de nitrógeno, los microorganismos presentes suelen ser bacterias y hongos.

- Mull, característico de vegetación no acidófila, temperatura elevada y humedad media, condiciones climáticas que favorecen la actividad de los microorganismos. Presenta: basicidad, alto contenido en nitrógeno, los microorganismos más abundantes son bacterias.

— En medios mal aireados (estos medios se caracterizan por la ausencia de microorganismos, al menos de microorganismos capaces de atacar la materia orgánica y de descomponerla. Esta no evoluciona y se acumula):

- Anmor, desarrollados en medios encharcados estacionalmente.
- Turbas, desarrollados en medios que permanecen prácticamente encharcados todo el año.

La convergencia por una parte de la alteración de la roca madre y por otra el aporte de materia orgánica origina el denominado *complejo organo-mineral*. Su formación y su evolución son el resultado de la acción de los organismos vivientes sobre la materia mineral a través de la creación de estrechas uniones físico-químicas entre compuestos orgánicos y minerales del perfil.

Estos complejos organo-minerales son esenciales en el suelo. Pueden ser solubles o insolubles y en este sentido podemos diferenciar: suelos biológicamente activos, con humus mull, caracterizados por una marcada dominancia de los compuestos organominerales insolubles, y suelos poco activos, con humus de tipo moder o mor, en los cuales predominan los complejos seudsolubles más móviles.

Los compuestos húmicos, las arcillas (y también algunos cationes que juegan un papel particular como ligazón o cadena de unión química) constituyen un complejo insoluble, casi siempre en estado floculado en el suelo y concentrado en agregados más o menos gruesos, que a menudo se ha descrito con el nombre de «complejo húmicoarcilloso».

Los complejos húmicos (ácidos húmicos y huminas) ofrecen numerosas posibilidades de ligazones químicas electronegativas, lo mismo que las arcillas caracterizadas también por sus cargas negativas: se comprende pues el papel fundamental que han de jugar en la formación del complejo humicoarcilloso los cationes de ligazón con cargas positivas. Los más importantes son los cationes bivalentes Ca^{++} y Mg^{++} , y trivalentes Al^{+++} y Fe^{+++} ; este papel esencial de puente que desempeñan

los cationes no excluye la presencia de estos mismos cationes, en contacto con las hojas de arcilla o en posición interfoliar, o englobados en la misma masa de las moléculas más o menos esféricas de los compuestos húmicos.

Así estos cationes bivalentes (Ca^{++} y Mg^{++}) o trivalentes (Al^{+++} y Fe^{+++}) desempeñan un papel esencial en el mantenimiento de la solidez y la cohesión del complejo, ejerciendo su acción de diferentes formas:

- Actúan como «floculantes» cuando existen en forma iónica en disolución.
- Son englobados por la molécula húmica al estado «complejado».
- Sirven de «enlace» más o menos sólido entre la parte orgánica y la parte mineral, ya que forman una película en la periferia de las moléculas de arcilla, pero al mismo tiempo están también ligados a las moléculas orgánicas lo que asegura un enlace eficaz.
- Ocupan a veces una posición interlaminar en las arcillas, favoreciendo también en esta forma la cohesión del complejo.

Los complejos así formados ofrecen frente a los agentes dispersantes destructores de la estructura (por ejemplo, lluvias violentas) una estabilidad, muy variable, según la naturaleza de las moléculas orgánicas, de los cationes de enlace, y, por último, de las arcillas que lo constituyen.

5.3. Propiedades del suelo

Antes de entrar a analizar las características físicas o químicas del suelo, señalemos como característica general del mismo su «anisotropía». Los suelos son conjuntos anisótropos (porque las propiedades de un suelo a un metro de profundidad son distintas a las de la zona más inferior). Presentan una anisotropía en el sentido vertical, con lo que se forman los horizontes.

Es decir la formación y evolución del suelo por influencia de los diversos factores ecológicos conduce a una diferenciación de estratos sucesivos de textura, de estructura y de color diferente, llamados horizontes; el conjunto de horizontes se denomina perfil edáfico.

Por ello en cierto modo más que de propiedades de suelos habría que hablar de propiedades de los horizontes.

5.3.1. Caracteres y propiedades físicos

Entre estos podemos destacar los siguientes:

5.3.1.1. Textura

Los componentes minerales del suelo se presentan en partículas de distintos tamaños cuyos porcentajes determinan la composición granulométrica o textura del suelo.

Un suelo bueno desde el punto de vista de su fertilidad se compone de unas cantidades equilibradas de arena, arcilla y limo. Se llama textura de un suelo a la proporción en que se encuentran estas partículas en él.

Del estudio de la textura se deducen algunas propiedades físicas y químicas del suelo:

— Físicas:

- permeabilidad;
- facilidad para retener el agua.

— Químicas:

- capacidad de intercambio catiónico en función del contenido en arcillas.

El análisis granulométrico consiste en clasificar las partículas minerales según su diámetro, y en determinar el porcentaje que corresponden a cada una de las siguientes categorías:

- fracción gruesa: $\varnothing >$ de 2 mm.
- tierra fina: $\varnothing <$ de 2 mm

Los tamaños de esta tierra fina varían según la escala que se use. Las dos escalas más utilizadas son:

U.S.A. (Dep. Agricultura U.S.A., 1904)

- arenas gruesas: $2 \text{ mm} > \varnothing > 0,2 \text{ mm}$
- arenas finas: $0,2 \text{ mm} > \varnothing > 0,05 \text{ mm}$
- limos $0,05 \text{ mm} > \varnothing > 0,002 \text{ mm}$
- arcillas: $\varnothing < 0,002 \text{ mm}$

I.S.S.S. (Sistema de la Sociedad Internacional de la Ciencia del suelo)

- arenas gruesas: $2 \text{ mm} > \varnothing > 0,2 \text{ mm}$
- arenas finas $0,2 \text{ mm} > \varnothing > 0,02 \text{ mm}$
- limos $0,02 \text{ mm} > \varnothing > 0,002 \text{ mm}$
- arcillas: $\varnothing < 0,002 \text{ mm}$

La textura se determina en el laboratorio por diversos procedimientos entre los que podemos mencionar como más utilizados el de Bouyoucos y el de la pipeta de Robinson.

Gráficamente la textura se representa mediante los denominados Diagramas Texturales: son diagramas en forma de triángulos equiláteros sobre cada uno de cuyos lados están representados la arena, el limo y la arcilla; en cada vértice tenemos el 100% del contenido de cada uno de los elementos y en el lado opuesto el contenido 1%.

El triángulo textural se divide en entornos o recintos y todos los puntos que caen dentro de ellos tienen propiedades físicas y químicas parecidas. Por tanto estos triángulos texturales sirven para determinar la clase textural, basta con tener dos de las fracciones texturales para poder situar la textura de un horizonte en ese diagrama. (Figura 17.)

Ejemplo: 50% limo, 10% arcilla = 40% arena
30% arcilla, 60% arena = 10% limo

La clasificación USDA nos da 12 clases texturales mientras que la ISSS da 11. El nombre de la clase textural viene dado por las fracciones que se encuentran en mayor proporción. Si dominan varias entonces se da el nombre del componente de mayor cantidad. Si están más o menos equilibrados tendremos lo que se llama suelos francos.

Para que un suelo se considere arenoso tiene que tener un 90% de arenas y para que se considere arcilloso es suficiente un 40% ya que la arcilla es más activa. Limoso cuando tiene más del 85% de limo. Si el suelo tiene menos del 25% de arcilla y proporciones casi iguales de limo y arena, se dice que su textura es franca, la mejor para los cultivos.

5.3.1.2. Estructura

Es la agrupación u ordenación de las partículas dispersas de un horizonte en agregados.

La estructura modifica las propiedades que la textura confería al suelo: permeabilidad, drenaje, etc. Define zonas de drenaje en las zonas de contacto de los bloques y también determina la penetración de las raíces de las plantas y el lavado de los suelos. Generalmente la existencia de ordenación estructural está en relación con la presencia de arcillas, por las propiedades aglutinantes que tienen. Si el suelo es rico en arena y limo no existe una ordenación estructural.

La estructura determina la distribución en el espacio de la materia sólida y de los espacios vacíos o poros. En función de esta distribución se establecen propiedades físicas fundamentales como son la aireación, la retención de agua, etc.

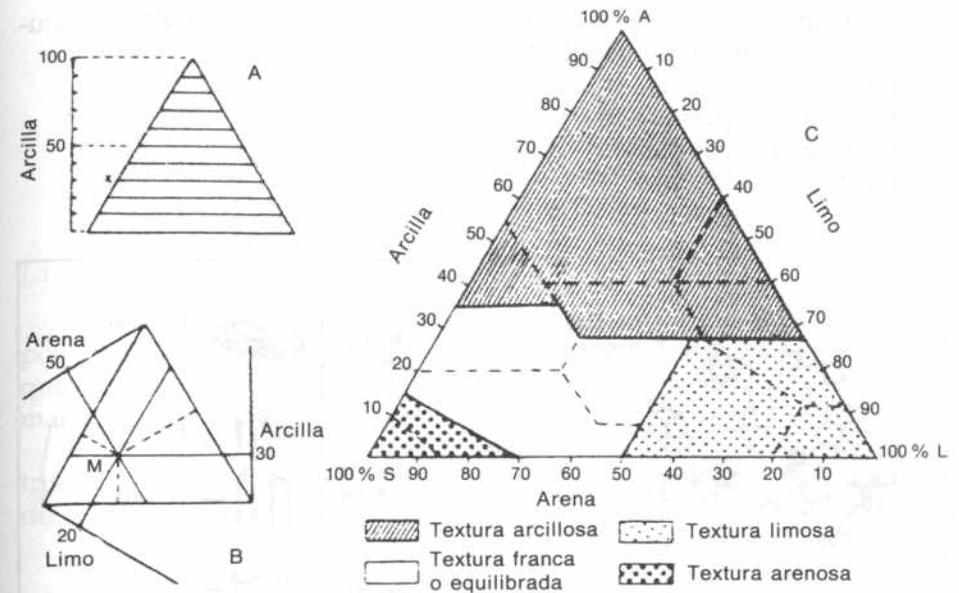


Figura 17. Representación de la textura del suelo mediante el diagrama textural (P. Ozenda, 1982). A: La proporción de arcilla se representa por la distancia a la base del triángulo. Ejemplo = 30% de arcilla. B: Representación de los tres constituyentes del suelo: arcilla, arena y limo. Ejemplo = 30% de arcilla, 50% de arena y 20% de limo, que corresponde al punto M. C: Representación de los principales tipos de textura.

El estudio de la estructura se hace atendiendo a la forma de los agregados. Se pueden distinguir:

Horizontes con estructura particular (o sin estructura) que a su vez se dividen en:

- Con estructura granular simple, tipo arenoso.
- Con estructura maciza o masiva, se da en los horizontes en los que hay elementos finos, limo y limo-arcillosos. Estas partículas no se ordenan para formar unidades mayores. Es común a los suelos franco-arenosos, arenosos francos y franco limosos. El suelo forma una masa adherida y compacta por las pequeñas cantidades de arcilla pero no existen líneas de separación definitiva.

Horizontes con estructura definida que pueden ser:

- Estructura granular compacta, sin poros, o grumosa, con poros internos. Las partículas que se forman tienen forma esferoidal, de

un tamaño de 1 o 2 cm, pero no se componen de una sola partícula, como sería el caso de la arena.

- Estructura cúbica.
- Estructura prismática.
- Estructura columnar.
- Estructura laminar.

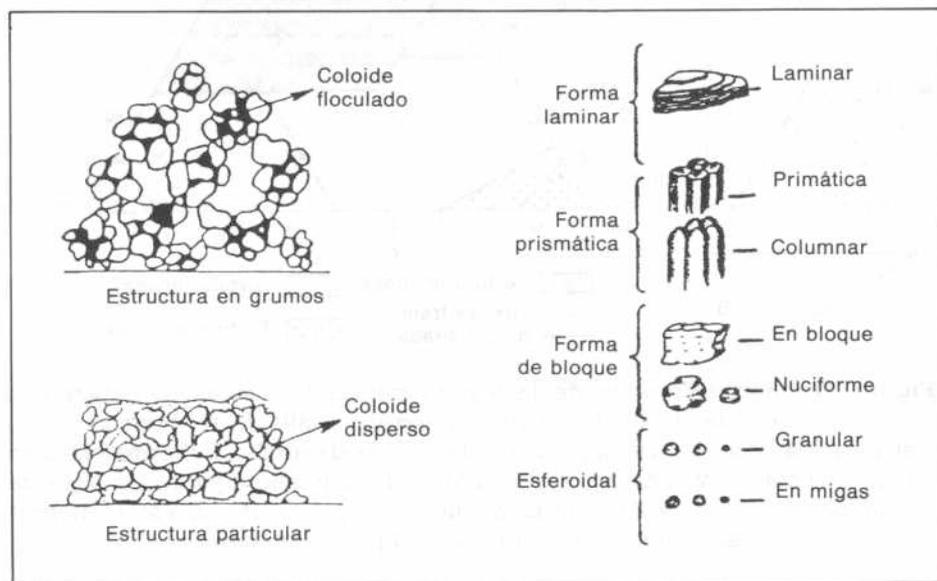


Figura 18. Diversos tipos de estructura. (PH. Duchaufour, 1975.)

Factores que determinan la formación de estos agregados:

Los mecanismos de la formación de la estructura son muy complicados y a veces oscuros.

Aunque no hay seguridad en el exacto mecanismo sobre la formación de los agregados, se conocen factores específicos que influyen en su génesis:

- Cualquier acción que intercambie de un sitio a otro las partículas y produzca contactos que de otro modo no ocurrirían favorecen la granulación: el humedecimiento y secado, las heladas y el deshielo, el laboreo.
- Las raíces de las plantas promueven la granulación, tanto por la degradación de la materia orgánica distribuida como por la acción erosiva de sus ramificaciones, las raíces penetrando a través

del suelo abren canales y grietas. La materia orgánica se puede considerar como uno de los mayores agentes en la producción de agregados.

- La presencia de arcilla, de óxidos de hierro o de aluminio, y de calcio, es decir la existencia como efecto favorable de cationes absorbidos. En estado floculado las moléculas se unen y constituyen «cementos» que sueldan las partículas más gruesas.

La estabilidad de los agregados:

Algunos agregados sucumben prontamente por la caída de lluvia y por la rudeza y golpeo de la labranza y arreglo del terreno; mientras que otros, por el contrario, resisten la disgregación, favoreciendo así el mantenimiento de la estructura.

A este respecto podemos diferenciar entre aquellos suelos con estructura estable o con estructura inestable. Favorecerán la estabilidad de la estructura:

- Una granulometría equilibrada, es decir suelos de tipo franco o franco arcilloso.
- Una actividad biológica alta.
- Abundante contenidos de cationes, fundamentalmente cationes bivalentes o trivalentes que tienen una acción floculante mayor que los monovalentes.
- Alto contenido en materia orgánica.

De forma muy genérica y simplificada y como conclusión de este punto diríamos que para que un suelo tenga buena estructura es necesario que tenga: cierto contenido en arcillas, ácidos húmicos y cationes bivalentes o trivalentes.

5.3.1.3. La aireación

El conjunto del volumen de los poros constituye la *porosidad total* que se divide en *porosidad no capilar* o macroporosidad correspondiente a los poros gruesos ($\varnothing > 10\mu$) ocupados por aire y *porosidad capilar* o microporosidad que engloba los poros medios (10μ a $0,2\mu$) que retienen el agua absorbible por las raíces y los poros finos ($\varnothing < 0,2\mu$) el agua no absorbible.

La porosidad es la mejor expresión del estado de la estructura en un momento dado facilitando información sobre la respiración y alimentación hídrica de las raíces.

5.3.1.4. *La atmósfera de los suelos y el potencial de óxido-reducción (Eh)*

Dos son los gases que juegan un papel fundamental en los intercambios que se producen en el suelo: el oxígeno, vital para la respiración de las raíces y los organismos del suelo, y las reacciones de oxidación; y el dióxido de carbono (CO_2) producto de la actividad respiratoria.

Estos gases pueden existir en estado libre, formando parte de la atmósfera del suelo, o en estado disuelto en la solución del suelo, generándose una situación de equilibrio entre atmósfera terrestre, atmósfera del suelo y solución del suelo. Esta situación de equilibrio funciona mientras existe una estructura favorable y una fuerte porosidad, si el equilibrio se rompe por degradación de la estructura o saturación de los poros se ve afectada la respiración de las raíces o de los organismos del suelo.

Cuando el oxígeno tiende a desaparecer o desciende por debajo de un límite crítico adquiere una gran importancia la medida del potencial de óxido-reducción (Eh) del suelo que informa sobre su estado.

Las reacciones de oxidación y de reducción expresan intercambios de electrones: una oxidación es una adición de oxígeno o una liberación de electrones, y una reducción es una pérdida de oxígeno o una incorporación de electrones. El potencial Eh, según Duchaufour (1987) «es la expresión, en milivoltios, del potencial eléctrico que resulta del transporte de electrones entre un dador u un aceptor de electrones». Sus valores oscilan entre suelos con reacciones de oxidación activas (Eh = 450 a 800 mV); suelos con oxígeno gaseoso o disuelto por debajo de un nivel crítico (Eh = 450 mV a 0 mV) y medios francamente reductores (Eh negativo = 0 a -300 mV). En general puede afirmarse que la acidez refuerza la acción del Ef, favoreciendo los fenómenos de reducción.

5.3.1.5. *La temperatura*

Las variaciones de temperatura del suelo constituyen, juntamente con las variaciones del grado de humedad, un elemento esencial del microclima del suelo; ambas ejercen una acción importante, por una parte sobre el comportamiento de las plantas y por otra sobre la edafogénesis (propiedades de los suelos). El aumento de la temperatura del suelo va seguido de un efecto estimulante del humus y de los fenómenos de alteración, a condición de que no vaya acompañada de una desecación excesiva del suelo; en caso inverso ejerce por el contrario un papel de frenado.

La fuente energética del suelo es la radiación solar aunque no toda

la energía que absorbe el suelo se emplea en elevar su temperatura sino que también se utiliza en calentar el aire en contacto con el suelo o en la evaporación del agua.

La temperatura del suelo depende también de su color (los colores oscuros absorben más energía) y de su estado de humedad (los suelos húmedos se calientan menos rápidamente).

5.3.1.6. *El color*

Su estudio es importante ya que no sólo nos indicará ciertas propiedades físicas y químicas del suelo (contenido en materia orgánica, condiciones de drenaje y aireación, composición mineral) sino que también a través de las diferencias de color entre cada horizonte pueden establecerse los límites de los mismos.

Hasta hace unos años la determinación del color de los horizontes era muy subjetiva y poco precisa. Actualmente el color se determina por medio de las Tablas de Munsell.

Dichas tablas consisten en una serie de hojas en las que encontramos tres variables: el matiz, el brillo y la intensidad (Hue = matiz; value = pureza o brillo y chroma = intensidad del color).

El matiz es el color espectral dominante, en relación por consiguiente con la longitud de onda de la luz. Se expresa por claves numéricas y alfabéticas que nos indican la composición de ese color. Las letras son Y = amarillo y R = rojo; y los números dan la posición dentro del color y van del 0 al 10, dentro de la variación de cada letra, el matiz se vuelve más amarillo y menos rojo conforme aumenta el número.

En cada hoja de la tabla hay una clave donde nos indica el matiz y en un sistema de coordenadas el brillo y la intensidad (el brillo se pone en ordenadas y la intensidad en abscisas).

El brillo nos indica la cantidad de negro que tiene ese matiz, se representan con cifras desde el 1,7 al 8, a medida que aumenta el número disminuye la cantidad de negro.

En abscisas se indica la intensidad del color dentro de un color determinado, se expresa en números del 1 al 8.

La combinación brillo-intensidad se indica en una fracción en donde el brillo es el numerador.

Estos ejes de coordenadas dan lugar a 49 puntos que representan 49 colores. El color de un suelo se determina por comparación con los colores de esas tablas. Se pone siempre primero el matiz, luego el brillo y por último la intensidad.

Ejemplo: 5YR 6/4

presenta una coloración beige ligeramente rojiza que se puede analizar así:

matiz 5YR: tinta o apariencia de base anaranjada compuesta tanto de rojo como de amarillo

brillo 6: componente gris bastante claro (el brillo 4 es gris oscuro, el 5 neutro, el 7 muy claro y el 8 blanco rosado)

intensidad 4: se pasa del marrón al naranja

El color varía según tomemos la muestra en húmedo o en seco, es decir según el estado de humedad del suelo, por tanto conviene tomar muestras de ambas formas. Normalmente un horizonte húmedo da un color con una unidad de brillo menor que en seco. Por tanto siempre que determinemos un color debemos especificar si se determina en seco o en húmedo. Si el horizonte presenta un cierto grado de humedad lo más cómodo es aumentar esa humedad, echar más agua para estar seguro de que está mojado.

Cuando el color está contenido entre dos manchas verticales de una misma hoja, se expresa el brillo con cifras medias. Ejemplo: 10 R 3,5/3. De igual modo si está contenido entre dos manchas de la línea horizontal, ejemplo 10 R 4/3,5.

El color no sólo depende de la humedad, depende también de la composición mineralógica y del contenido en materia orgánica. Los suelos derivados de rocas ricas en materiales oscuros van a dar brillos menores que sobre rocas claras. También influye el contenido en materia orgánica, de tal forma que los suelos pobres en materia orgánica dan brillos altos, es decir poco negros. Influye asimismo el contenido en óxidos de hierro, y también el estado de oxidación de los mismos; el hierro es el componente del suelo que tiene más influencia en su color, se combina con el oxígeno o el agua que existe en la tierra y le da diferentes colores. Como la presencia de oxígeno en un suelo indica la de aire, cuando aparezcan colores conocidos de compuestos de hierro con oxígeno, nos está indicando una buena aireación; esto ocurre con los colores rojos. Sin embargo, cuando aparecen tonos grises-verdosos (hierro en estado reducido) señalan un exceso de agua durante el tiempo necesario para producir compuestos de hierro con esos colores, lo que coincide con estados del suelo nocivos para la vida de las raíces.

La presencia de materia orgánica en el suelo ocasiona una mezcla de color y no se aprecia en conjunto el que correspondería a la parte mineral; aparecen entonces colores de tonos marrones, más oscuros cuanto más cantidad de materia orgánica exista.

Otro componente, muy normal en la parte de los suelos españoles es la caliza. Influye sobre el color del suelo de forma opuesta a como lo hace la materia orgánica: en vez de oscurecer los colores, los aclara. Cuando está presente la caliza en un suelo, los colores serán grisáceos claros o incluso blanquecinos.

Esta característica edáfica, del color va a ser de forma indirecta reflejo de la fertilidad de un suelo, por ejemplo los suelos oscuros indican una riqueza en materia orgánica, los suelos pardos o rojos serán reflejo de la existencia de un buen drenaje, etc.

5.3.1.7. La humedad del suelo

El agua sea cual fuere su origen (lluvia, riego, etc.), se introduce en el suelo rellenando los huecos o espacios vacíos que las partículas dejan entre sí: microporos.

El agua en el suelo puede encontrarse de las siguientes formas:

- Agua higroscópica, absorbida por las partículas minerales a expensas de la humedad atmosférica. Este agua no es absorbible por las raíces, forma una película muy delgada alrededor de cada partícula y no se mueve.
- Agua capilar no absorbible, ocupa los poros más finos del suelo, se mueve pero con dificultad, aún es retenida demasiado energéticamente para que las plantas la puedan absorber.
- Agua capilar absorbible, ocupa los poros de tamaño intermedio, es el agua que absorben las raíces, se mueve por difusión capilar.
- Agua de gravitación, es el agua que llena temporalmente (después de un período de lluvias) los poros más grandes del suelo (macroporos, generalmente ocupados por el aire). Obedece en su movimiento a las leyes de la gravedad y fluye tanto más rápidamente cuanto mayor es el volumen de los poros gruesos.

En función del agua que contiene, el suelo puede clasificarse:

- En estado saturado, cuando los macroporos están llenos de agua. Todos los poros se encuentran repletos de agua y no existe aire en ellos.
- En estado de capacidad de campo, cuando ha perdido el agua de gravitación. Es el mejor estado para la vida de las plantas, los poros se encuentran llenos de agua y aire. La capacidad de campo se expresa en gramos de humedad partido por 100 gramos de suelo seco; esta capacidad de campo puede variar de 10 a 12% en suelos arenosos, hasta un 30% en suelos arcillosos o

arcillo-limosos; en suelos con alto contenido en materia orgánica puede llegar al 100%.

- En su punto de marchitamiento, es la humedad correspondiente al límite inferior de agua absorbible por las plantas. Los poros se encuentran vacíos de agua y llenos de aire.

Los suelos tienen distinta capacidad de retención de agua que se manifiesta en la aptitud que tienen para almacenar agua de capilaridad. Esta capacidad de retención de agua es inversamente proporcional a la dimensión media de las partículas que componen el suelo.

Por tanto la capacidad de retención de agua depende de la textura. En este nivel de generalización el suelo arcilloso tendrá más capacidad de retención que el suelo arenoso. Ahora bien si la capacidad de retención depende de la textura de los suelos, no obstante una buena estructura puede compensar una mala textura: una estructura en pequeños agregados puede evitar la pérdida de agua.

De tal forma que podemos decir que las pérdidas de agua más comunes se producen por evaporación y transpiración, escorrentía superficial, percolación en profundidad, etc.

5.3.2. Caracteres químicos

5.3.2.1. Capacidad de adsorción

Los coloides electronegativos del suelo (compuestos húmicos y arcillas) retienen alrededor de su molécula una determinada cantidad, mayor o menor, de cationes (H^+ y otros, fundamentalmente cationes metálicos o bases), que estarán fuertemente adheridos al complejo cuanto más cerca estén de él y a medida que se alejen se podrán liberar mejor.

El complejo arcillo-húmico constituye el denominado complejo absorbente del suelo, en el sentido de que dadas sus cargas eléctricas negativas superficiales actúan fijando o absorbiendo una serie de iones positivos o cationes algunos de ellos muy importantes para la nutrición vegetal. Los iones fijados son los cationes de cambio, denominados así porque «pueden participar en un proceso de cambio reversible con los iones positivos que existen en las soluciones del suelo» (Duchaufour, 1978, p. 85). Se entiende por solución del suelo el conjunto formado por el agua libre más el agua de capilaridad y elementos solubles. Es el medio nutritivo para las plantas.

Estas soluciones son dos:

- Interna, formada por la capa de agua que rodea al complejo arcillo-húmico, los cationes están fuertemente retenidos por efec-

to de las fuerzas intermoleculares y su capacidad de movimiento está limitada.

- Externa, formada por el agua que ocupa los macroporos o espacios más alejados de las partículas minerales y los cationes se mueven con facilidad.

Entre estas dos soluciones existe un equilibrio dinámico: toda modificación de la concentración relativa de un ion, interno o externo, lleva consigo una modificación del equilibrio por intercambio de cationes entre ambas soluciones.

Antes de pasar a definir lo que es la capacidad de absorción, existe otro punto a tener en cuenta y es que no todos los iones son absorbidos por el complejo de cambio con la misma facilidad, sino que dependerá de la carga eléctrica o del volumen.

La Capacidad de Intercambio Catiónico (C.I.C., C.E.C. o C.C.C.) se puede definir como la facultad que tiene la solución interna (el complejo absorbente) y externa del suelo de intercambiar cationes.

Esta propiedad química del suelo es importante ya que de ella depende en una gran parte la nutrición mineral de las plantas y es uno de los aspectos claves de la fertilidad.

La CIC se determina a través del número de cationes que pueden ser fijados en el complejo de cambio, número de cationes que se mide en miliequivalentes/100 gramos de suelo (1 miliequivalente (meq) = 0,001 gramos de H o su equivalente \cdot 100 gramos).

La CIC depende en primer lugar de la cuantía de arcillas y materia orgánica existentes en el suelo. Si una muestra tiene una textura en la que la fracción arcilla no está representada (no tiene arcilla) y cuyo contenido en materia orgánica es nulo, su capacidad de intercambio catiónico es nula.

Una vez que se ha detectado la existencia de una determinada cantidad de materia orgánica y de arcillas en el suelo, la CIC está directamente relacionada con el tipo de arcilla (ya que los distintos tipos de arcillas tienen mayor o menor capacidad de intercambio según el número de laminillas que tengan sus átomos y la separación que exista entre ellas). La máxima capacidad de intercambio corresponde a la montmorillonita, le sigue la illita, siendo la arcilla más pobre la caolinita.

Capacidad de intercambio catiónico del humus y de distintas arcillas meq/100 gramos

humus	500-100
montmorillonita	100
illita	30
caolinita	10

El número de miliequivalentes coincide con el número de cargas negativas de la fracción arcillosa y de la fracción compuestos húmicos; es decir con el número de cargas negativas del complejo arcillo-húmico.

Ahora bien para valorar la fertilidad de un suelo aparte de conocer su CIC, es necesario conocer también, y en relación con este mismo tema, el porcentaje de saturación por bases (calcio, magnesio, potasio, etc.) sobre el total de miliequivalentes/100 gramos del complejo absorbente.

El coeficiente de saturación por bases (V ó S/T) depende principalmente del contenido inicial del suelo en bases y de la intensidad de los fenómenos de percolación que arrastran estas bases hacia los niveles profundos del suelo.

$$V = \frac{S}{T} \cdot 100$$

Denominamos T a la capacidad total de cambio y S a la cantidad de bases que se encuentran en un momento determinado fijadas al complejo de cambio.

Según la cantidad de cationes básicos fijados, de acuerdo con la capacidad de intercambio, el complejo absorbente de un suelo puede ser:

- Saturado, cuando todos los iones fijados son cationes básicos ($S = T$, luego $S/T = 100\%$).
- Más o menos saturado, o más o menos desaturado, cuando existe una proporción más o menos importante de iones H^+ y Al^{+++} entre los iones fijados.

En suelos muy lavados, se pierden las bases de cambio y V es muy bajo, mientras que en climas áridos las bases se quedan en el suelo y V será bastante alto.

El complejo absorbente constituye el almacén de nutrientes minerales de las plantas. La absorción de estos nutrientes se puede hacer directamente del complejo de cambio o a través de la solución externa.

En el primer caso si los contactos de los pelos radicales con las superficies coloidales del suelo se cierran puede haber un cambio directo de cationes entre el suelo y las raíces. En el segundo caso los nutrientes liberados por el cambio catiónico se incorporan a la solución del suelo poniéndose al final en contacto con las superficies absorbentes de las raíces (o son arrastrados por el agua de drenaje).

Esta nutrición mineral viene determinada por varios factores:

- Que la capacidad de intercambio catiónico sea suficientemente alta, depende de que el contenido sea alto en los complejos arcillo-húmicos, es decir que haya humus, porque tienen un efecto de catalizador para absorción de cationes por las plantas.
- El grado de saturación por bases: si es bajo serán suelos más pobres. Si hay abundancia de iones H^+ en el complejo de cambio, las bases que hay en el complejo de cambio están retenidas fuertemente y son difíciles de absorber por las plantas.
- Influye también la relación cuantitativa de los iones metálicos. El exceso de un ion determinado puede interferir en la absorción de otro ion por las plantas. Si hay más cantidad de K que de Mg en un suelo, hay dificultad de absorción de Mg . La relación debe ser menor de uno para que esté equilibrada, siempre tiene que haber más Mg que potasio.

El orden decreciente en que se deben encontrar en el suelo los elementos para que la solución sea equilibrada ha de ser: Ca (más abundante), Mg , K , Na (menos abundante).

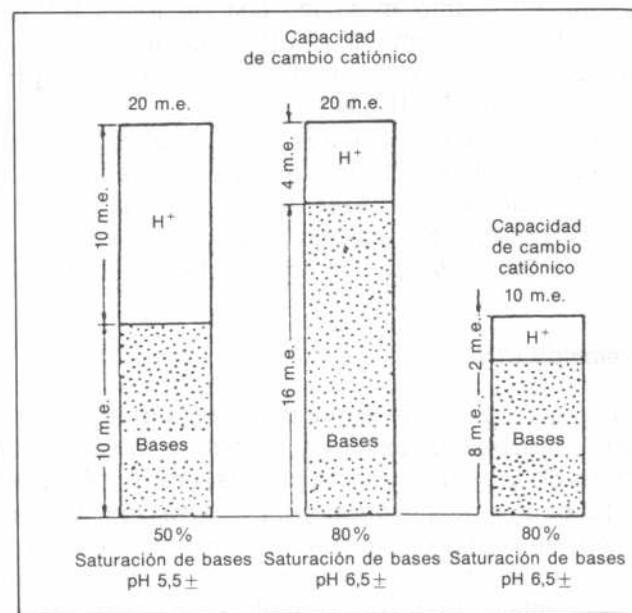


Figura 19. Porcentaje de saturación por bases. Tomado de H. Buckman, 1977. 1. Suelo con porcentaje de saturación alcalina del 50%. Textura franco-arcillosa. 2. Suelo con porcentaje de saturación alcalina del 80%. Textura franco-arcillosa como el anterior pero encañado. 3. Suelo con porcentaje de saturación alcalina del 80%. Textura franco-arenosa. Se establece una clara relación entre el porcentaje de saturación de bases y el pH del suelo.

5.3.2.2. La acidez del suelo, el factor pH

La medida del pH o potencial hidrógeno sirve para informar sobre la proporción relativa de iones hidrógeno H^+ y de iones hidróxidos OH^- de una solución. Traduce el grado de acidez de dicha solución.

El pH se define como el menos logaritmo de la concentración de iones H^+ o como la cuantificación de iones H^+ por litro de agua.

En el agua pura, una parte de las moléculas están disociadas en iones H^+ e iones OH^- . A medida que aumenta la concentración de iones H^+ disminuye la de OH^- y viceversa. Los iones H^+ comunican acidez a los suelos y los OH^- alcalinidad.

Existe una escala logarítmica para medir el pH o acidez del suelo que oscila entre 0 y 14, y crece inversamente al contenido en H^+ en la solución edáfica. Lo normal es que los valores de pH se muevan entre 5 y 9, y en casos especiales entre 3 y 11.

No puede olvidarse un hecho importante y es el de la alta correlación entre los valores del pH y el porcentaje de saturación por bases del complejo absorbente. Cuanto más desaturado es dicho complejo, o lo que es lo mismo cuanto más rico sea en iones H^+ fijados; más pequeño es el pH. Por el contrario el pH es elevado para los suelos de complejo saturado. A valores bajos de V corresponden pH ácidos ya que los valores altos de V , pH básicos.

La cantidad de iones H^+ existentes en este complejo depende del grado del lavado del suelo: en un suelo poco lavado el complejo de cambio está dominado por las bases de cambio (calcio (Ca), magnesio (Mg), sodio (Na), potasio (K)), siendo estos suelos básicos, saturados. Mientras que en suelos lavados son ácidos, desaturados.

5.3.2.3. La relación C/N

La fracción orgánica, desde el punto de vista químico está constituida por carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, potasio, etc, es decir los componentes de los tejidos de las plantas. Los dos elementos principales son el carbono y el nitrógeno. La proporción de carbono, que procede del CO_2 de la atmósfera reducido en el proceso de fotosíntesis por las plantas, suele oscilar casi siempre en torno a un 50%. Sin embargo el porcentaje de N. en el suelo es más variable, pudiendo oscilar entre un 1% hasta un 10%, la presencia de nitrógeno en el suelo depende de varios factores, el más importante es el contenido en nitrógeno de las plantas que colonizan el suelo.

Para una buena humificación la condición previa es, ante todo, una fuerte actividad biológica global, unida a una buena aireación y a riqueza en carbono y nitrógeno del medio. Siendo indispensable para

que se produzca esa buena humificación una descomposición rápida de la materia prima.

El contenido en materia orgánica de un suelo se determina valorando el contenido en carbono de ese suelo, ya que la transformación de los compuestos orgánicos en elementos más simples susceptibles de ser utilizados por las plantas se acompaña de la disminución de la proporción en carbono mientras que se acrecientan el nitrógeno y sus compuestos: gas amoniacado, nitratos; lo mismo que gas carbónico y sus compuestos.

La microflora que actúa en el suelo descomponiendo y mineralizando la materia orgánica se abastece por una parte de carbono del que obtienen una energía vital y por otra de nitrógeno del que obtienen proteínas. Si en un suelo determinado la relación C/N en materia orgánica es muy elevada, los microorganismos disponen de muy abundante carbono pero sin embargo de poco nitrógeno, son en consecuencia pocos los microorganismos que pueden progresar y consecuentemente el proceso de mineralización es lento, habrá poco nitrógeno amoniacal y pocos nitratos asimilables por las plantas superiores. Esto nos permite afirmar que la relación C/N tiene una importancia considerable para valorar la fertilidad de los suelos.

Así se dice que un suelo es fértil desde este punto de vista cuando la relación C/N es aproximadamente de 10, es decir aproximadamente un 50% de carbono contenido en la materia orgánica por un 5% de nitrógeno.

La relación C/N varía en función de distintas variables pero la fundamental es la relación C/N de la materia vegetal existente. Ejemplo las plantas nitrificas como las leguminosas tienen una relación C/N = 9 ó 10 frente a ellas la avena o el maíz posee una relación C/N en torno a 60.

La transformación de los compuestos orgánicos lleva consigo una disminución del porcentaje de carbono y un aumento del porcentaje de nitrógeno, por tanto se puede apreciar en los distintos horizontes del suelo la velocidad de degradación viendo esta relación C/N.

Conociendo pues el porcentaje de carbono se puede conocer la cantidad de materia orgánica, materia orgánica = $1,72 \times$ carbono (Duchaufour, 1987).

6. --- Edafogénesis y tipos de suelos ---

6.1. Edafogénesis y diferenciación del perfil: los horizontes

6.1.1. De los procesos a los horizontes

Sustrato geológico intacto o alterado o bien depósito superficial y sean cuales fueren sus propiedades físicas y químicas el punto de partida para la formación de un suelo es siempre un material mineral susceptible de ser colonizado por algún tipo de vegetación, al que tradicionalmente se ha venido denominando roca madre. Esta colonización vegetal suele estar en las primeras etapas a cargo de plantas llamadas pioneras y ser poco densa y de bajo porte, normalmente herbácea. Pese a ello sus restos aéreos y raíces muertas suponen un aporte de materia orgánica, escaso al principio, pero que va siendo más importante con el paso del tiempo y a medida que va aumentando la densidad y biomasa de la cubierta vegetal va dando origen a una capa superficial más o menos rica en materia orgánica. A esta capa, o capas, se le conoce como horizonte, u horizontes A.

Paralela o independientemente de estos procesos de acumulación o incorporación al suelo de materia orgánica el material mineral de partida puede ir sufriendo una alteración cuyas características e intensidad pueden ser muy variadas pero que en conjunto suponen una transformación parcial o total de las propiedades físicas y químicas de la fracción mineral. Desde el momento en que la alteración alcance una

intensidad suficiente se habrá individualizado un nuevo tipo de horizontes: los horizontes (B).

Junto a estos dos procesos elementales de incorporación de materia orgánica y de alteración que no implican en principio movimientos significativos de materia en el interior del suelo, hay otros tipos de procesos caracterizados precisamente por la movilidad de alguno o varios de los componentes del suelo tanto minerales como orgánicos. Los horizontes afectados por estas migraciones de materia podrán sufrir pérdidas o bien experimentar ganancias. Si las pérdidas de los horizontes empobrecidos y las ganancias de los enriquecidos no son muy diferentes estaríamos ante una redistribución en la que predominan las migraciones verticales, principalmente descendentes, pero en ocasiones también ascendentes. También pueden producirse migraciones que supongan un empobrecimiento de todo o parte del perfil con exportación de materia por drenaje lateral u oblicuo sin redistribución o también un enriquecimiento por aporte lateral.

Si las pérdidas afectan únicamente a los cationes más móviles, proceso denominado lixiviación, que va acompañado de una acidificación por el empobrecimiento en bases, el horizonte no suele recibir ninguna denominación especial, pero si las pérdidas alcanzan al complejo absorbente, arcillas o compuestos orgánicos, incluso limos finos el horizonte afectado recibe el nombre de horizonte eluvial y se lo suele incluir en el grupo de los horizontes A, como A_2 o E.

Los horizontes enriquecidos por acumulación en ellos de las pérdidas sufridas por los horizontes eluviales o A se denominan iluviales y forman un grupo designado con la letra B. Sin embargo no todos los horizontes en que se produce algún tipo de acumulación son considerados B sino sólo aquellos en los que la iluviación corresponde a compuestos húmicos o al complejo de alteración, arcillas y sesquióxidos. El resto se denomina con letras especiales al igual que los horizontes caracterizados por su acusado hidromorfismo, gley y pseudogley.

6.1.2. Principales factores

El proceso o conjunto de procesos que intervienen en la formación de los distintos horizontes y a través de ellos de los distintos tipos de suelos depende de numerosos factores de los cuales unos son de raíz climática, temperatura, humedad, contrastes estacionales, etc., y otros atienden a la naturaleza litológica del material de origen o las características topográficas y de drenaje.

Independientemente de todos estos factores hay que tener en cuenta, en cierto modo en primer lugar, otro factor: el tiempo. Para que el

suelo o alguno de sus horizontes adquiera las características o propiedades que corresponden a la intervención de un determinado proceso es preciso que haya transcurrido tiempo suficiente pues en caso contrario los rasgos correspondientes sólo se manifestarán de un modo incipiente o incompleto. Ahora bien el tiempo suficiente no es siempre el mismo. Depende de cada proceso y de que las condiciones en que intervienen sean más o menos favorables.

Puede incluso hablarse de dos tipos de edafogénesis, una de ciclo corto y otra de ciclo largo en función del tiempo necesario para que el suelo evolucione hasta una situación estable en líneas generales y en equilibrio con las condiciones climáticas regionales. En conjunto son propios de la edafogénesis de ciclo corto todos aquellos procesos en los que interviene de una u otra forma la materia orgánica tanto en los caracterizados por la humificación como en los que los compuestos orgánicos intervienen en la alteración, alteración bioquímica, o incluso en procesos de eluviación e iluviación, queluviación. Son por el contrario de ciclo largo aquellos otros procesos en los que predomina la llamada alteración geoquímica, en los que no interviene la materia orgánica.

De entre los factores que condicionan la actuación de los procesos edafogénicos el clima ocupa un lugar destacado interviniendo de una u otra forma en la práctica totalidad de ellos. Temperatura, humedad y los contrastes estacionales de ambas son los elementos del clima que ejercen una influencia más directa tanto aislada como sobre todo combinadamente. Temperatura y humedad elevadas favorecen los procesos de alteración que alcanza su máxima intensidad en las regiones cálidas y húmedas y disminuye hacia las regiones frías o áridas.

6.1.3. Principales tipos de procesos

Atendiendo preferentemente a los rasgos predominantes en relación con la formación de horizontes hemos organizado los principales procesos en varios grupos que vamos a tratar a continuación.

6.1.3.1. Procesos caracterizados por la humificación

El conjunto de los horizontes A no eluviales presenta como rasgo más característico la incorporación a él de una proporción mayor o menor de materia orgánica. Se trataría por tanto de un proceso de humificación en sentido amplio. En función del clima, de los restos aportados por la vegetación, de las condiciones de aireación e hidromorfismo, de la actividad biológica y del sustrato, las modalidades de la humificación y el tipo de humus resultante serán distintos y por tanto

también las características del horizonte. Algunas de estas modalidades han recibido nombres específicos como procesos, pero otras no. Tanto unas como otras, así como sus principales características han sido tenidas en cuenta, son las siguientes:

- *Acumulación de materia orgánica mal descompuesta en condiciones de hidromorfismo.* Este proceso conduce a la formación de un horizonte turboso o de turba, horizonte orgánico, muy rico en materia orgánica. El bloqueo de la humificación y mineralización por el hidromorfismo es la causa de la acumulación.
- *Acumulación de humus bruto, moder o mor, ácido y poco activo.* Favorecido por un clima frío y húmedo o una materia orgánica de difícil descomposición y en condiciones de fuerte acidez, la débil actividad biológica y lenta mineralización determinan una mala humificación, con predominio de restos mal descompuestos y huminas heredadas. Se forman sobre todo ácidos fúlvicos muy solubles que se pierden por drenaje junto con las bases o emigran. Esto relaciona a este proceso con la lixiviación y la queluviación. Ausencia de estructura y relación C/N elevada son propiedades muy características.
- *Andosolización.* Proceso en parte semejante al anterior en cuanto a acidez y fuerte acumulación de materia orgánica (15-30%) pero difiere en las demás propiedades importantes. Se forma sobre cenizas volcánicas en clima fresco y húmedo. La alteración de las cenizas, ricas en alúmina y más bien pobres en sílice, favorece la rápida insolubilización de los ácidos orgánicos por parte de geles amorfos de alúmina. Por ello la mineralización es escasa (tasa de renovación o turnover muy lento del orden del 0,3% anual para el nitrógeno) y la materia orgánica se acumula. Otros rasgos característicos son la alta capacidad de cambio (hasta 50 mEq/100 g) y fortísima capacidad de retención de agua (más del 100%).
- *Carbonatación.* Proceso que tiene ciertas analogías con el anterior en cuanto a que el contenido en humus es también elevado y se trata de materia orgánica poco evolucionada, así como ser propio de montañas húmedas. Se forma sobre material calizo que por disolución deja como residuo arcillas y hierro, y libera caliza activa fina que bloquea precozmente la humificación uniéndose a los ácidos orgánicos y huminas heredadas construyendo una estructura grumosa. La abundancia de caliza activa satura el complejo absorbente, el pH es elevado y la relación C/N baja.
- *Formación de un horizonte húmifero con mull forestal.* No es sino la parte del proceso de empardecimiento que afecta al A húmifero en el que una intensa actividad biológica y la ausencia de caliza

activa determinan una rápida mineralización y una renovación rápida de la materia orgánica cuyos aportes son fácilmente humificables, por lo que el contenido en humus es en general bajo.

- *Isohumismo.* Esta denominación es utilizada por Duchaufour para el proceso de formación de un horizonte húmifero de gran espesor con humus del tipo llamado tradicionalmente mull de estepa. Se caracteriza por el predominio de compuestos húmicos muy polimerizados formados bajo un clima contrastado. Una vegetación herbácea aporta una materia orgánica. Una intensa actividad a nivel de raíces, fácilmente humificable. Una intensa actividad biológica mineraliza rápidamente gran parte de estos aportes orgánicos, y las lombrices contribuyen poderosamente a la homogenización del perfil y a la formación de agregados arcilla-humus muy estables. Alta capacidad de cambio y complejo absorbente normalmente saturado.

6.1.3.2. *Procesos de alteración*

Los procesos de alteración comportan una disminución progresiva en función de la intensidad y duración del proceso del suelo en los llamados minerales primarios y un enriquecimiento paralelo en los productos resultantes de la alteración ya que si hubiera una emigración o redistribución importante no estaríamos ante un proceso simplemente de alteración sino ante uno de eluviación-iluviación. Según inter vengan o no en la alteración ácidos orgánicos tendremos dos tipos.

Procesos de alteración bioquímica: empardecimiento

En presencia de ácidos orgánicos parte de los minerales primarios, principalmente las micas se alteran transformándose en arcillas y liberando bases y hierro. La presencia de hierro y una proporción moderada de calcio favorece la floculación de las arcillas y la formación de agregados estables arcilla-humus-hierro que confieren al horizonte un color pardo característico. Para que pueda producirse el empardecimiento es preciso que exista un mínimo de minerales alterables y que la proporción de calcio no sea excesiva. Sobre material calizo la caliza activa al insolubilizar rápidamente los compuesto húmicos resultantes de la descomposición primaria de la materia orgánica impide la alteración (proceso de carbonatación). Para que pueda producirse el empardecimiento es preciso que previamente la caliza activa sea eliminada por descarbonatación. La alteración que conduce al empardecimiento es un proceso más bien rápido pero incompleto subsistiendo buena parte de los minerales alterables, principalmente feldespatos. La in-

tenza actividad biológica permite una rápida descomposición y mineralización de la materia orgánica cuya renovación es rápida.

Procesos de alteración geoquímica: fersialitización, ferruginación, ferralitización

Bajo clima cálido y en ausencia de compuestos orgánicos la alteración en forma de hidrólisis neutra, es más lenta que la hidrólisis ácida que conduce al empardecimiento, pero capaz de producir a muy largo plazo una alteración total de todos los minerales primarios.

En el proceso de fersialitización la alteración a que puede llegarse es aún bastante incompleta, aunque más avanzada que en el proceso de empardecimiento y la proporción hierro libre-hierro total es superior al 50%. Por efecto de la desecación estival, en ausencia de materia orgánica complejante y pH próximo a la neutralidad el hierro tiende a cristalizar en forma de hematita con lo que la fersialitización va acompañada de un proceso de rubefacción o rubificación que tiende a intensificarse con el paso del tiempo. Por herencia o neoformación predominan claramente las arcillas 2/1, cuyo lavado desemboca en la formación de un horizonte argílico. Por ello la fersialitización es al mismo tiempo un proceso de alteración y de iluviación de arcillas. No obstante lo hemos incluido entre los de alteración para destacar la gradación que presenta desde el empardecimiento a la ferralitización.

La ferruginación es un proceso que alcanza a una fase más avanzada de alteración, que sin embargo no llega a ser total. Va acompañado de una fuerte acumulación de óxidos de hierro y de neoformación de caolinita. Propio ya de las regiones tropicales puede considerarse una ferralitización incompleta.

La ferralitización es el único proceso capaz de alcanzar una alteración completa de todos los minerales primarios. La neoformación de caolinita tras destrucción de los silicatos puede verse limitada en medios bien drenados por las pérdidas de sílice por drenaje. Parte de la alumina liberada por la alteración no puede en consecuencia recombinarse con la sílice y permanece libre cristalizando en forma de gibbsita. A ello contribuye el que la alteración es una hidrólisis neutra y que la alumina sólo es soluble si el pH es inferior a 5. Por su parte el hierro tiende a formar con la caolinita agregados muy estables lo que dificulta el lavado de arcillas que es difuso o inexistente.

Esos tres procesos de alteración geoquímica y el de empardecimiento muestran una clara disposición cronológica-zonal. El empardecimiento es el único que puede tener lugar en la zona templada, pero también puede producirse como primera fase de alteración en las restantes zonas más cálidas. La fersialitización es propia de la zona

subtropical mediterránea y la ferruginación y ferralitización son ya exclusivamente tropicales y corresponden al proceso que antiguamente se denominaba laterización.

6.1.3.3. *Procesos de empobrecimiento y acumulación*

Incluimos en este apartado procesos muy diferentes que dividiremos en tres grupos. Un primer grupo para aquellos caracterizados por pérdidas o empobrecimiento para el conjunto del suelo o alguno de sus horizontes, un segundo grupo para los procesos de eluviación-iluviación de alguno de los componentes del complejo de alteración y un tercero para el resto de los procesos de acumulación.

Procesos de empobrecimiento

Si los elementos movilizados no se redistribuyen dentro del perfil sino que son total o mayoritariamente exportados fuera del suelo por drenaje profundo, lateral u oblicuo estamos ante un proceso global de empobrecimiento. El caso más frecuente es el que afecta a los cationes básicos que son lavados, disueltos por las aguas de drenaje, pero en determinados casos puede afectar también a arcillas y limos finos en suspensión.

- *Lixiviación.* Con frecuencia se han utilizado en el pasado los términos lixiviación y lavado como sinónimos. Siguiendo a Duchaufour reservamos el término lavado para el arrastre de arcillas y el de lixiviación para el de elementos disueltos. La pérdida de cationes básicos, que caracteriza a este proceso va acompañada de una acusada desaturación y consiguientemente de una acidificación. Lixiviación, desaturación y acidificación son pues tres formas de referirse a un proceso que en lo fundamental es el mismo.

En medios calizos, sin embargo antes que la lixiviación pueda conducir a una desaturación y acidificación es preciso una descarbonatación. La descarbonatación sería así una primera fase de la lixiviación, concluida la cual podría pasarse a una segunda caracterizada ya por la desaturación o descalcificación.

- *Empobrecimiento en arcilla.* Normalmente más o menos combinado con el lavado e iluviación de arcillas, puede sin embargo considerarse un proceso por sí mismo cuando las pérdidas parecen predominantes. Acompaña también como proceso secundario a la ferruginación y ferralitización.
- *Empobrecimiento en sílice.* Como proceso secundario acompaña a la podsolización, ferruginización y ferralitización.

Procesos de eluviación-iluviación

En este tipo de procesos buena parte de los componentes del complejo de alteración que son movilizados se acumulan por iluviación en la parte inferior del perfil. Se trata por tanto de procesos que presentan una doble vertiente: para los horizontes superiores son un proceso de eluviación, mientras para los inferiores lo son de iluviación. De ellos resultará por tanto además de un empobrecimiento del horizonte A humífero, la formación de un A eluvial y también, para la parte inferior la formación de un B. Pueden distinguirse dos procesos principales según participe o no en la iluviación la materia orgánica.

- *Podsolización o queluviación.* En este proceso la migración afecta a la materia orgánica y a los óxidos de hierro y de aluminio. La formación de un humus tipo mor libera abundantes ácidos orgánicos que atacan por complejólisis a los minerales silicatados formando complejos organo-metálicos (quelatos) que emigran y se insolubilizan en profundidad. Se trata por tanto de una iluviación de compuestos húmicos y de óxidos de hierro y aluminio. El horizonte eluvial sufre un empobrecimiento muy acusado quedando formado por granos de cuarzo principalmente y su textura es arenosa y el color ceniciento.
- *Lavado de arcillas.* El rasgo fundamental de este proceso es el arrastre mecánico de arcillas finas dispersas por las aguas de drenaje a través de los macroporos hacia la parte inferior del perfil donde se acumulan en forma de revestimientos conocidos como clay-skins o argilanes. Normalmente junto con la arcilla es arrastrado también el hierro unido a ella. El estado hidratado o deshidratado del hierro es lo que determina el color del horizonte iluvial, ocre en clima templado-húmedo y rojo o rojizo en clima cálido. Se trata de un proceso que puede afectar a un gran número de suelos, que en general tienen en común haber estado o estar sometidos a procesos de alteración. En clima húmedo-templado suele suceder al empardecimiento y en clima mediterráneo ser simultáneo con la fersialitización.

La otra cara del proceso de lavado de arcillas es la formación de un A eluvial, que a diferencia del resultante de la podsolización suele tener textura limosa.

Otros procesos de acumulación

Los procesos de emigración y acumulación que puedan realizar las sales de calcio, magnesio y sodio tienen características especiales y los horizontes diferenciados a partir de ellas no suelen ya incluirse en los

horizontes B sino reciben denominaciones que les son propias. Las migraciones pueden tener un sentido descendente o ascendente. Lo que permite distinguir dos tipos diferentes:

- *Formación de eflorescencias.* Bajo clima seco y con drenaje externo deficiente incluso las sales más solubles no pueden ser exportadas fuera del perfil y como consecuencia de la fuerte evaporación ascienden por capilaridad precipitando en superficie en forma de eflorescencias calizas, yesosas o salinas.
- *Acumulación de carbonatos y sulfatos.* Encostramientos y costras. La formación de un horizonte de acumulación de carbonato cálcico (horizonte Ca) es un proceso frecuente en varios tipos de suelos ricos en calcio incluso sobre sustrato no calcáreo. Por ello admite una gran variedad de formas e intensidades desde una acumulación difusa pulverulenta o recubrimientos de las unidades estructurales que presentan al corte un enrejado muy característico, hasta las gruesas costras endurecidas, pasando por todo tipo de encostramientos intermedios. Costras y encostramientos constituyen un hecho de gran importancia tanto edáfica como geomorfológica, habiendo sido objeto de numerosos estudios. En su génesis intervienen fases húmedas en que se produce la disolución y lavado del carbonatos de los horizontes superiores y fases secas en las que se acumula en profundidad. En el endurecimiento intervienen disoluciones y recristalizaciones sucesivas.

Las costras y encostramientos de yeso resultan de procesos similares a los de las calizas.

6.1.3.4. Otros procesos

Procesos de salinización

Sólo por influencia del agua marina o en regiones áridas con drenaje deficiente o sin él las sales de sodio que son muy solubles pueden permanecer o llegar a ser abundantes. Conviene distinguir la simple salinización por abundancia de sodio en estado de sales, de la alcalinización o sodización en la que el ión Na^+ puede llegar a ser abundante o mayoritario en el complejo absorbente.

La abundancia de sodio favorece la dispersión de las arcillas y bajo la acción de las aguas de la lluvia puede producirse su lavado e iluviación que conduce a la formación de un horizonte B llamado nátrico. El lavado de arcillas sódicas puede hacer descender en superficie el pH, antes muy elevado, hasta llegar a valores muy bajos. La lixiviación de los horizontes superiores puede incluso conducir a la individualización de un horizonte eluvial.

Hidromorfismo

La saturación del suelo por una capa de agua carente de oxígeno provoca la reducción del hierro a estado ferroso con lo que puede ser movilizado en disolución. Pueden distinguirse dos tipos de hidromorfismo:

- *Pseudogleyización*. La formación de un horizonte de pseudogley se caracteriza por un hidromorfismo temporal. Durante la fase de encharcamiento el hierro se moviliza y emigra y en la fase de desecación y aireación se oxida y precipita en forma de concreciones herrumbrosas que contrasta con el color blanquecino de las zonas que han perdido su hierro.
- *Gleyización*. En los gley el hidromorfismo es permanente lo que permite la reducción total del hierro y la coloración verdosa característica. En la zona de oscilación de la capa de agua parte del hierro se reoxida formándose manchas herrumbrosas.

Vertisolización

Este proceso es característico de los suelos muy ricos en arcillas expansivas que sufren fuertes cambios de volumen al desecarse y humedecerse. Parte de las anchas y profundas grietas que se forman durante la desecación se rellenan por lo que las unidades estructurales al humedecerse se ven forzadas a deslizarse unas respecto a otras lo que va produciendo un autovertido o autorremovimiento del suelo. La evidencia de estos deslizamientos es la presencia de superficies brillantes (slickensides). Para que el proceso pueda actuar es preciso un clima ni siempre muy húmedo ni siempre muy seco.

6.1.3.5. Procesos de degradación y erosión

Esta visión esquemática de los principales procesos edafogenéticos quedaría incompleta sin una breve presentación del grupo contrario de procesos: los que en lugar de formar suelo lo destruyen o degradan.

Procesos de erosión.

Según la intensidad pueden distinguirse tres situaciones:

- Destrucción total del suelo por la erosión y vuelta al estado inicial.
- Destrucción parcial del suelo. Los horizontes afectados suelen ser los superiores y el término decapitación habitualmente utilizado no puede ser más expresivo y adecuado.
- Mantenimiento del suelo en una fase inicial o poco evolucionada

por un equilibrio aproximado entre erosión en superficie y la tendencia a la ganancia en profundidad en el horizonte C.

El término rejuvenecimiento utilizado en ocasiones puede entenderse en un triple sentido: la vuelta a una etapa anterior por erosión, un rejuvenecimiento continuo por equilibrio erosión-tendencia a la profundización y mantenimiento en una situación inicial o poco evolucionada por deposición de nuevos materiales más o menos frecuente.

Procesos de degradación

El hombre viene interviniendo desde al menos el neolítico en la evolución de los suelos a través de incendios, talas, agricultura y ganadería. Sus actuaciones abren el camino con frecuencia a procesos de erosión que en condiciones naturales no se habrían producido o habrían sido más moderados. En ocasiones pueden ser calificados de beneficiosas al menos desde el punto de vista económico y muchos suelos han sido mejorados mediante el abonado o la corrección de determinadas cualidades naturales. Sin embargo en la mayor parte de los casos los resultados más que de erosión o mejora pueden calificarse de degradación. En los suelos cultivados el laboreo conduce a una mezcla de horizontes, destrucción de la estructura, y disminución frecuente de la materia orgánica desfigurándose el horizonte A. La destrucción de la cubierta forestal abre el camino a formaciones arbustivas acidificantes y procesos de podsolización secundaria que las llamadas reforestaciones a base de resinosas no pueden, obviamente, corregir. A través de diversos procedimientos se ven además favorecidos los procesos de hidromorfismo por deterioro de la estructura y permeabilidad del suelo.

6.1.4. El perfil del suelo: los horizontes

Como resultado de los procesos de humificación y alteración, que hemos visto anteriormente, así como de las migraciones verticales u oblicuas de sus componentes, las propiedades físicas y químicas no son uniformes en el conjunto del suelo sino que se pueden distinguir en él un número mayor o menor de capas superpuestas, que reciben el nombre de horizontes, cuyo conjunto forma el perfil del suelo.

El número de horizontes que podemos encontrar en un suelo concreto es en general reducido pudiendo variar desde uno hasta cinco o seis. Pero en total puede llegar a distinguirse un número bastante elevado, que atendiendo a sus características y a los procesos que los han originado pueden reducirse a un número menor de grupos o tipos

generales. Para designar a estos tipos principales de horizontes suelen utilizarse unas letras que los simbolizan.

6.1.4.1. Denominación general de los horizontes

Se partió en principio de una distinción de tres tipos que por su posición en el suelo se denominaron con las tres primeras letras del alfabeto A, B y C. El primer grupo, llamado A por su posición más superficial, se caracteriza por el predominio de los procesos de incorporación de materia orgánica y/o su empobrecimiento en nutrientes y elementos solubles o finos por lavado. El segundo grupo, situado normalmente bajo la superficie, se definiría por un enriquecimiento en alguno o varios de los componentes del complejo de alteración por iluviación, B, o bien simplemente por alteración, (B). El tercero finalmente correspondería ya a la roca madre, o material original, pero alterado o en curso de alteración.

Con la adición de subíndices para individualizar subhorizonte u horizontes diferentes y el uso de otras letras para horizontes no incluidos en estos grupos se llega al uso de una gama lo suficientemente variada, aunque no completa, para simbolizar los distintos tipos. Es la siguiente:

Horizontes A

En este grupo se ha utilizado los subíndices 00, 0, 1, 2 y 3 y también como letras alternativas L, F, O y E, de lo que resulta el siguiente esquema de horizontes y subhorizontes:

- A₀₀ (o bien L) para designar a la capa de hojarasca, forna y demás restos vegetales aún frescos o apenas descompuestos; en la parte inferior puede haber una capa de fermentación ya más descompuesta y de color oscuro para la que también se puede usar la letra F.
- A₀ (o bien O) para los horizontes muy ricos en materia orgánica, más del 20%, también llamados orgánicos.
- A₁ o Ah, para los horizontes húmiferos no orgánicos más o menos ricos en materia orgánica.
- A₂ (o también E) para los horizontes llamados eluviales en los que el empobrecimiento por lavado predomina sobre la incorporación de materia orgánica y presentan como resultado de ello una textura más gruesa limosa o arenosa que el resto.
- A₃ o A/B, transición entre A y B.
- Ap, horizonte A homogeneizado por laboreo.

Horizontes B:

En este grupo se distinguen dos subgrupos. Aquellos en que la alteración es el proceso predominante, horizontes (B) y aquellos en que existe iluviación de humus, arcillas o sexquióxidos, horizontes B propiamente dichos.

- (B). En este tipo la alteración de minerales primarios con liberación de hierro y arcilla es el proceso dominante por lo que suelen denominarse indistintamente como (B) de alteración o (B) estructurales.
- B, en este tipo la acumulación por iluviación es el proceso dominante por lo que se les conoce como horizontes iluviales. En función de la intensidad de la iluviación puede distinguirse B₁ o subhorizonte en el que comienza a manifestarse el enriquecimiento, pero que aún conserva un cierto carácter de transición, B₂ que puede considerarse el subhorizonte típico y B₃ ya de transición al horizonte C. En función del tipo de acumulación se distingue Bh o B húmico o húmifero enriquecido en materia orgánica iluvial, Bs o Bfe enriquecido en sexquióxidos, principalmente hierro, por iluviación por lo que se llama B férrico y horizonte Bt o B argílico en el que la iluviación es de arcillas.

Horizontes C:

Se denomina así al horizonte u horizontes inferiores que ya apenas, muestran rasgos de edafización. En caso de considerarse conveniente puede distinguirse un C₁ y un C₂ y si se trata de roca compacta no alterada puede usarse R.

Otros horizontes:

Quedan aún otros horizontes que no encajan en los tres grupos anteriores y para bastantes de los cuales se usan símbolos específicos. Entre ellos están los horizontes siguientes:

- Ca, símbolo que se usa para los horizontes enriquecidos en carbonato cálcico por acumulación difusa, concreciones o formación de costras, pero no para la simple presencia de carbonatos por ser el material de origen calizo.
- G, g, se usan estas letras para eludir a los horizontes hidromorfos. G para los gley cuyo hidromorfismo es permanente y g para los casos de hidromorfismo temporal o pseudogley.
- Cs, para indicar enriquecimiento en sulfato cálcico.

- Sa, indica la presencia de eflorescencias salinas o acumulación de sales.
- Ocasionalmente se utilizan otros símbolos como x para el fragipán, o m para indicar estructura cementada o endurecida.

6.1.4.2. Características de los principales tipos de horizontes

Una correcta identificación, básica en cualquier estudio sobre suelos, exige como condición imprescindible una definición y conocimiento preciso de las características y propiedades de los distintos horizontes. Por otra parte la presencia o ausencia de determinados horizontes es elemento clave para las clasificaciones de suelos.

Ahora bien los criterios utilizables para la definición de los horizontes pueden ser diversos y lo han sido efectivamente, de modo que, tanto el número total como su concepto, varían según las escuelas o autores. Con todo se observa una tendencia a una convergencia de criterios y una utilización creciente de los horizontes definidos por la moderna clasificación americana a partir de la 7.^a Aproximación de 1960. Son estos horizontes los que sirven también de base a la clasificación de la FAO y de modo más o menos abierto a ellos tienden a adaptarse los tipos definidos anteriormente.

De acuerdo con esta clasificación americana, tal como viene desarrollada en la Soil Taxonomy, la determinación exacta de los horizontes requiere la realización de análisis de laboratorios complejos, la comprobación precisa de determinados valores analíticos, y la aplicación rigurosa de los criterios. Por ello en una obra como la presente pueden presentarse únicamente sus rasgos principales, en modo alguno suficientes para servir de criterios infalibles para su identificación.

Se parte en esta clasificación de la distinción de dos grupos de horizontes, que por ser utilizados para la clasificación se denominan de diagnóstico: los superficiales o epipedones y los profundos. Los primeros corresponden aproximadamente con los distintos tipos de horizontes A y los segundos al resto.

Horizontes superficiales o epipedones:

Se incluyen en este grupo los horizontes superficiales orgánicos A₀ y los humíferos ó A₁ por tanto en conjunto los horizontes A no eluviales. Se distinguen un total de seis horizontes de los que los principales, de carácter natural, son cuatro:

- Hístico (del griego histos=tejido) incluye los horizontes orgánicos e hidromorfos con materia orgánica tipo turba, horizonte por tanto del tipo A₀.

- Mólico (del latín mollis=suave) horizonte humífero del tipo A₁ de color oscuro, bien aireado, con estructura grumosa o más gruesa, poco ácido o básico y con tasa de saturación elevada. Corresponde aproximadamente a los A₁ con humus de tipo mull cálcico o mull eutrofo.
- Umbrico (del latín umbra=sombra). Horizonte humífero como su nombre indica de color oscuro, y también con espesor suficiente como el mólico, pero a diferencia de él marcadamente ácido y con tasa de saturación baja, y estructura particular o masiva. Corresponde a horizontes A₁ humíferos con humus ácido tipo mor o moder.
- Ocrico (del grigo ochros=pálido) es en cierto modo un cajón de sastre donde se incluyen los horizontes humíferos que por espesor insuficiente o color demasiado claro no encajan en los tipos anteriores. Los más típicos corresponden a los A₁ con humus de tipo mull forestal moderadamente ácido.
- Los otros dos tipos de horizontes superficiales son antrópico, semejante en sus propiedades químicas al mólico pero por cultivo, y el plaggem formado por acumulación de barro y restos orgánicos aportados por el hombre, a veces en grandes espesores. Recientemente (1988) se ha añadido un nuevo epipedón: el melánico propio de los andosoles.

Horizontes subsuperficiales o profundos:

Al incluirse aquí el resto de los horizontes conviene dividirlos en varios subgrupos:

- Horizontes eluviales. Dentro de los horizontes eluviales es de destacar:

Albico (del latín albus=blanco), es clásica la distinción de dos tipos de horizontes eluviales en función de la textura (limosa o arenosa) reflejo a su vez del tipo e intensidad de la eluviación. En la clasificación norteamericana sólo se reconoce personalidad a los horizontes eluviales en el caso de que el color sea lo suficientemente claro para cumplir los requisitos que se exigen para el horizonte álbico.

- Horizontes (B) de alteración o estructurales. Se distinguen dos horizontes de caracteres muy diferentes en función de la intensidad de la alteración:

Cámbico (del latín cambiare=cambiar) horizonte de alteración moderada y de formación relativamente rápida, pero que aún conserva parte de los minerales primarios alterables. Como resultado de la alteración se liberan óxidos, principalmente de hie-

ro y se produce un aumento del contenido en arcilla con lo que la textura tiende a más fina y la estructura se vuelve más fuerte. Esto último justifica el calificativo de (B) estructural que también reciben.

Oxico: horizonte de alteración total o casi total, por lo que la fracción mineral está formada casi exclusivamente por arcillas caoliníticas de neoformación y óxidos de hierro y aluminio. Por ello su capacidad de cambio es extremadamente baja.

- Horizontes B o de iluviación. Tradicionalmente se venía distinguiendo por un lado los Bh y Bfe o Bs de los podsoles y por otro los Bt enriquecidos en arcilla iluvial. La clasificación americana se aparta de este esquema y distingue cuatro horizontes, dos enriquecidos en arcilla iluvial, argílico y nátrico, y otros dos con iluviación de materia orgánica.

Argílico y nátrico, ambos horizontes comparten el enriquecimiento en arcilla iluvial pero difieren porque en el nátrico la presencia de sodio en el complejo absorbente es elevada (> 15%).

Los argílicos ricos en caolinita son un nuevo tipo de horizonte llamado kándico.

Espódico y sómbrico. En el horizonte espódico se incluyen los antiguos Bh y Bs de los podsoles, considerándose el Bh como un subhorizonte superior. Su rasgo definitorio es la presencia de acumulaciones amorfas de materia orgánica y sesquióxidos, siendo constante la presencia de aluminio. El horizonte sómbrico, limitado a climas tropicales de altura frescos y húmedos, presenta también iluviación de humus pero no de aluminio.

- Otros horizontes. Además de los citados se describen un número elevado de otros horizontes. Son los siguiente:

Cálcico y petrocálcico: enriquecidos en carbonato cálcico en forma de encostramiento no cementado (Ca o de costra endurecida, petrocálcico).

Gypsico y petrogypsico: igual a los anteriores pero enriquecidos en yeso.

Duripán y fragipán, horizontes endurecidos; en seco y en húmedo el primero y solo en seco el segundo.

Sálico y sulfúrico, enriquecidos respectivamente en sales y azufre.

Los caracteres ligados al hidromorfismo, gley, pseudogley y plintita no son considerados horizontes sino propiedades que pueden afectar a distintos horizontes.

6.2. La clasificación sistemática de los suelos. Principales clasificaciones

6.2.1. Problemática general de la clasificación de los suelos

Toda clasificación encierra tres aspectos fundamentales: selección de los caracteres del objeto a clasificar que van a ser tomados en consideración, determinación de la estructura interna de la clasificación y más concretamente el número de niveles a establecer y criterios para su jerarquización y, por último, elección de los nombres para los distintos tipos y unidades reconocidas.

En el caso de los suelos cada uno de estos pasos o aspectos de la clasificación ha recibido soluciones diferentes por lo que se han propuesto numerosas clasificaciones que aunque no dejan de presentar entre sí notables semejanzas, muestran también sensibles diferencias. Estas diferencias se deben a causas muy diversas. Con el paso del tiempo y a medida que se profundiza en el conocimiento del suelo, de sus características y de los factores y procesos que rigen su evolución, a lo que contribuyen especialmente nuevas técnicas de trabajo que pone a disposición del científico el progreso tecnológico, la valoración relativa de los caracteres y propiedades del suelo puede verse afectada. Esto se manifiesta tanto en las clasificaciones que conceden especial importancia a los factores genéticos y evolutivos como en aquellas que se basan en los caracteres del suelo determinados analíticamente.

Duchaufour destaca que «el medio, en combinación con el factor tiempo, es el origen de los procesos edafogenéticos; estos procesos, a su vez, le confieren al suelo sus principales caracteres» (Duchaufour, 1987, p. 115). Los caracteres deben ser indudablemente el elemento principal a tener en cuenta en la definición y delimitación de los tipos y unidades elementales de suelos, pero a la hora de agruparlos en unidades intermedias y de establecer las grandes unidades taxonómicas superiores entran en juego las relaciones entre los caracteres que de ser considerados individual y aisladamente pasan a tener que ser considerados como piezas integrantes conjuntos más amplios. Medio y procesos se convierten en los elementos principales a tener en cuenta y según el clasificador se oriente hacia uno o hacia otro los resultados podrán ser diferentes.

6.2.2. Las clasificaciones europeas

La edafología moderna nace en la Rusia de fines del siglo pasado y con ella las primeras clasificaciones de suelos. En estas primeras clasifi-

caciones de la escuela rusa de Dokuchaev y sus discípulos se van fijando los nombres y precisando los rasgos de bastantes de los principales tipos de suelos que quedarán incorporados al vocabulario edafológico internacional. La dependencia de los suelos respecto al medio en que se desarrollan y más concretamente con el clima sirve de base para su división en tres grandes conjuntos o clases: suelos zonales, cuyos rasgos dependen estrechamente del clima y de la vegetación climática, intrazonales, ligados a determinadas características locales dentro de una determinada zona climática y azonales o suelos cuyos caracteres dependen del sustrato litológico por ser muy poco evolucionados. Aunque con el paso del tiempo los edafólogos soviéticos han incorporado nuevos criterios en la definición y clasificación de los suelos todavía la zonalidad sigue presidiendo la clasificación soviética y los suelos definidos por sus caracteres biofísicoquímicos se agrupan por zonas climáticas.

Mayor importancia tendrá para nuestro país las clasificaciones de las escuelas germana y francesa. La presencia de Kubierna y la publicación en castellano de sus Claves Sistemáticas (Kubierna, 1953) será decisiva para la configuración de la Edafología española. Anterior en el tiempo es sin embargo la obra de Huguet del Villar (1937), primera y única aportación propiamente española a las clasificaciones de suelos. Distingue este autor cuatro clases que denomina series en nuestro país en función principalmente del tipo de humus y propiedades químicas: la serie sialítica, la serie caliza, la serie salina y la serie turbosa. Esta línea de trabajo no tendrá, como también sucederá con su Geobotánica, continuidad y durante los años cincuenta y sesenta la figura y obra de Kubierna dominan el panorama edafológico español.

Parte Kubierna de la distinción de tres grandes conjuntos de suelos: los suelos subacuáticos, los suelos semiterrestres y los suelos terrestres. Estos grandes conjuntos que denomina divisiones se subdividen en clases (y subclases), tipos, subtipos, variedades y subvariedades. Sus claves contienen en total 16 clases, 40 tipos, 92 subtipos, 71 variedades y 15 subvariedades.

Dedica Kubierna especial atención a los suelos subacuáticos, que apenas son tenidos en cuenta en otras clasificaciones. Los considera división aparte y distingue en ellos dos clases, una no turbosa (dy, gittja y sapropel) y otra turbosa (fen).

En la segunda división, que denomina suelos semiterrestres y de inundaciones, incluye un conjunto bastante heterogéneo que estructura en seis clases: suelos brutos semiterrestres (rambla, rutmark y syro-gley), suelos amooriformes (anmoor y marsch), suelos turbosos semiterrestres (carr o turbera de selva y moss o turberas *Sphagnum* y de tundra), suelos salinos (solonchak, solonetz y solod), gley con humus

terrestre (gley) y suelos no gleyzados de valles fluviales (paternia, borovina, smonitsa y vega).

La tercera división son los suelos terrestres que organiza en diez clases: suelos brutos terrestres (ramark, yerma y syrosem), suelos rankeiformes (nueve subtipos y cuatro variedades de rankeres), suelos rendsiniformes (rendsinas, xerorendsinas y pararendsinas), suelos de estepa (serosem, burosem, castañosem, chernosem, parachernosem y praserosem), terrae calxis (terra fusca y terra rossa), plastosoles (braunlehm y rotllehm), pseudogley y podsoles (semipodsol y podsol).

La clasificación de Kubierna constituye el armazón básico de la podría llamarse clasificación tradicional española. Con algunas modificaciones y la adición de nuevos tipos y conceptos ha sido seguida en la confección del Mapa de Suelos de España (Guerra y col. 1968) y diversos mapas provinciales hasta mediados de los años setenta en que se pasa a utilizar la clasificación norteamericana primero y posteriormente la de la FAO.

La clasificación francesa es muy conocida en nuestro país, sobre todo por la difusión alcanzada por las obras de Duchaufour, traducidas a nuestro idioma. Se trata de una clasificación al mismo tiempo tradicional y moderna que ha ido incorporando nuevos tipos y conceptos aportados por investigaciones recientes o tomados de las clasificaciones norteamericana y de la FAO y cuya evolución puede seguirse a lo largo de las obras del citado autor.

Las unidades superiores se basan principalmente en criterios edafogenéticos, procesos y grado de evolución y diferenciación del perfil, pero en los tipos de tiende a una mayor precisión en la definición y cuantificación de sus propiedades concretas.

En total consta de doce clases, con diez clases con carácter de transición dentro de las cuales se distingue un número variable de grupos y subgrupos. Son las siguientes:

- Suelos poco evolucionados: crisoles y suelos subdesérticos, de erosión, aluviales y coluviales.
- Suelos poco diferenciados humíferos desaturados: rankeres y andosoles.
- Suelos calcimagnésicos: rendsinas y suelos pardocalizos, humocalizos y humocálcicos.
- Suelos isohúmicos: chernosems, suelos castaños, suelos pardos de estepa, brunisems, suelos marrón, suelos subáridos, serosem.
- Suelos podsolizados: suelo ocre podsolico, podsol, podsoles hidromorfos templados y tropicales.
- Vertisoles: vertisoles oscuros y vertisoles coloreados.

- Suelos empardecidos: suelos pardos, suelos lavados, suelos desnovo-podsólico y suelos gris forestal.
- Suelos fersialíticos: suelos pardos fersialíticos, suelos pardos eutróficos tropicales, suelos rojos fersialíticos, suelos fersialíticos ácidos.
- Suelos ferruginosos: suelos ferruginosos y ferrisoles.
- Suelos ferralíticos: suelos ferralíticos, ferralitas.
- Suelos hidromorfos: pseudogley, gley, stagnogley, turberas, pelosoles, planosoles.
- Suelos salsódicos: suelos salinos, solonchak, suelos alcalinos, solonetz, solod.

La clasificación francesa, como en su momento la de Kubiena, al mantener en su mayoría las denominaciones tradicionales y conceder especial importancia a los procesos, y por tanto al ambiente geográfico y ecológico en que tiene lugar la formación de los suelos resultan más asequibles y útiles para el geógrafo, por lo que será la que utilizaremos preferentemente en la exposición de los principales tipos de suelos.

6.2.3. Clasificación Americana (Soil Taxonomy)

Con este nombre se conoce a una clasificación, cuya primera versión bajo la denominación de 7.^a Aproximación apareció en 1960, que difiere de las aparecidas hasta entonces en varios aspectos importantes. La clasificación de los distintos tipos y niveles jerárquicos se basa en la presencia-ausencia de determinados horizontes, llamados de diagnóstico, y en el edafoclima. Estos horizontes están minuciosamente definidos por un conjunto de propiedades físicas, morfológicas y químicas rigurosamente cuantificadas y jerarquizadas. Se dividen en horizontes superficiales o epipedones, en los que los rasgos que los caracterizan están seleccionados de modo que en su mayoría se conservan aunque los suelos se cultiven, y horizontes de diagnóstico profundos. Los tipos principales de ambos grupos han sido ya sucintamente descritos.

También el edafoclima está minuciosamente cuantificado tanto en sus aspectos térmicos como hídricos.

En el plano térmico se definen los siguientes regímenes:

- Hipertérmico, temperatura media anual > 22 °C.
- Térmico, temperatura anual entre 15 y 22 °C.
- México, temperatura anual entre 8 y 15 °C.
- Frígido y críico, ambos con temperatura anual entre 0 y 8°, distinguiéndose entre sí por la del trimestre estival. En el frígido la

temperatura media del verano debe ser mayor de 15° (8° en suelos orgánicos), en suelos no saturados de agua en verano y en los saturados mayor de 13° (o 6° en los orgánicos).

- Pergélico, media anual < 0 °C.

Para los tres primeros regímenes se establecen los equivalente isotermos si la diferencia verano invierno es inferior a 5, regímenes isohipertérmico, isotérmico e isomésico. En todos los casos las temperaturas deben medirse a 50 cm de profundidad o en la base del perfil en suelos delgados con contacto lítico o paralítico.

En el plano hídrico se definen cinco regímenes de humedad:

- Acuico: suelo u horizonte saturado de agua en condiciones reductoras en parte del periodo con temperatura superior al cero biológico (5°). Si este hidromorfismo es permanente o casi el régimen es perácuico.
- Árido y torrido. Debe cumplir simultáneamente estas dos condiciones, ambas durante el periodo con temperatura superior a 5 °C: estar seco en toda la sección de control durante al menos la mitad de dicho periodo y no estar húmedo en toda o parte durante 90 días.
- Údico. La sección de control permanece húmeda al menos 90 días acumulables y no llega a secarse 45 días consecutivos en verano. Si se está húmeda todo el año el régimen se califica de perúdico.
- Xérico. Sección de control seca en su totalidad al menos durante 45 días consecutivos en los cuatro meses siguientes al solsticio de verano y húmeda totalmente en los cuatro meses siguientes al solsticio de invierno también durante 45 días. Corresponde por tanto aproximadamente al clima de tipo mediterráneo.
- Ústico. Sección control seca al menos 90 días, pero sin cumplir la condición de xérico, y húmeda más de la mitad del periodo con temperatura superior a 5 °C a 50 cms. de profundidad. Corresponde a climas tropicales o subtropicales con estación seca no estival.

Para definir los regímenes hídricos el concepto de perfil es sustituido por el de sección de control de humedad del suelo. Su espesor y profundidad varían por tanto de uno a otro. La sección de control es un tramo subsuperficial limitado en la parte superior por la capa de suelo que se humedece con un aporte de agua de 25 mm. en 24 horas y en la parte inferior por el límite de la capa que se humedece con un aporte de agua de 75 mm. en 48 horas. Los límites de la sección de control son el superior el alcanzado por una lluvia de 25 litros en 24 horas y el inferior el conseguido por 73 mm. en 48 horas.

La clasificación americana o Soil Taxonomy consta de seis niveles jerárquicos: orden, suborden, gran grupo, subgrupo, familia y serie. Los cuatro niveles taxonómicos superiores están minuciosamente descritos, clasificados y jerarquizados mientras que los niveles inferiores se señalan solamente unas indicaciones generales para su individualización. En total la Soil Taxonomy (1975) consta de 10 órdenes, 47 subórdenes, unos 225 grupos y más del millar de subgrupos.

Los nombres utilizados para los distintos tipos en todas las categorías son totalmente nuevos. Los nombres de los órdenes constan de una raíz, normalmente alusiva al tipo de horizonte o rasgo principal que los caracteriza, a la que se añade el sufijo sol-soles. Los nombres de los subórdenes y grandes grupos se forman anteponiendo un prefijo en los subórdenes y dos en los grandes grupos. Los subórdenes resultan así nombres de dos sílabas y los grandes grupos de tres o cuatro. Para los subgrupos se añade un adjetivo relativo al rasgo que los diferencia dentro de su gran grupo.

Las características principales de los órdenes y subórdenes y sus equivalencias aproximadas con las denominaciones tradicionales de los suelos contenidos en ellos son los siguientes:

- Entisuelos: suelos muy poco evolucionados desprovistos de horizontes de diagnóstico o que sólo tienen un ócrico. Incluyen los suelos aluviales no evolucionados, litosuelos y regosuelos de otras clasificaciones:

Aquents: entisuelos hidromorfos, con régimen hídrico ácuico, suelos aluviales gleyzados.

Fluvents: suelos aluviales no hidromorfos

Psamments: regosoles arenoso, dunas y arenales

Arents: suelos con los horizontes de diagnóstico destruidos por cultivo.

Orthents: entisuelos típicos, restantes regosoles o litosuelos.

- Histosuelos: suelos con horizonte hístico, suelos orgánicos hidromorfos, turberas y similares.

Fibrist: histosoles fibrosos con materia orgánica compuesta principalmente por fibras de *Sphagnum* muy poco evolucionada.

Folist: histosoles drenados con hidromorfismo ligado a lluvias abundantes de clima muy húmedo.

Hemist: suelos turbosos con materia orgánica parcialmente descompuesta y humificada.

Saprist: suelos turbosos con materia orgánica muy descompuesta por fases aerobias por oscilación de la capa de agua.

- Vertisuelos: suelos con alto contenido en arcillas expansivas que sometidas a alternancia humectación-deseccación, provocan al de-

secarse formación de grietas anchas y profundas (al menos de 1 cm. a medio metro de profundidad) y un autoremovimiento del suelo al cerrarse con deslizamiento de las unidades estructurales y aparición de caras de frotamiento brillantes (slickensides).

Uderts: vertisuelos de clima húmedo. Grietas abiertas menos de 90 días la mayoría de los años.

Xererts: vertisuelos de clima mediterráneo, régimen xérico.

Usterts: vertisuelos de régimen de humedad ústico.

Torrerts: vertisuelos de clima árido con grietas cerradas menos de 60 días consecutivos.

- Inceptisoles: suelos con epipedón úmbrico u ócrico, con o sin horizonte cámbico, pero sin horizontes B iluviales. Sus horizontes más representativos se forman con bastante rapidez bajo clima húmedo o subhúmedo desde las regiones ecuatoriales hasta la tundra. Engloban los rankers y suelos pardos de otras clasificaciones.

Aquetps: inceptisoles hidromorfos tanto gley como pseudo-gley.

Umbrepts: inceptisoles con epipedon úmbrico, rankers y también suelos pardos con A1 úmbrico.

Andepts: inceptisoles sobre cenizas volcánicas ricos en materiales vitreos. Recientemente han sido elevados a orden: andisoles.

Ochrepts: suelos pardos con epipedon ócrico de clima templado.

Troppepts: suelos pardos tropicales, régimen térmico isomésico o más cálido.

Plaggepts: suelos con epipedón de tipo plaggem.

- Aridisoles: suelos con edafoclima árido, régimen térmico arídico, suelos desérticos y subdesérticos.

Orthids: aridisoles propiamente dichos, serosem, suelos grises.

Argids: aridisoles con horizonte B argílico o nátrico. (Como el clima actual es demasiado seco para permitir el lavado de arcillas, este debió producirse en el pasado por lo que pueden considerarse paleosuelos.)

- Mollisoles: suelos con epipedón móllico. Comprende suelos muy diversos como rendsinas, suelos pardos eutrofos muy humíferos, suelos de estepa, etc., cuyo perfil es muy variado desde A/C a A/B/C.

Aquolls: mollisoles hidromorfos.

Rendolls: rendsinas.

Albolls: suelos con un horizonte álbico —croma igual o inferior a 2— sobre un argílico o nátrico, planosuelos y solonetz.

Borolls: chernosems boreales.

Udolls: suelos de pradera húmeda, chernosems.

Ustolls: chernosems de régimen hídrico ústico.

Xerolls: suelos de estepa de régimen xérico, suelos castaños.

- *Spodosoles*: suelos con B espódico, enriquecido por iluviación en humus y sesquióxidos. Normalmente poseen también un horizonte eluvial de tipo álbico y un epipedón úmbrico o hístico. Pueden tener también otros horizontes como argílico, duripán o fragipán. Corresponden a podsoles y suelos podsólicos.

Aquods: podsoles hidromorfos, gleyzados.

Orthods: podsoles y suelos podsólicos enriquecidos en humus y sesquióxidos.

Humods: podsoles húmicos.

*Ferrod*s: podsoles férricos.

- *Alfisol*s: suelos con B argílico, o nátrico, epipedón normalmente ócrico, tasa de saturación media o alta en al menos parte del perfil y alteración reducida. Comprende numerosos tipos de suelos denominados tradicionalmente *plastosuelos* por Kubiena entre ellos los suelos rojos mediterráneos y *terra rossa* y suelos lavados en la clasificación francesa.

Acualfs: suelos hidromorfos, pseudogley lavado planosuelos.

Boralfs: suelos lavados boreales.

Udalfs: suelos lavados de clima húmedo.

Xeralfs: suelos lavados de clima mediterráneo, suelos rojos.

Ustalfs: suelos fersialíticos y ferruginosos de clima seco.

- *Ultisoles*: suelos con B argílico y tasa de saturación muy baja en todo el perfil. Fuerte alteración y clima cálido y húmedo.

Aquults: ultisoles hidromorfos.

Uduults: edafoclima húmedo.

Ustults: ultisoles de clima cálido y seco.

Xerults: ultisoles mediterráneos.

Humults: ultisoles humíferos.

- *Oxisoles*: suelos con horizontes oxico, alteración total de los minerales primarios producto de una edafogénesis prolongada bajo clima cálido y húmedo. Suelos lateríticos o ferralíticos muy ricos en sesquióxidos.

Aquox: oxisoles hidromorfos, con plintita.

Orthox: clima húmedo.

Ustox: clima cálido y seco.

Humox: oxisoles humíferos.

Torrox: clima actual muy seco. Paleosuelos formados bajo clima más húmedo.

Recientemente han sido suprimidos los *humox* y se ha creado el suborden *Perox*.

6.2.4. La clasificación de la FAO

Con el objetivo de que sirviera de base para la realización de un mapa de suelos del mundo la FAO acometió la tarea de elaborar una clasificación que superara la diversidad de criterios entre las diversas escuelas nacionales. El proyecto surge en 1960 por recomendación del 7.º Congreso de la Asociación Internacional de la Ciencia del suelo. Una primera versión con 79 tipos base agrupados en 23 grupos data de 1967 y fue aprobada en el Congreso de Adelaida en 1968. Posteriores revisiones fueron ampliando el número de unidades hasta llegar en la versión de 1988 a los 28 grupos siguientes subdivididos en 143 tipos.

- *Fluvisoles* (FL): suelos aluviales y coluviales. 7 tipos o unidades.
- *Gleysoles* (GL): suelos hidromorfos. 8 tipos.
- *Regosoles* (RG): suelos poco evolucionados (sin horizontes distintos de un ócrico o úmbrico, sobre material no consolidado). 6 tipos.
- *Leptosoles* (LP): (lithosoles y rankeres de clasificaciones anteriores), suelos poco desarrollados sobre material consolidado. 7 tipos.
- *Arenosoles* (AR): suelos arenosos profundos. 7 tipos.
- *Andosoles* (AN): suelos con propiedades ándicas sobre cenizas volcánicas. 6 tipos.
- *Vertisoles* (VR): suelos con al menos 30% de arcillas expansivas. 4 tipos.
- *Cambisoles* (CM): suelos con horizonte cámbico. Suelos pardos. 9 tipos.
- *Calcisoles* (CL): suelos con horizonte Ca cálcico o petrocálcico y sin otros horizontes que no sean un ócrico, un cámbico o un argílico (argílico) invadido por Ca. 3 tipos.
- *Gypsisoles* (GY): suelos con horizonte gypsico o petrogypsico sin otros horizontes que no sean ócrico, cámbico, argílico o cálcico. 4 tipos.
- *Solonetz* (SN): suelos con B nátrico. 6 tipos.
- *Solonchaks* (SC): suelos salinos, sin B nátrico, sin otros horizontes que un A humífero o hístico, un cámbico o un cálcico o gypsico.
- *Kastanosems* (KS): suelos castaños. 4 grupos.
- *Chernosems* (HH): chernosems. 5 tipos.

- Phaeozems (PH): brunisems y chernosems lavados. 5 tipos.
- Greyzems (GR): suelos grises forestales. 2 tipos.
- Luvisols (LV): suelos con B argílico y S/T mayor del 50%. Suelos lavados, suelos rojos mediterráneos. 8 tipos.
- Lixisols (LX): suelos con B argílico y baja capacidad de cambio (inferior al 24 meq. por 100 g de arcilla) y tasa de saturación superior al 50%. 6 tipos.
- Planosoles (PL): planosuelos. 5 tipos.
- Podsoluvisols (PD): suelos lavados y podsólicos glóssicos. 5 tipos.
- Podzols (PZ): podsoles. 6 tipos.
- Acrisols (AC): como lixisoles pero con tasa de saturación inferior al 50%. Suelos lavados ácidos ultisoles. 5 tipos.
- Alisoles (AL): como acrisoles pero con capacidad de cambio superior a 24 meq. por 100 g de arcilla. Ultisoles. 6 tipos.
- Nitisoles (NT): suelos ferruginosos con propiedades nítricas y B argílico. 3 tipos.
- Ferralsoles (FR): suelos con B férrico. Suelos ferralíticos tropicales. 5 tipos.
- Plintosoles (PL): suelos hidromorfos tropicales con plintita. 4 tipos.
- Histosols (HS): suelos con A0 hístico, suelos turbosos.
- Anthrosols (AT): suelos profundamente modificados en sus características principales por el hombre por laboreo, aportes orgánicos o irrigación prolongada.

Aparte de un notable aumento del número de unidades menores hasta casi duplicar la cifra inicial esta última versión de la clasificación de la FAO reconoce 8 grupos o tipos principales no señalados en las primeras versiones. Se trata de los Leptosoles, Calcisoles, Gypsisoles, Lixisoles, Alisoles, Plintisoles y Antrosoles. En compensación no figuran algunas denominaciones y tipos presentes en las primeras clasificaciones como litosoles, rendsinas, rankeres, yermosoles y xerosoles. Los tres primeros quedan en su mayor parte refundidos en los Leptosoles, a lo que indudablemente debe contribuir el deseo de facilitar la cartografía, que constituye su finalidad inicial. La supresión de yermosoles y xerosoles consagra la desaparición del edafoclima, aridez, como criterio de clasificación, y su sustitución por criterio químico ligado al material de origen: calcisoles y gypsisoles.

La clasificación de la FAO debido a las razones que motivaron su origen es más una ordenación lógica y operativa de cara a la cartografía que una verdadera clasificación genética o taxonómica. Por ello se mueve solo en dos niveles intermedios sin descender a niveles como los de familia o serie de la clasificación americana y sin plantearse el problema de establecer un número reducido de unidades del más alto

rango. Es evidente que el número de unidades principales que utiliza es excesivo para una clasificación y que varios grupos de estos tipos principales podrían fácilmente agruparse en unidades de rango superior. Por ejemplo los suelos de estepa, los suelos lavados con B argílico, etc. Pero como señala Duchaufour, la experiencia demuestra que es más fácil llegar a un acuerdo internacional en la definición de unidades intermedias a nivel de grupos que establecer una clasificación plenamente jerarquizada. La clasificación de la FAO pretende ser útil y operativa y esto obliga a rehuir los aspectos más conflictivos y basarse en los puntos de coincidencia y más fácil acuerdo.

Estos orígenes y esta finalidad explican su eclecticismo. Gran parte de las denominaciones que utiliza proceden de clasificaciones tradicionales, chernozems, solonetz, etc. Otras proceden más o menos directamente de la clasificación americana, como vertisoles, andosoles, etc. y otras son nuevas. En cuanto a los criterios utilizados en la definición de los tipos guarda estrechas relaciones con la Soil Taxonomy, de la que toma la mayoría de los horizontes diagnóstico que utiliza como criterio fundamental. Difiere sin embargo en aspectos importantes: confiere una importancia mucho menor al edafoclima. Los criterios para la identificación de suelos y horizontes son más sencillos y manejables. Por último, concede una atención preferente mayor que en las clasificaciones europeas y en la Soil Taxonomy a propiedades que aparte de su mayor o menor significación genética o ecológica resultan importantes de cara al aprovechamiento de los suelos como son las distintas modalidades de hidromorfismo y la presencia de permafrost en los suelos de regiones frías. Esto se manifiesta por ejemplo en la presencia de subtipos gléycos (gleyc) con permafrost (gelic) en varios grupos, además de la individualización de los grupos hidromorfos de gleysoles y plintisoles. Recordemos que la presencia de plintita era una propiedad de varios tipos de horizontes en la clasificación norteamericana pero no un tipo de horizonte.

6.3. Evolución edafogenética y tipos de suelos

6.3.1. Suelos brutos e insuficientemente evolucionados

La expresión insuficientemente evolucionados que hemos añadido a la denominación general de suelos brutos la utilizamos en sentido restringido para poder incluir las formas de transición hacia los suelos poco evolucionados, pues en sentido amplio serían poco evolucionados todos los que no han completado sus posibilidades evolutivas. Suelen

diferenciarse y clasificarse en función del material de partida o de su carácter zonal o azonal.

En función del material de partida o roca madre es habitual distinguir entre litosuelos y regosoles. Los primeros se desarrollan sobre sustratos duros y compactos, por lo que puede hablarse también de suelos rocosos, y la evolución hacia etapas más evolucionadas pasa por la disgregación o alteración de la roca, por lo que es con frecuencia un proceso muy lento. Los segundos se forman sobre sustratos sueltos o blandos y en ellos el paso a suelos más evolucionados es en principio más fácil.

Dentro de los regosuelos en sentido amplio cabe distinguir varios tipos en función de las propiedades u origen del material inicial o del clima. Así los suelos de dunas y arenales forman un grupo especial, arenosoles (FAO) o psamments (USA) distinto de los regosoles normales. Igualmente los aluviones recientes pueden ser separados como suelos aluviales, fluvisoles (FAO) o fluvents (USA). El edafoclima, y más concretamente la presencia de un permafrost, define a los criosoles de la FAO y diversos grandes grupos de la clasificación americana.

La idea de zonalidad ha sido también utilizada para clasificar estos suelos incipientes y es frecuente dividirlos en zonales y azonales. Pueden considerarse en principio zonales únicamente en regiones que por su clima desértico o muy frío resultan inadecuadas para la formación de suelos mínimamente evolucionados.

En los desiertos más rigurosos puede resultar inadecuado hablar de suelos y denominaciones como erg, reg o takir tienen un significado más litomorfológico que edáfico. Bastan sin embargo unas precipitaciones escasas para permitir un mínimo aporte de materia orgánica y un cierto lavado de parte de los elementos más solubles como sales, yesos o carbonatos. Puede así iniciarse la formación de un horizonte A poco húmifero característico de los serosem o suelos grises subdesérticos, de encostramientos y costras propios de los xerosoles (FAO) o tierras yermas de Kubiena o eflorescencias salinas tan típicas de los solonchaks.

En la tundra las bajas temperaturas limitan la edafogénesis y también el desarrollo de la vegetación. Aunque los aportes de materia orgánica son escasos la extrema lentitud de la humificación facilita la acumulación de materia orgánica y la evolución, por formación de un horizonte A, hacia suelos tipo ranker (criosoles con mor) en medios drenados, o turbosos (criosoles turbosos) o gleyzados (criosoles gleicos), en medios mal drenados o hidromorfos, que están muy extendidos por la frecuente presencia de un permafrost a escasa profundidad. La crioturbación conduce por su parte a la formación de los llamados suelos poligonales que son más bien una forma de relieve.

6.3.2. Suelos húmiferos poco evolucionados

Fuera de las áreas más desfavorables de las regiones áridas y frías los suelos brutos tienen siempre un claro significado azonal. Representan la etapa más inicial de la edafogénesis en vertientes sometidas a erosión intensa, litosuelos y regosuelos de erosión, en depósitos muy recientes, suelos aluviales no o muy poco evolucionados, o material muy desfavorable para la edafogénesis, suelos de arenales y dunas o arenosoles.

En clima fresco y húmedo, salvo que una erosión muy activa lo impida, se forma rápidamente un horizonte A húmifero cuya génesis está todavía fuertemente condicionada por la naturaleza química del sustrato que a través de su influencia en el proceso de humificación determina que se forme un ranker, un andosol o una rendsina.

Estos tres tipos de suelos tienen en común su perfil A/C con un A₁ rico en humus poco evolucionado y el formarse en condiciones climáticas bastante semejantes, frescas y húmedas, preferentemente de montaña. Difieren, sin embargo, en sus propiedades físicas y químicas resultado de la intervención de procesos diferentes.

El ranker es el suelo poco evolucionado típico de los sustratos silíceos, con un A₁ rico en humus ácido tipo mor o moder con pH bajo, fuerte desaturación, alta relación C/N y estructura suelta o particular. En el piso alpino y ciertas áreas de tundra puede representar la etapa final de evolución del suelo, pero también aparecen en climas más templados en vertientes en las que la erosión impide la formación de suelos más evolucionados.

Además de los rankeres alpino y ártico y del ranker de erosión existen otras variantes bien iniciales, protoranker, bien de paso a suelos más evolucionados, ranker pardo hacia los suelos pardos y ranker criptopodsólico o nanopodsol ártico hacia los podsoles. El ranker criptopodsólico incluye los llamados anteriormente ranker alpino y ranker atlántico presentando horizontes húmiferos superpuestos: un A₁ típico en superficie e inmediatamente bajo él un horizonte húmifero con caracteres intermedios entre un A₁ y un Bh espódico por su riqueza no sólo en humus sino también en hierro y aluminio.

Por su parte el llamado xeroranker, propio de regiones mediterráneas, se distingue por su menor contenido en materia orgánica y color más claro, así como con frecuencia por su pH menos bajo, rasgos todos ellos relacionados con un clima más seco y menores aportes de materia orgánica.

Los andosoles se desarrollan sobre cenizas y otros materiales volcánicos ricos en elementos vítreos mediante el proceso de andosolización. Rasgos típicos de los andosoles son los altos valores del contenido

en materia orgánica, del 15 al 30%, de la capacidad de retención de agua, superior al 100%, y alta capacidad de cambio. Este último rasgo se debe a la formación masiva de complejos amorfos humus-aluminio, lo que implica una evolución más avanzada y compleja que la que corresponde a los rankeres y que pasa por varias fases. Más que un suelo poco evolucionado los andosoles son un suelo poco diferenciado.

Las rendsinas comparten con rankeres y andosoles su perfil A/C, alto contenido en humus y color oscuro o negro, pero difieren por su pH elevado y complejo absorbente saturado por la abundancia de calcio, ya que se desarrollan sobre materiales calizos mediante el proceso de carbonatación. Otros rasgos suyos son la alta capacidad de cambio, la estructura grumosa gruesa muy estable debida a la formación de agregados arcilla-calcio-humus y la frecuente presencia de cantos calizos. Como variantes de las rendsinas típicas pueden considerarse las formadas sobre dolomías, rendsinas dolomíticas y sobre yesos, rendsinas de yeso. En las rendsinas más evolucionadas se inicia entre el A₁ y el C o R la formación de un (B) de alteración, propio de las rendsinas pardas o empardecidas.

Al igual que sucedía en los rankeres en las regiones mediterráneas la sequedad puede impedir la formación de rendsinas típicas, que son propias de climas húmedos, en su lugar aparecen las llamadas xerorendsinas, más pobres en materia orgánica y de color más claro. Las llamadas pararendsinas, formadas sobre sustratos graníticos ricos en feldespatos calcosódicos que liberan calcio por alteración en climas secos que impiden su explotación fuera del suelo, se asemejan por su perfil a las xerorendsinas, pero al intervenir en su génesis la alteración están más emparentadas con los suelos pardos.

6.3.3. Suelos evolucionados de la zona templada húmeda

En etapas evolutivas más avanzadas temperatura y tipo de vegetación desplazan al sustrato como factores principales de la edafogénesis y a través de procesos de empardecimiento, lavado de arcillas o podsolización conducen a un perfil más diferenciado de tipo A/(B)/C o A₁/A₂/B/C por aparición de horizontes de alteración o de eluviación e iluviación. Al primer tipo de perfil corresponden los suelos pardos o tierras pardas y al segundo los suelos pardos lavados y los podsoles.

6.3.3.1. Podsoles

El elevado número de horizontes y la fuerte diferenciación del perfil hace de los podsoles uno de los tipos de suelos más conocidos. Su

nombre, de origen ruso, alude al color ceniciento, blanquecino de su rasgo más llamativo: la presencia de un horizonte eluvial de textura muy arenosa y color muy claro producto de la emigración de ácidos orgánicos muy solubles y de óxidos de hierro y aluminio cuya solubilidad es facilitada por la fuerte acidez. Su rasgo definitorio no es sin embargo este horizonte A₂ sino el B espódico, en él precipita y se acumulan estos complejos móviles orgánico-minerales en el que con frecuencia pueden distinguirse dos subhorizontes uno humífero, Bh, en el que predomina la iluviación de compuestos orgánicos, situado inmediatamente debajo del A₂ eluvial y otro más profundo caracterizado por la acumulación de sesquióxidos, sobre todo hierro, Bs o Bfe. En superficie un A₀ de restos orgánicos parcialmente descompuestos y un A₁ humífero completan el perfil.

El área fundamental de los podsoles son los dominios de los bosques de coníferas tanto boreales como subalpinos, donde unas temperaturas bajas, clima húmedo y vegetación acidificante favorecen el proceso de podsolización. Por ello los podsoles han sido considerados desde su definición a finales del siglo pasado por la escuela rusa como prototipo de suelo zonal. Sin embargo existen también en otras zonas climáticas, incluso tropicales, siempre que a un clima húmedo se unan otras condiciones favorables.

6.3.3.2. Suelos pardos

El rasgo fundamental de los suelos pardos es la presencia de un horizonte de alteración de tipo cámbico bajo un A₁ de tipo ócrico por lo que su perfil es del tipo A/(B)/C. El proceso de empardecimiento responsable de su formación determina sus principales características: moderada acidez, tasa de saturación media o alta, turnover rápido, intensa actividad biológica, bajo contenido en materia orgánica con humus de tipo mull y buena estructura y aireación con formación de agregados estables arcilla-humus-hierro.

Las condiciones más favorables para la formación de los suelos pardos corresponden a un clima templado moderadamente húmedo con vegetación de frondosas que aportan restos fácilmente humificables. Al suelo pardo puede llegarse por evolución desde distintos suelos poco evolucionados de perfil A/C. Desde los rankeres el paso se hace a través del estadio de transición representado por el ranker pardo. Desde las rendsinas el proceso es más complejo: de la rendsina se pasa al suelo pardo calizo y de éste por descarbonatación al suelo pardo. Los suelos pardos pueden formarse también en climas más cálidos.

En la zona tropical los llamados suelos pardos tropicales represen-

tan una fase inicial de alteración moderada de tránsito hacia suelos de alteración intensa. En la zona mediterránea están muy extendidos y aunque no representen el final de la evolución edafogenética si son una etapa de larga duración, dada la lentitud o dificultad de alcanzar la etapa de suelo rojo mediterráneo. Los suelos pardos mediterráneos o tierra parda meridional tienden a evolucionar por fersialitización y rubefacción hacia los llamados suelos rojos mediterráneos.

Por lavado de arcillas los suelos pardos evolucionan hacia los suelos pardos lavados. Su perfil de tipo $A_1/(B)/C$ se va transformando en $A_1/A_2/Bt/C$. Este proceso resulta en ocasiones de la propia evolución natural de los suelos pardos en medios favorables al lavado de arcillas, bien por insuficiencia de calcio, bien por excesiva acidez o déficit de aireación. Todo ello puede favorecer el arrastre de arcillas hacia la parte inferior del perfil con formación paralela de un A_2 limoso de color claro, pero no blanco, y de un B argílico. Con frecuencia sin embargo el proceso se debe a una degradación de la vegetación de origen antrópico seguida de la instalación de una vegetación acidificante. Si la degradación es demasiado acentuada se rebasa la fase de suelo pardo lavado. La actividad biológica disminuye y la formación en superficie de humus tipo mor abre el camino a la podsolización. Los podsoles secundarios así formados pueden conservar en su parte infepodsólico en la parte superior (podsoluvisoles de la clasificación de la FAO).

6.3.4. Suelos de estepa y vertisuelos

Los llamados suelos de estepa, chernosems o tierras negras, castañosem o suelos castaños y brunizems o phaeozem, y los vertisoles tienen en común el ser suelos de textura fina con alto contenido en arcillas 2/1, y más concretamente montmorillonitas, un edafoclima contrastado con alternancia de periodos de desecación y humectación y una distribución bastante homogénea de humus muy polimerizado e íntimamente unido a la arcilla en profundidad. Se cuentan por ello entre los suelos más fértiles del mundo. Hay sin embargo entre ellos diferencias importantes en cuanto a su génesis y propiedades.

Los suelos de estepa son considerados suelos zonales, ligados a unos determinados tipos de clima y de vegetación. En cambio los vertisuelos son claramente intrazonales, pues, aunque precisan un edafoclima con alternancia de desecación y humectación, sólo pueden desarrollarse sobre un sustrato muy concreto, con más del 30% de arcillas expansivas. La riqueza en arcillas expansivas es en unos casos heredada del material de origen y en otros producto de una intensa

neoformación. Esto permite distinguir dos tipos de vertisuelos: los llamados litomorfos, crómicos o coloreados y los vertisuelos topomorfos u oscuros. Estos últimos situados en depresiones y áreas mal drenadas sufren un intenso encharcamiento y muestran una alteración y neoformación más activa y son los vertisuelos más típicos. El carácter zonal de los suelos de estepa es muy acusado y destaca especialmente en la URSS donde fueron estudiados y definidos.

El chernosem típico que suele considerarse el ejemplo más representativo, tiene un perfil muy característico. El horizonte A, rico en humus y de color negro alcanza gran espesor y está normalmente saturado, aunque descarbonatado. En profundidad existe un horizonte Ca con vetas de acumulación de carbonato cálcico. El chernosem típico corresponde a la parte más húmeda de la estepa rusa, a la franja llamada bosque-estepa.

Hacia el norte de clima más frío y húmedo se suceden primero el chernosem lavado, ya carente de horizonte Ca pero que presenta horizonte argílico, y después el suelo gris forestal o greyzem ya bajo bosque de frondosas. Hacia el sur las precipitaciones disminuyen y con

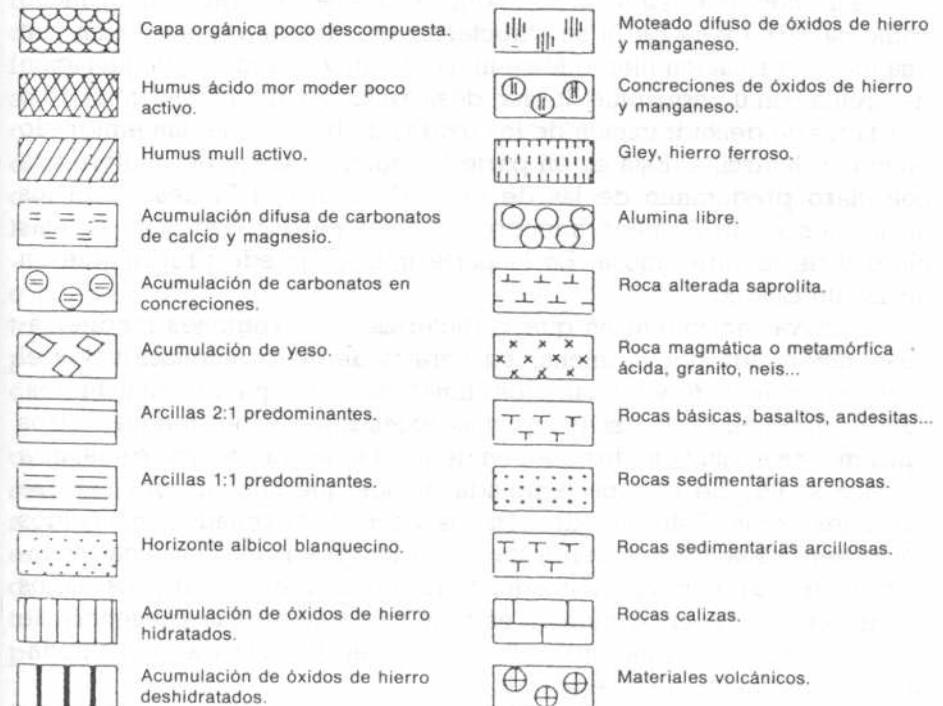


Figura 20. Cartela de tramas utilizadas en los perfiles de suelos. (FAO).

ellas la profundidad y contenido en humus del horizonte A, al tiempo que el horizonte A gana en espesor y se acerca a la superficie. Sucesivamente aparecen el chernosem de estepa, los suelos castaños o castañosem y por último los xerosoles y suelos grises subdesérticos.

6.3.5. Los suelos mediterráneos. Entre lo templado y lo tropical

La formación y evolución de los suelos en las regiones de clima mediterráneo presenta caracteres intermedios entre la edafogénesis de las regiones de clima templado húmedo y las de clima tropical. Las temperaturas ya elevadas permiten la aparición de procesos de alteración geoquímica como en las regiones cálidas y húmedas, pero la desecación estival del suelo limita su eficacia y aún en suelos antiguos, aunque más avanzados que en la zona templada húmeda no llega a la intensidad propia de las regiones tropicales.

Los suelos más evolucionados que han sufrido una edafogénesis prolongada corresponden a los llamados suelos rojos mediterráneos, cuyos rasgos fundamentales se deben a los procesos de ferralizacion y rubefacción. Pueden formarse sobre cualquier sustrato, tanto silíceo como calcáreo y su perfil se caracteriza por una fuerte alteración con una elevada relación hierro libre-hierro total, y una marcada iluviación de arcilla con un horizonte Bt bien desarrollado y de intenso color rojo por la fuerte deshidratación de los óxidos de hierro que han emigrado junto con la arcilla. Esta es en parte heredada y en parte neoformada con claro predominio de las de tipo 2/1. Sobre el Bt descansan los horizontes A: un A₁ poco húmedo de color pardorrojizo y un A₂ más claro y de textura limosa. En la parte inferior puede presentarse un horizonte cálcico.

La activa morfogénesis que caracteriza a las regiones mediterráneas, favorecida por la intensidad horaria de las precipitaciones y el relieve accidentado y los cambios climáticos, hace que los suelos rojos, aunque frecuentes, no sean los más extendidos y predominan otros tipos menos evolucionados que, en general muestran mayor semejanza con los suelos de la zona templada de los que suelen considerarse variantes secas. Esto sucede con los poco desarrollados, conocidos como xeroranker y xerorendsina y con los que presentan una evolución moderada, como los llamados tierra parda meridional y los suelos pardo-rojizos. En estos últimos es muy característica la presencia de costras calizas, así como en los llamados suelos marrones, con afinidades con los suelos de estepa.

6.3.6. Suelos con edafogénesis de tipo tropical

Las regiones con clima cálido y húmedo permiten la actuación de procesos de ferruginación y ferralizacion caracterizados por una alteración geoquímica que si ha sido suficientemente prolongada llega a ser total, por lo que la fracción mineral puede llegar a estar compuesta exclusivamente por cuarzo, sesquióxidos y arcillas de neoformación de tipo caolinita.

Estos procesos son sin embargo muy lentos, de ciclo largo, y por ello junto a suelos resultantes de ellos encontramos también suelos menos evolucionados en los que la edafogénesis se asemeja más a la de la zona templada. Este es el caso de los llamados suelos pardos tropicales y los suelos rojos tropicales. En los primeros, propios de rocas básicas ricas en Ca y Mg, las arcillas son heredadas y de tipo 2/1 y en los segundos hay ya neoformación de caolinita y la rubefacción es intensa. El perfil en ambos es de tipo A/(B)/C.

Los suelos ferruginosos representan un grado de evolución mayor y en ellos la neoformación de caolinita es muy intensa. En consecuencia disminuye la capacidad de cambio que es inferior a 24 mq por 100 gr. de arcilla, aunque no tan baja como en los suelos ferralíticos. El perfil de los suelos ferruginosos o acrisoles (FAO) es de tipo A₁/A₂/Bt/C con frecuente hidromorfismo en profundidad. El horizonte A₁ está más desarrollado en climas con estación seca y el A₂ alcanza un espesor del orden del medio metro. El Bt llega hasta más de dos metros de profundidad y se caracteriza por argilares brillantes poco definidos. En la clasificación USA estos suelos se incluyen principalmente en los ultisoles.

Un paso más avanzado en la alteración corresponde a los ferrisoles o nitisoles (FAO). Duchaufour señala que los ferrisoles pueden tener todavía un horizonte Bt poco definido o carecer ya de él. La FAO por su parte señala como rasgo típico de los nitisoles una fuerte disminución del contenido en arcilla en profundidad.

Por último los suelos ferralíticos y ferralitas, ferralsoles (FAO) u oxisoles (USA) se caracterizan por un alteración total. Son propios de superficies muy antiguas y clima sin desecación acusada. Bajo un horizonte A con mull ácido y empobrecido en arcilla e hierro se encuentra en los ferralíticos un B enriquecido en hierro rojo u ocre. En profundidad el (B) óxico puede alcanzar un espesor de bastantes metros constituyendo la zona moteada y en la base la zona de alteración se diferencia por su pH neutro.

6.3.7. Suelos salinos

Duchaufour distingue entre suelos salinos, que contienen sales y suelos sódicos o alcalinos que contienen sodio reuniendo ambos bajo la denominación de suelos salsódicos. Hemos preferido no obstante conservar la denominación tradicional para referirnos a ambos.

El tratamiento de los suelos salinos varía según las clasificaciones. Duchaufour distingue:

- Suelos salinos con complejo cálcico o solonchak cálcico.
- Suelos salinos con complejo sódico o solonchak sódico.
- Suelos salinos con sulfato-reducción o suelos de poders y manglares.
- Suelos alcalinos no lavados o solonchak-solonetz.
- Suelos salinos con lavado de arcillas sódicas o solonetz.
- Suelos salinos degradados o solod con acidificación en superficie y que forma transición con los planosuelos si esta se prolonga en profundidad.

La clasificación americana no los reúne en una categoría especial sino que los distribuye entre distintos órdenes y subórdenes. Define no obstante para ellos los horizontes sálico y nátrico, que corresponden en líneas generales a los solonchak y solonetz.

La FAO por su parte distingue dos grupos solonchak y solonetz.

Los solonchak se caracterizan por su perfil A/C, su pH tanto más elevado cuanto mayor sea la proporción de sodio de cambio y la formación de eflorescencias en periodo seco. Los solonetz por su parte son suelos de perfil $A_1/A_2/B_n/C$ con lavado de arcillas sódicas, formación de un A_2 parcialmente decolorado y un B nátrico con una estructura en columnas redondeadas muy típica.

Los suelos salinos son considerados suelos intrazonales por depender su formación de la presencia de sales en el suelo. No son sin embargo indiferentes al clima, pues en regiones húmedas su presencia se limita a áreas costeras afectadas por agua marina, mientras en las regiones secas permanecen en el suelo o se concentran en las depresiones, por lo que están mucho más extendidos.

6.3.8. Suelos hidromorfos

El hidromorfismo es un proceso típicamente azonal en el que la presencia de agua estancada, carente de oxígeno, influye de modo decisivo en el estado del hierro y si afecta a los horizontes A también en la humificación. Esto permite distinguir de entrada dos grupos de

suelos hidromorfos: los suelos hidromorfos orgánicos o turberas y los suelos no orgánicos, o minerales, gleyzados o pseudogleyzados.

Las turberas o histosoles (USA y FAO) son suelos encharcados permanente o casi permanentemente hasta la superficie. El hidromorfismo frena la descomposición de la materia orgánica de modo que los aportes superan a la mineralización y ésta se acumula hasta espesores que pueden alcanzar varios metros. Es clásica la distinción entre turberas bajas y turberas altas. Las primeras se forman en cualquier área inundada o sometida a una capa de agua muy alta y permanente. Son las únicas que pueden ser eutrofas. Las segundas son propias de climas muy húmedos y frescos bajo vegetación de musgos del género *Sphagnum* cuyos restos forman una masa esponjosa con gran poder de absorción de agua.

Los suelos hidromorfos no orgánicos pueden presentar un hidromorfismo permanente, gley, o estacional, pseudogley. Los primeros son, evidentemente, los más representativos, su rasgo más significativo es la reducción y movilidad del hierro.

El tratamiento de los suelos hidromorfos no orgánicos varía según las clasificaciones. La Soil Taxonomy no propone para ellos un orden especial, sino que distingue en la mayoría de los órdenes un suborden ácuico sin tomar en consideración el carácter estacional o permanente del hidromorfismo, pero en las demás clasificaciones suelen constituir un grupo especial y distinguirse entre encharcamiento temporal, pseudogley, y permanente, gley.

El carácter permanente del hidromorfismo de los gley suele ir ligado a la presencia de una capa de agua profunda de flujo muy lento y por tanto pobre en oxígeno. Son por tanto muy característicos de los valles aluviales. Su rasgo más destacado es la fuerte reducción del hierro. Si el medio no es muy ácido el hierro tiende a acumularse en la parte inferior del perfil dando al suelo un color verde oliva o azulado. En el límite superior de la capa de agua que puede sufrir variaciones estacionales parte del hierro reducido se oxida formándose concreciones herrumbrosas. El perfil tipo, según Duchaufour, constaría por tanto de un A_1 muy húmifero y bajo él dos horizontes gley: el superior oxidado, G_0 , y el inferior reducido, G_r .

El pseudogley por su parte debe el carácter temporal de su hidromorfismo a la mala permeabilidad con formación de una cpa de agua suspendida estacional a escasa profundidad. El hierro reducido durante la fase de encharcamiento emigra a corta distancia se oxida durante la fase de desecación formando concreciones cuyo color rojizo contrasta con las vetas decoloradas que han perdido su hierro.

Existen, además, otros suelos hidromorfos entre los que cabe citar los pelosoles, los planosoles y los suelos con plintita. Los dos últimos

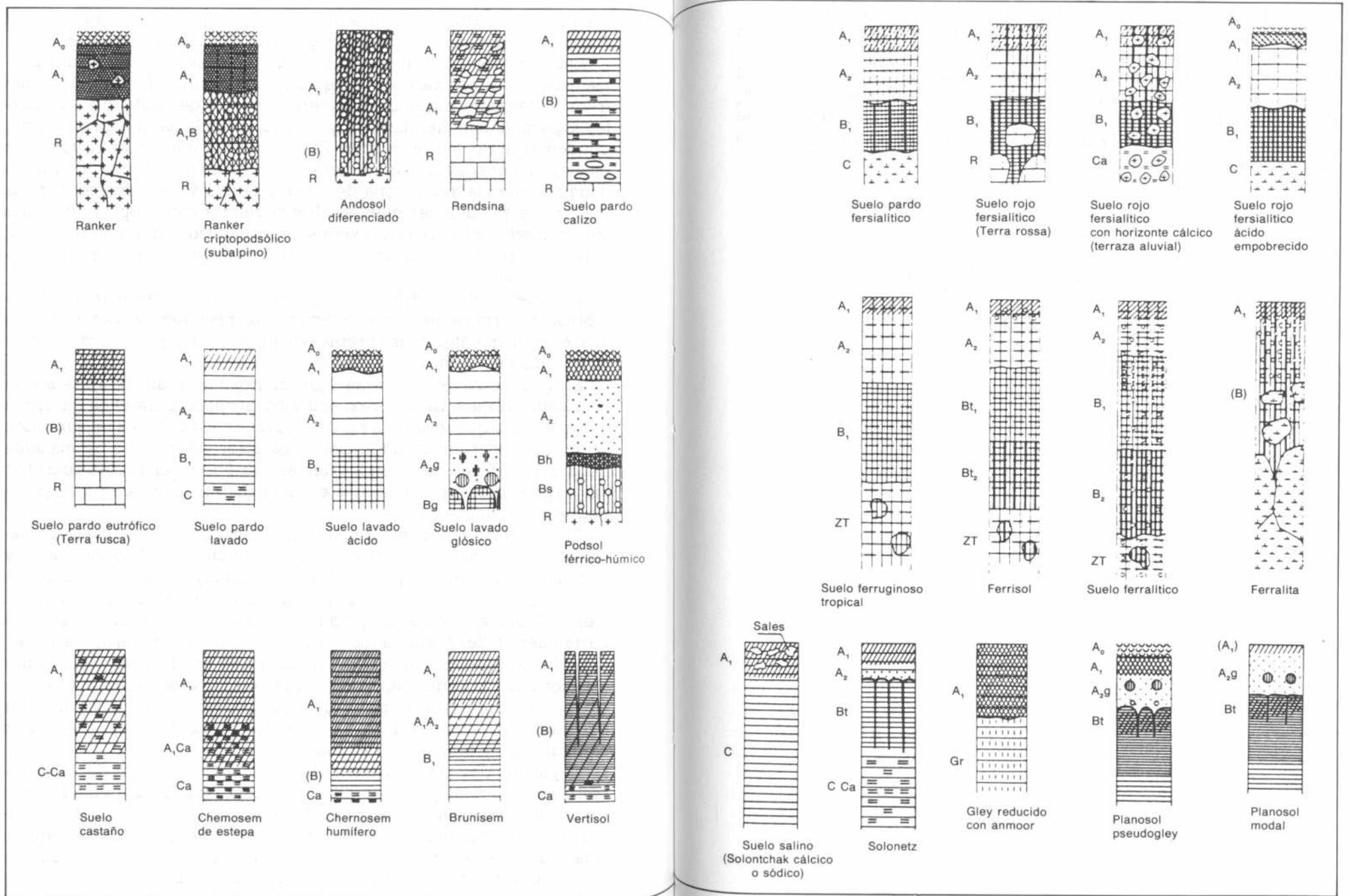


Figura 21. Ejemplos de perfiles de suelos. (PH. Duchaufour, 1987).

forman grupo propio en la clasificación de la FAO. Los primeros son suelos poco evolucionados sobre material rico en arcillas finas con déficit de aireación cuando están húmedas. En los segundos es la presencia de un B argílico poco permeable la causa del hidromorfismo. El hierro reducido es exportado lateralmente y sobre el Bt se forma un A₂ álbico con contacto brusco entre ambos horizontes. La formación de plintita es utilizada por la FAO cuando su intensidad y proximidad a la superficie son suficientes.

TERCERA PARTE BIOGEOGRAFÍA ZONAL

7.

Las zonas templada y fría

7.1. Rasgos generales y subdivisión

La existencia de una estación fría o menos cálida, pero ya con cierto riesgo de heladas y daños por frío, que impone una paralización, o al menos una marcada disminución del crecimiento, y la estacionalidad clara de todas las actividades biológicas, es la diferencia fundamental que separa la vegetación de las zonas templadas y frías de la zona tropical y también el principal factor diferenciador dentro de ellas. Desde las latitudes subtropicales hasta las tierras polares el frío invernal se va acentuando, la duración de la estación vegetativa se acorta y el verano va siendo cada vez menos caluroso. La vegetación acusa estos cambios y varias formaciones vegetales bien definidas se suceden una tras otra desde los bosques laurifolios o esclerófilos subtropicales hasta las tundras polares.

A esta diferenciación latitudinal hay que añadir la división de estos dominios entre el hemisferio norte y el sur separados por la zona tropical. De esta separación derivan varias diferencias importantes.

Las zonas templada y fría del hemisferio norte se hallan separadas de la zona tropical en África y gran parte de Asia y América por extensas zonas áridas, elevadas montañas o mares de modo que su contacto directo se reduce casi exclusivamente al Extremo Oriente. Al mismo tiempo las semejanzas internas son grandes; pertenecen todas al reino Holártico y las principales familias y géneros en regiones de los distintos continentes de clima semejante son las mismas. En cambio en el hemisferio sur hay continuidad física entre la zona templada y la zona

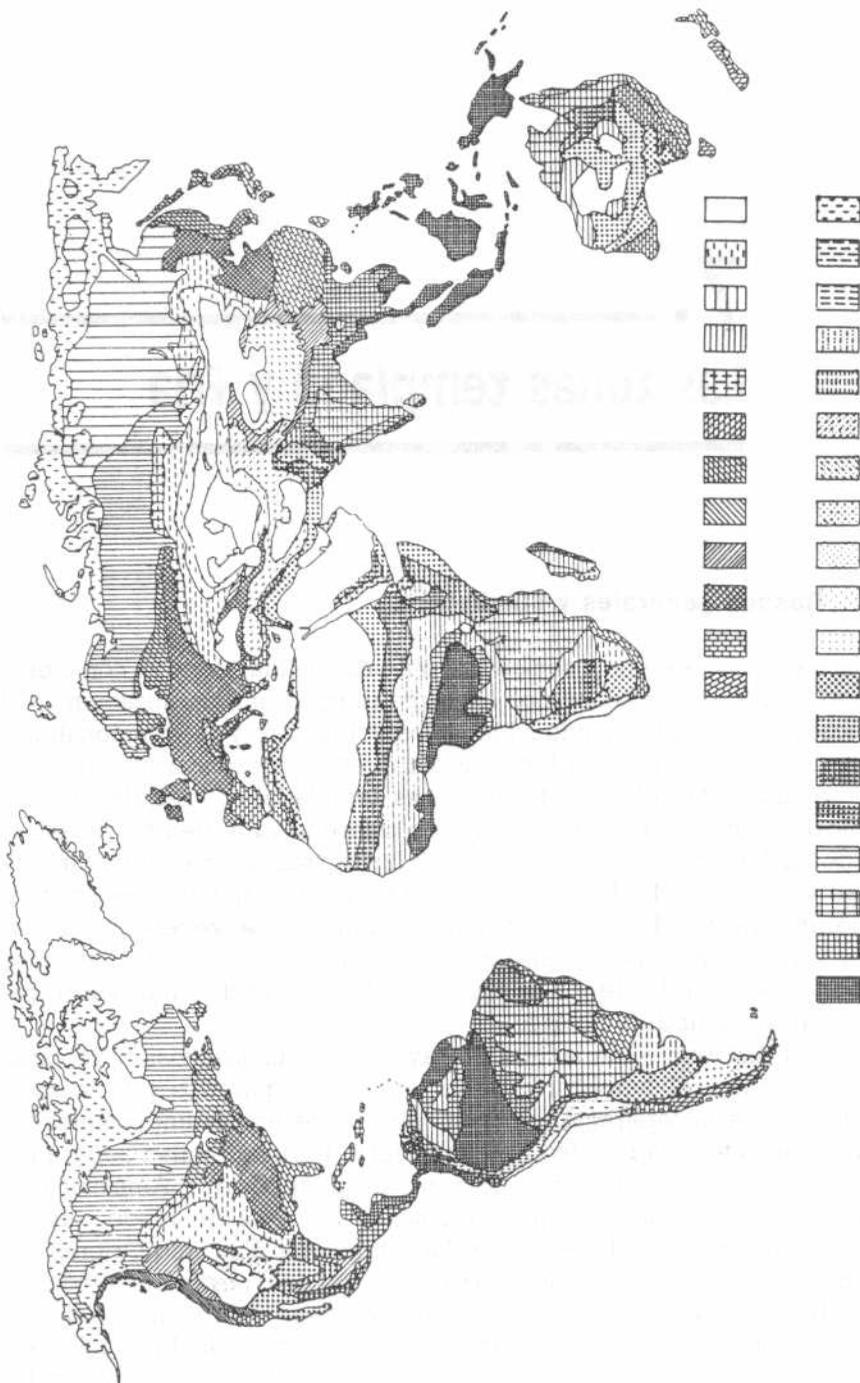


Figura 22.

tropical y los límites entre dominios de vegetación y territorios florísticos no coinciden. La región de El Cabo forma por sí sola el reino Capense, el sur de Chile y de Nueva Zelanda pertenecen al reino Antártico y Australia y Tasmania al reino Australiano, que incluye no sólo dominios templados, sino también tropicales y áridos, pero el resto de las tierras templadas del hemisferio sur pertenecen a reinos tropicales: al Paleotropical las de África y Oceanía, y al Neotropical las sudamericanas. La complejidad florística de la zona templada del hemisferio sur es por tanto mucho mayor y esto se refleja en las familias y géneros dominantes en sus principales de sus formaciones vegetales. La más temprana separación y mayor aislamiento de las masas continentales del hemisferio sur es la causa de su mayor complejidad y alejamiento florístico.

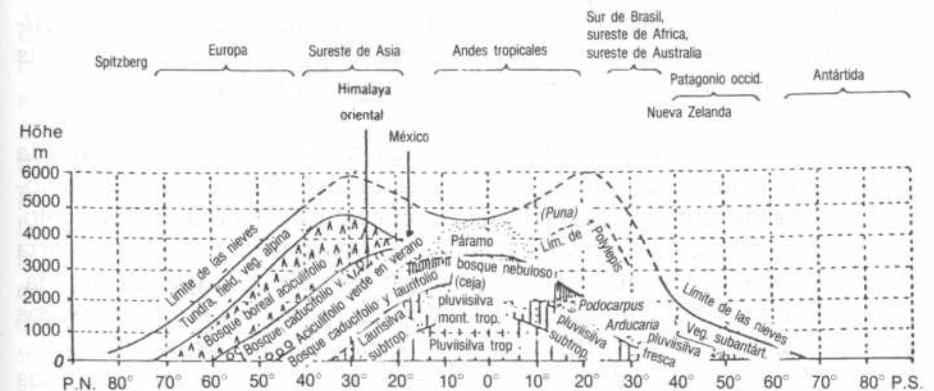


Figura 23. Disposición latitudinal y altitudinal de las grandes formaciones vegetales según J. Schmithüsen, 1965.

7.2. Las zonas ártica y subantártica. La tundra

Más allá del límite del bosque, que viene marcado aproximadamente por la isoterma de 10 °C en el mes más cálido se extiende por tierras árticas en el hemisferio norte y subantárticas en el sur, el dominio de la tundra. Bajo este nombre, usado tanto en sentido biogeográfico y climático como simplemente territorial, comprensivo de todos los caracteres del medio, se incluyen tipos de vegetación muy variados y que presentan también diferencias entre ambos hemisferios.

7.2.1. La tundra ártica

En el hemisferio norte además de una amplia zona ecotónica o de transición taiga-tundra conocida como tundra arbolada y dentro ya de la tundra propiamente dicha pueden distinguirse:

- Matorrales de arbustos y arbolitos enanos, hasta 2 m de altura y de hoja caduca. Principalmente sauces y abedules, pero también alisos y serbales.
- Landas subarbuscivas de corta talla o reptantes en que suelen dominar ericáceas de hojas gruesas y pequeñas: *Empetrum*, *Vaccinium*, *Loiseluria*, etc.
- Formaciones cerradas más o menos cerradas e higrófilas de gramineas, ciperáceas y juncáceas.
- Amplios espacios carentes de plantas superiores y ocupadas a veces de modo muy discontinuo sólo por musgos y líquenes.
- Formaciones herbáceas de tendencia megafórbica, *Angelica*, *Alchemilla*, *Phleum* y nitrófila *Stellaria*, *Papaver*, etc., en las áreas de acumulación de nitrógeno de origen principalmente animal.

La distribución de estos tipos tan distintos da lugar a una variada gama de mosaicos complejos en función de las diferentes combinaciones locales de numerosos factores: temperatura, humedad del suelo, exposición, duración, espesor y fecha de desaparición de la cubierta de nieve, presencia de permafrost y espesor de la capa deshelada, nubosidad, violencia del viento y principales procesos morfogenéticos activos, crioturación, formación de suelos poligonales, soliflujión... Las condiciones más favorables, suficiente protección nival contra los fríos intensos, situación al abrigo de los vientos violentos, «verano» suficientemente largo por fusión relativamente temprana de la nieve, humedad sin encharcamiento, son con frecuencia incompatibles mutuamente y según los casos el factor desfavorable principal es distinto. Un espesor excesivo de nieve retrasa la fusión y acorta el ya breve período vegetativo, que para la mayoría de las especies se inicia desde que la temperatura rebasa los 0 °C. Un espesor insuficiente o su ausencia obliga a adaptaciones para poder soportar heladas muy rigurosas sin daños en sus tejidos (-30 °C para *Pyrola rotundifolia*) (Biro 1965). El viento eficaz redistribuidor de la nieve une a sus efectos mecánicos, y fotosintéticos desfavorables, los negativos de la deflación en las áreas que bate con más violencia, como crestas y planicies a las que convierte en campos estériles (barren grounds) desprovistos casi por completo de vegetación.

Algunos ejemplos pueden ilustrar la multiplicidad de situaciones

concretas que derivan en micromosaicos repetitivos por multiplicación de microcatenas en distancias de unos decímetros a varios metros.

En la Laponia sueca en la región de Abisko se ha descrito la sucesión catenal siguiente:

- Landa rasa reptante de *Loiseluria procumbens* en los afloramientos rocosos batidos por el viento y casi desprovistos de nieve.
- Landa de *Empetrum nigrum* y *Betula nana* en una banda de innivación delgada.
- *Vaccinium myrtillus* y *Deschampsia flexuosa* bajo una capa de nieve más gruesa.
- *Salix herbacea* soporta una innivación del orden de 1 m y fusión tardía.
- Diversos musgos en el fondo de la cubeta de acumulación de nieve.

De esta catena, propia de los suelos silíceos del borde meridional de la tundra, cuya estación vegetativa es todavía relativamente larga conviene destacar junto al papel de la duración de la nieve y de la acción del viento la variación de la humedad y resistencia al frío. *Loiseluria* presenta la máxima resistencia al frío y la sequedad. *Vaccinium* y *Deschampsia*, sensibles a los fríos intensos precisan una eficaz protección nival y exigen un verano relativamente largo pues son también plantas de los bosques acidófilos de coníferas y caducifolios montanos húmedos. *Salix herbacea* se contenta con una estación vegetativa corta que puede ser inferior a dos meses con temperatura superior a 0 °C, pero exige un suelo embebido en agua.

De la península de Seeward, en Alaska recoge Biro (1965, p. 219) la siguiente catena descrita por Hopkins y Sigafos:

- Grandes sauces arbustivos en el borde del río.
- Una banda intensamente crioturada con formación de suelos poligonales. Contra los montículos de turba se acumulan musgos y cárices, mientras *Eriophorum* ocupa el área central de los polígonos, que donde la crioturación es más intensa, aparecen desprovistos de vegetación. *Betula* se instala preferentemente en los cepellones de cárices.
- Landa de *Vaccinium uliginosum* y *Empetrum nigrum* con *Eriophorum* y abedules en las pendientes suaves con menor crioturación.
- Tapiz de *Dryas octopetala* en pendientes más secas, pedregosas o arenosas de deshielo más precoz y muy débil crioturación por falta de humedad.

7.2.2. La tundra subantártica

En el hemisferio austral el límite de los bosques se halla a latitudes y altitudes mucho más bajas. En las islas subantárticas en latitudes del orden de 50° y aún menos no existen ya bosques y sólo en la extremidad meridional de América, en los Andes patagónicos y Tierra de Fuego el árbol avanza hasta el paralelo 56° si bien su límite altitudinal se aproxima al nivel del mar. La causa se ha atribuido a un clima hiperoceánico que combina una elevada nubosidad, unos veranos excepcionalmente frescos y sobre todo unos vientos fuertes frecuentes que han hecho hablar de «desierto de viento».

Las islas Kerguelén son un buen ejemplo de este clima hiperoceánico frío cuyas medias mensuales oscilan entre 6,5 °C en verano y 0 °C en invierno. Hoy los vegetales principales son la rosácea *Acaena ascendens*, arbusto de tallos leñosos subterráneos y la umbelífera *Azorella selago* que forma densas almohadillas cuya superficie puede cubrir varios metros cuadrados. En el pasado sin embargo dominaba la «col de las Kerguelen» (*Pringlea antiescorbutica*) consumida por los marineros para combatir el escorbuto, que ha sufrido grandes daños con la introducción del conejo. Densas matas de gramíneas de los géneros *Poa*, *Festuca* y *Deschampsia*, junto con musgos, helechos y líquenes terminan de caracterizan un paisaje que en el plano edáfico tiene en la omnipresencia de la turba uno de sus rasgos más característicos.

En el continente antártico y archipiélagos próximos al círculo polar, como las Orcadas del Sur la escasa vegetación está compuesta casi exclusivamente por criptógamas. En la Antártida sólo existen dos fanerógamas nativas: la cariofilácea *Colobanthus crassifolius* y la gramínea *Deschampsia antarctica*. Estas especies son también las únicas existentes en las Orcadas del sur donde ocupan las oquedades con algo de suelo expuestas al norte, dejando dorsos rocosos a los líquenes, *Usnea*, las laderas a los musgos *Polytrichum* y *Dicranum* que forman grandes cojines sobre suelo turboso y los nichos de nivación de fusión más tardía y mayor humedad a las hepáticas. Estas últimas plantas faltan por completo en la Antártida.

7.3. El dominio del bosque boreal de coníferas o taiga

7.3.1. Rasgos generales

Entre la tundra al norte y los distintos tipos de bosques o incluso praderas de la zona templada propiamente dicha o latitudes medias se extiende por todo el hemisferio norte una amplia franja que puede

rebasar el millar de kilómetros de anchura caracterizada por la presencia de monótonos bosques de coníferas. Se trata del llamado bosque boreal de coníferas conocido también con el nombre ruso de taiga, pobre en especies y adaptado al clima rudo y suelos pobres de estas latitudes.

Las condiciones climáticas son, en efecto rigurosas. El verano es corto, de uno a tres meses por encima de 10 °C y fresco. El invierno largo y muy frío; excepto en algunos puntos protegidos de la costa noruega, las mínimas absolutas son inferiores a -30 °C pudiendo llegar a -70 °C en las áreas más continentales del este de la URSS en Yacucia. Por ello todas las especies de la taiga muestran una acusada adaptación al frío en el doble sentido de que por un lado inician su crecimiento y tienen su óptimo térmico a temperaturas más bajas que las especies de la zona templada y por otro muestran una acusada resistencia al frío tanto más destacable cuanto que la mayoría de las especies dominantes pinos, píceas y abetos son perennifolios y sólo los alerces, dominantes en la taiga de la mitad oriental de Asia, y los chopos y abedules, que en conjunto juegan un papel secundario son caducifolios.

La pobreza de los suelos es otro factor desfavorable. Los suelos más representativos son los podsoles, pero las turberas encuentran con frecuencia condiciones favorables para su desarrollo y ocupan amplias superficies. Se trata tanto de turberas bajas propias de zonas pantanosas o encharcadas, como de turberas altas de esfagnos (*Sphagnum*) de diversos tipos unas en cojín o montículos y otras en cordón. Conviene tener en cuenta para comprender la frecuente tendencia al encharcamiento de los suelos de la taiga la deficiente organización del drenaje por lo reciente de la fusión de los casquetes glaciares cuaternarios wurmienses y la presencia de permafrost sobre todo en los dominios más continentales de la taiga que impide la infiltración de las aguas de fusión de la nieve y de deshielo. Así mismo que la extrema planitud del relieve hace de Siberia occidental la mayor llanura pantanosa del mundo.

Variaciones en todos estos factores, duración del verano, frío invernal, presencia o ausencia de permafrost, suelo más seco y aireado o bien gleyzado o turboso y espesor y duración de la cubierta de nieve, factor este último especialmente importante para la protección contra el frío del sotobosque, rigen la distribución de las especies principales y la diversidad que dentro de su unidad florística, fisonómica y estructural presenta la taiga.

Suele señalarse como rasgo muy destacado de la taiga su monotonía derivada de la proximidad florística de las especies dominantes, pertenecientes todas ellas a la misma familia: las pináceas y su semejante fisonomía y su simplicidad estructural. El sotobosque arbustivo suele

estar muy poco desarrollado, excepto en algunos sectores meridionales, en que abundan diversos arbustos caducifolios y aunque a ras de suelo alternan ericáceas leñosas rastreras o de bajo porte con musgos y en menor proporción herbáceas la diversidad tampoco es muy acusada. Merece destacarse con todo la disminución de altura y densidad del arbolado hacia el norte de modo que el tránsito hacia la tundra se descompone en un variado mosaico que forma un amplio ecotono de, a veces, centenares de kilómetros.

7.3.2. La taiga eurosiberiana

De Escandinavia al Pacífico las características climáticas y del relieve se convierten en un eficaz factor de diferenciación en que permite distinguir varias unidades dentro de la taiga.

Al oeste del Ural la taiga europea aparece dominada por el abeto de navidad (*Picea abies*) y el pino silvestre (*Pinus silvestris*). El primero, más exigente, pero también capaz de formar bosques más densos y crecimiento más rápido, tiende a relegar al segundo a los medios más desfavorables como suelos demasiado secos y pobres o demasiado húmedos y turbosos, así como hacia el borde norte. El abedul (*Betula pubescens*), especialista en la colonización de turberas sólo llega a hacerse dominante en el ecotono con la tundra.

Entre los Urales y el Yenisey, *Pinus sibirica*, muy próximo a *Pinus cembra* centroeuropeo, *Picea obovata* y *Larix sibirica*, más resistentes al frío invernal van sustituyendo al abeto de navidad y al pino silvestre. Con todo el rasgo diferencial fundamental no es esta diferencia florística sino el enorme desarrollo que alcanzan las turberas por el carácter pantanoso de la llanura de Siberia occidental.

En Siberia central a estas especies se une *Larix dahurica*, capaz de resistir hasta -70°C , que termina por dominar en solitario en las áreas más secas y extremadamente frías de Yacucia, donde forma bosques muy abiertos sobre un permafrost situado con frecuencia a menos de un metro de profundidad.

7.3.3 La taiga canadiense

También llamada bosque hudsoniano, la taiga canadiense se extiende desde Terranova a Alaska y presenta respecto a la eurosiberiana una mayor riqueza en especies.

Esta riqueza florística es característica del sector suroriental y se manifiesta tanto en el arbolado como en el sotobosque. Entre los árbo-

les destacan las piceas (*Picea mariana*, *P. glauca*), abetos (*Abies balsamea*), alerces (*Larix laricina*) en los suelos turbosos, y pinos (*Pinus banksiana*) en los más secos. El sotobosque de sauces, serbales y ericáceas es así mismo denso y diversificado.

Hacia el norte parte de estas especies desaparecen y *Picea glauca* y *P. mariana*, junto con *Larix laricina* son las especies principales. Paralelamente la aparición del permafrost contribuye a desorganizar el drenaje y la taiga se vuelve pantanosa desarrollándose inmensas turberas. El paso hacia la tundra es gradual, en forma de una amplia franja de transición en la que bosques claros avanzan a favor de los suelos mejor drenados y menos expuestos a los vientos de deshielo relativamente temprano y profundo.

No faltan en la taiga canadiense las frondosas y concretamente abedules (*Betula papyrifera*) y chopos (*Populus tremuloides*). Su carácter heliófilo les hace colonizadores de claros y tienden a ser desplazados por las coníferas. No obstante hacia la zona de contacto con la pradera, con aguas freáticas próximas a la superficie y precipitaciones escasas, los chopos llegan a alcanzar una notable importancia en el paisaje.

7.4. Los bosques de frondosas y conífera de las latitudes medias

La mayor parte de las tierras de las latitudes medias y en el hemisferio norte también las medias altas corresponden a un amplio dominio forestal en el que frondosas mesófilas, las más de las veces caducifolias, y coníferas se reparten unas veces el espacio y lo comparten formando bosques mixtos otras. Un clima húmedo, de veranos todavía largos y relativamente cálidos en la zona templada propiamente dicha pero progresivamente más corto y fresco al avanzar en latitud, favorece el desarrollo de los bosques pero las diferencias de calor estival, humedad y sobre todo de frío invernal en el hemisferio norte colaboran en la diferenciación de varias formaciones forestales bien individualizadas.

Es en el hemisferio norte donde esta diferenciación se manifiesta de forma más acusada, debido al mayor desarrollo de las masas continentales y consiguiente diversidad climática lo que permite distinguir varias grandes formaciones que trataremos por separado. En cambio aunque existan diferencias el hemisferio sur se presenta como un dominio poco contrastado y relativamente homogéneo, ya que el escaso desarrollo de los continentes facilita el que todos los dominios forestales disfruten un mismo clima muy húmedo y oceánico.

7.4.1. Los bosques de coníferas del oeste templado de América del norte

Un rasgo que no deja de resultar llamativo es que mientras en el viejo mundo el bosque caducifolio templado está presente tanto en la fachada oriental como en la occidental en América del norte solo se halle en la fachada oriental, mientras en la occidental a latitudes y climas equivalentes a los que en Europa ocupa el bosque caducifolio se desarrollan tanto en la costa pacífica como en las montañas interiores bosques de coníferas.

Se trata en ambos casos, en las Rocosas y en las sierras y fachada pacífica, de bosques de coníferas distintos, por su estructura y por las especies que los forman, del bosque boreal o taiga y también diferentes entre sí.

Los bosques de coníferas de las Rocosas tienen un claro carácter orófilo. Ocupan una banda moderadamente lluviosa en las montañas limitada en la base por la aridez y en altura por la insuficiencia de calor estival. El abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) y el pino amarillo (*Pinus ponderosa*) en el tramo inferior y *Picea engelmannii* en el superior son las especies arbóreas principales.

Los bosques de las montañas y fachada costera del Pacífico son los que confieren a este conjunto su personalidad e importancia. Se trata de bosques de coníferas de talla elevada varios de los cuales pueden ser calificados de gigantes. Las mayores alturas corresponden a las secuoyas: *Sequoia sempervirens* de las sierras costeras californianas que puede rebasar los cien metros de altura y *Sequoiadendron giganteum* de Sierra Nevada que destaca por el enorme grosor de su tronco. Ambos ocupan sin embargo una posición meridional, aún climáticamente mediterránea, pero con la aridez estival atenuada por las nieblas en las sierras costeras y por la altitud en Sierra Nevada.

El verdadero bosque de coníferas de la costa pacífica comienza más al norte al acortarse la sequía estival y llega hasta las costas de Alaska a lo largo de unos 20 de latitud. Alcanza pues un amplio desarrollo latitudinal que contrasta con la estrechez de su dominio por la proximidad al océano de la sierra de las Cascadas, las Rocosas canadienses y las montañas de Alaska. Es precisamente la presencia de estos relieves la que contribuye a proporcionar al clima dos rasgos muy característicos: unas precipitaciones muy abundantes, aunque con un breve pero acusado descenso estival hasta el paralelo 50°, y una acusada suavidad térmica. Los veranos aunque muy suaves son largos en la mitad meridional y en la mayor parte del dominio la estación libre de heladas larga, de 4 a 7 meses. Además las heladas realmente intensas son poco

frecuentes pues las montañas suponen una barrera eficaz frente a las invasiones invernales de aire ártico o polar continental.

Las especies dominantes en este bosque pacífico son pináceas y cupresáceas. Entre las primeras destacan *Picea sitchensis*, *Abies grandis*, *Pseudotsuga menziesii* y *Tsuga heterophylla* a las que se puede añadir *Larix occidentalis*, que como todos los alerces es caducifolio. Entre las segundas *Thuja plicata*. Antes de que con la llegada de la colonización talas e incendios favorecieran una mayor expansión del abeto Douglas, que como especie heliófila y resistente al fuego juega un activo papel recolonizador (Biro 1965), eran *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata* y *Abies grandis* las especies dominantes en situación climax. Hacia el norte la especie principal es *Picea sitchensis* que forma el límite septentrional del bosque hasta la península de Kodiak. En este borde septentrional el bosque pacífico de coníferas gigantes entra en contacto con la tundra y son abundantes las turberas, cuya colonización arbórea se realiza inicialmente por *Pinus contorta*. Este árbol tiene también un papel importante en la meseta de Columbia británica y Rocosas canadienses, de clima más frío y seco, por lo que muestra una gran amplitud ecológica que recuerda en cierto modo a *Pinus sylvestris* en Europa.

Independientemente de las diferencias ecológicas que puedan señalarse entre ellas todas estas coníferas coinciden en su crecimiento rápido y en poder alcanzar rápidamente una elevada talla que rebasa los 50 m. Bajo su cubierta se desarrollan numerosas frondosas tanto caducifolias como perennifolias *Acer macrophyllum* y *Quercus garryana* entre las primeras y *Quercus chrysolepsis*, *Castanopsis chrysophylla* y *Arbutus menziesii* entre las segundas.

7.4.2. Los bosques mixtos de frondosas y coníferas del hemisferio norte

Tanto en Europa como en el este de Asia y de América del norte un área suficientemente extensa como para poder ser considerada una unidad independiente se caracteriza por la mezcla en proporciones diversas de frondosas, caducifolias y coníferas. En Europa este área de bosque mixto tiene carácter de zona de transición estando formada por especies procedentes bien de la taiga bien del bosque caducifolio, pero en Extremo Oriente y América del norte tiene una mayor personalidad sobre todo por lo que se refiere a las coníferas que en ambos casos son distintas de las de la taiga.

7.4.2.1. Bosques mixtos europeos

En Europa el dominio del bosque mixto forma una amplia banda desde el sur de Escandinavia hasta los Urales prolongándose en Asia

por el sur de Siberia occidental. Su límite septentrional asciende en Escandinavia hasta rebasar ligeramente el paralelo 60°, manteniéndose algo por debajo en la URSS. El acortamiento del verano parece ser la causa de su límite norte que coincide aproximadamente con 90 días por encima de 10 °C (Biro, 1965). Su límite meridional parece más complejo, aunque Biro sugiere la existencia de una relación estrecha con la existencia de 90 días por encima de 15 °C, pues ni *Picea abies* ni *Pinus sylvestris* se benefician de temperaturas elevadas. Dentro de este dominio compartido entre las especies de la taiga y las frondosas caducifolias el frío invernal actúa reduciendo la gama de caducifolios, el haya se detiene en su margen suroccidental, el roble albar llega a Suecia central, el carpe hasta el centro de Rusia, el roble común hasta los Urales, y ya en Siberia son principalmente chopos los que comparten el espacio con las coníferas. Al mismo tiempo también el suelo juega su papel, los arenosos y más pobres son colonizados por el pino silvestre y los más ricos por frondosas. De esta forma con frecuencia más que de bosques mixtos se trata de un mosaico.

7.4.2.2. Bosques mixtos de Extremo Oriente

En el Extremo Oriente los bosques mixtos se localizan entre el dominio de la taiga siberiana y las frondosas de la China del norte y centro-norte de Japón, en la cuenca media del Amur y en el norte de Hokkaido, Sajalin e incluso Kamchatka. Las coníferas, diferentes de las siberianas aunque muy resistentes al frío pueden considerarse relativamente termófilas ya que se benefician de veranos relativamente cálidos. Pinos y abetos (*Pinus koraiensis*, *Abies holophylla*) forman un estrato arbóreo superior dominando a diversas caducifolias: abedules, olmos, tilos, arces, nogales, cerezos, etc. El sotobosque de estos bosques mixtos, también calificables como de coníferas por la mayor talla de éstas, es denso e impenetrable y muy rico en lianas y epífitos.

7.4.2.3. Bosques mixtos de América del Norte

En América del Norte el bosque mixto se extiende desde el Atlántico en las provincias marítimas canadienses y bajo San Lorenzo hasta la región de los Grandes Lagos. Por ello se le conoce también como bosque laurentino o de los Grandes Lagos. Sus coníferas son como en Extremo Oriente diferentes de las de la taiga. Los árboles principales son el hemlock, *Tsuga canadensis*, *Pinus strobus*, *P. resinosa* y *Thuja occidentalis* entre las coníferas y arces (*Acer saccharum*, *A. rubrum*), robles (*Quercus rubra*) e incluso el haya americana (*Fagus grandiflora*) entre las frondosas. La mayor parte de estas últimas proceden del bosque caducifolio apalache. El sotobosque de este bosque mixto lau-

rentino en el que predominan los arbustos caducifolios presenta bastantes afinidades con el del bosque apalache, pues se beneficia como él de unos veranos todavía relativamente largos y en invierno una espesa capa de nieve lo protege del riguroso frío invernal.

7.4.3. Los bosques mesófilos caducifolios de la zona templada del hemisferio norte

7.4.3.1. Rasgos generales

Son varias las denominaciones que se han utilizado para este tipo de bosques, cuyo rasgo más llamativo y definitorio es la pérdida otoñal de las hojas en otoño de modo que se presentan ante nuestros ojos desnudos y aparentemente muertos durante el invierno y retornan súbitamente a la vida activa con la llegada de la primavera. De estas denominaciones unas aluden a la caída de las hojas combinada con alguna otra propiedad, como la utilizada para titular el apartado o las de bosque planocaducifolio, bosque de frondosas caducifolias, bosque caducifolio por frío etc., otras por el contrario aluden a su desarrollo estival como bosque de verano, bosque verde en verano. Esas últimas son castellanizaciones de las denominadas ecofisiológicas *Aestisilva* y *Aestilignosa*.

La caída otoñal de las hojas es una forma de adaptación a la existencia de una estación fría con riesgo de heladas de moderadas a fuertes durante varios meses. No es una caída facultativa sino obligada, programada biológicamente, que se produce aunque se le proteja del frío. Los síntomas previos a la caída con la aparición de tonalidades amarillentas o rojizas en las hojas aparecen ya a finales del verano, como consecuencia del acortamiento de los días.

La pérdida otoñal de las hojas obliga a crear todas las primaveras un follaje denso y abundante totalmente nuevo, destinados a vivir solo unos meses. Esto puede parecer un despilfarro pero tiene también sus ventajas. Estas hojas destinadas a vivir tan solo durante una estación favorable no precisan ser protegidas contra el frío o una excesiva pérdida de agua por temperaturas demasiado elevadas. Las hojas del bosque caducifolio están plenamente adaptadas, casi podríamos decir programadas para trabajar en condiciones de temperatura y humedad favorables. Son delgadas, más bien grandes y muy abundantes, presentando en relación a su peso una gran superficie de asimilación varias veces superior a la del suelo, además en la mayoría de los árboles están adaptadas para trabajar, excepto las de la parte superior de la corona, con buen rendimiento con bajas intensidades luminosas. Son máquinas fotosintéticas de alto rendimiento, pero delicadas, muy sensibles al frío y a la escasez de agua. Una helada tardía puede ocasionar

graves daños. Su activa transpiración obliga a cerrar los estomas si el agua escasea o aún no escaseando si las temperaturas son demasiado elevadas. Por eso es frecuente que cierren los estomas e interrumpen la fotosíntesis en las horas centrales de día en verano. Por otra parte previamente a su caída la circulación de la savia retira de las hojas los cloroplastos y demás sustancias valiosas de modo que cuando éstas caen al suelo son poco más que un esqueleto de celulosa.

La preparación para el invierno no consiste sólo en esto. Árboles y también arbustos, pues la mayoría de éstos son también caducifolios sintetizan y almacenan sustancias de reserva y preparan las yemas de las que se desarrollaran con rapidez las flores y brotes con la llegada de la primavera.

Se trata pues de un conjunto de adaptaciones interrelacionado.

7.4.3.2. *El bosque caducifolio europeo*

El bosque caducifolio ocupa en Europa una franja central que se extiende desde el Atlántico a los Urales en contacto al norte con el bosque mixto que se interpone entre él y la taiga y al sur con el bosque esclerófilo mediterráneo y ya en la URSS con la estepa. Pese a que su riqueza florística es menor que la de los bosques caducifolios de Extremo Oriente o de América del Norte y a que en la mayoría de los casos se trata de bosques monoespecíficos a nivel de especies dominantes, el total de árboles que pueden hallarse en los bosques caducifolios europeos es considerable: hayas, robles, arces, tilos, fresnos, abedules, olmos, etc., y en suelos húmedos también alisos, chopos, sauces, etc. Los perennifolios son raros y normalmente desempeñan un papel muy secundario: el acebo en el oeste y el tejo o el enebro común se cuentan entre ellos. Bajo el dosel arbóreo suele haber un rico y variado estrato herbáceo, pero pocos arbustos. Estos sin embargo abundan en claros y bordes, pues cumplen la función de orla arbustiva.

El prototipo de bosque caducifolio es sin duda el hayedo. El haya (*Fagus sylvatica* y en el sureste *F. orientalis*) es especie netamente mesófila. Requiere clima lluvioso, húmedo, sin excesivo calor y sequedad ambiental. Rehuye los suelos mal drenados y se acomoda mal a los excesivamente pobres. En condiciones óptimas forma bosques densos monoespecíficos, preferentemente en media montaña, pues sólo hacia el norte desciende a las llanuras. Hacia los bordes de su dominio se mezcla con robles u otras frondosas y en altura con abetos (*Abies alba*) o píceas (*Picea abies*).

Los robledales y los bosques mixtos se sitúan preferentemente en las llanuras y en posición periférica respecto al núcleo principal de los bosques caducifolios representado por los hayedos. De los robles el

más extendido es el roble pedunculado o común. Relativamente exigente en calor estival sube menos en altura que el haya, pero su mayor resistencia al frío invernal le permite avanzar por el centro de Rusia hasta los Urales. Junto con los abedules (*Betula alba*, *B. pendula*) es dominante en los suelos arenosos pobres del noroeste. El roble albar es de distribución semejante a la del haya, aunque algo más resistente a la sequedad. El resto de los robles europeos son de distribución más bien meridional: *Quercus pyrenaica* en el suroeste, *Q. pubescens*, centroeuropeo-submediterráneo, *Q. cerris*, en el área danubiana. Otros bosques caducifolios son los bosques mixtos de carpe (*Carpinus betulus*), tilos (*Tilia sp. div.*), fresnos (*Fraxinus excelsior*), etc., en los suelos ricos y húmedos medioeuropeos y los de *Ostrya carpinifolia* y *Fraxinus ornus* en el sureste con carácter submediterráneo.

La diversidad de los bosques caducifolios europeos, notable ya a nivel de especies dominantes, es mayor aún a nivel de composición florística global, como muestran los numerosos estudios fitosociológicos de que ha sido objeto. Clima y suelo son los principales factores de diferenciación. En ambos aspectos los hayedos ocupan una posición central. Hacia el este son eliminados por el frío invernal y ceden ante los robledales pedunculados. Hacia el sur es el calor estival y relativa sequedad y son sustituidos por robledales diversos. Hacia suelos demasiado pobres o ácidos son pinares albares, abedulares y robledales pedunculados quienes desplazan a los hayedos. Por último, hacia suelos húmedos de llanura o ribera se trata de bosques mixtos o ribereños. En altura encontramos también transiciones diversas: hacia abetales de *Picea abies* o de *Abies alba* en climas húmedos y hacia pinares de pino silvestre en valles secos y soleados de montaña.

7.4.3.3. *El bosque caducifolio en Extremo Oriente*

En el otro extremo del continente euroasiático en China, Corea y Japón encontramos también bosques caducifolios creciendo en condiciones climáticas semejantes, pero con algunas diferencias importantes. Se sitúan a latitudes netamente más bajas, casi subtropicales, rasgo determinado por el rigor de los fríos invernales, pero en contrapartida los veranos son más calurosos, casi tropicales. Las precipitaciones de tipo monzónico son muy abundantes en verano en todo el área y en Japón durante todo el año. La composición florística de estos bosques, así como su estructura son semejantes al bosque caducifolio europeo. Los géneros arbóreos principales son los mismos (*Quercus*, *Fagus*, *Castanea*, *Carpinus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Corylus*, *Acer*, etc.), pero la diversidad específica es mayor.

7.4.3.4. El bosque caducifolio norteamericano

En América del norte el bosque caducifolio de frondosas se sitúa como en el este de Asia a una latitud más baja que en Europa. Su límite meridional desciende de Virginia, 36-37° N. hacia el este de Texas, 28-30° de latitud. El carácter oblicuo de este límite viene determinado por el frío invernal que impide el avance de las especies subtropicales del sureste hacia el norte. El límite septentrional a unos 42-43° de latitud es relacionable con el acortamiento del verano.

En este amplio territorio que se extiende desde la costa atlántica a los confines de la pradera de hierbas altas, aunque los inviernos son rigurosos las abundantes precipitaciones que oscilan entre 1.000 y 1.500 mm en la mayor parte del área y son por tanto muy superiores a las del dominio caducifolio europeo, y los veranos largos y calurosos son condiciones favorables que permiten el desarrollo de un bosque excepcionalmente rico y frondoso. Junto a especies de géneros también presentes en Europa como hayas (*Fagus grandiflora*), arces (*Acer sacharum* y *A. rubrum*), tilos (*Tilia heterophylla*), robles (*Quercus alba*, etc.), olmos (*Ulmus americana*), encontramos otros ausentes de Europa como magnolias (*Magnolia acuminata*), tulíperos (*Liriodendron tulipifera*) y diversos *Carya* y *Liquidambar styraciflora*.

Rasgo muy característico, ligado a esta riqueza florística y que diferencia también al bosque caducifolio norteamericano del europeo, es que con frecuencia se trata de un bosque pluriespecífico con cuatro y hasta seis especies codominantes. Este rasgo caracteriza sobre todo el área central de su dominio, la meseta y sierras de los Apalaches donde las precipitaciones además de abundantes están muy uniformemente repartidas a lo largo del año. Hacia el sureste, en el Piedmont, la relativa sequedad del final del verano provoca un cierto empobrecimiento. Areces y hayas escasean y los robles se hacen dominantes. Por el contrario hacia el norte, entre el Ohio y los Grandes Lagos los inviernos más rudos con medias de las mínimas absolutas de -20 a -25 °C, y el acortamiento de la estación vegetativa a 5 o 6 meses limitan a las especies más termófilas de origen tropical como magnolias, tulíperos y liquidambar. Hayas y el arce del azúcar son las especies principales junto con el roble rojo americano (*Quercus rubra*). El arce rojo y el olmo americano ocupan los suelos gleyzados y pantanosos.

7.4.3.5. Los pisos de vegetación en las latitudes medias

Las montañas de las latitudes medias y más concretamente los Alpes y montañas centroeuropeas en general sirvieron de base para la sistematización de la sucesión altitudinal de los tipos de vegetación. Se trata de un fenómeno de carácter general que hasta cierto punto reproduce

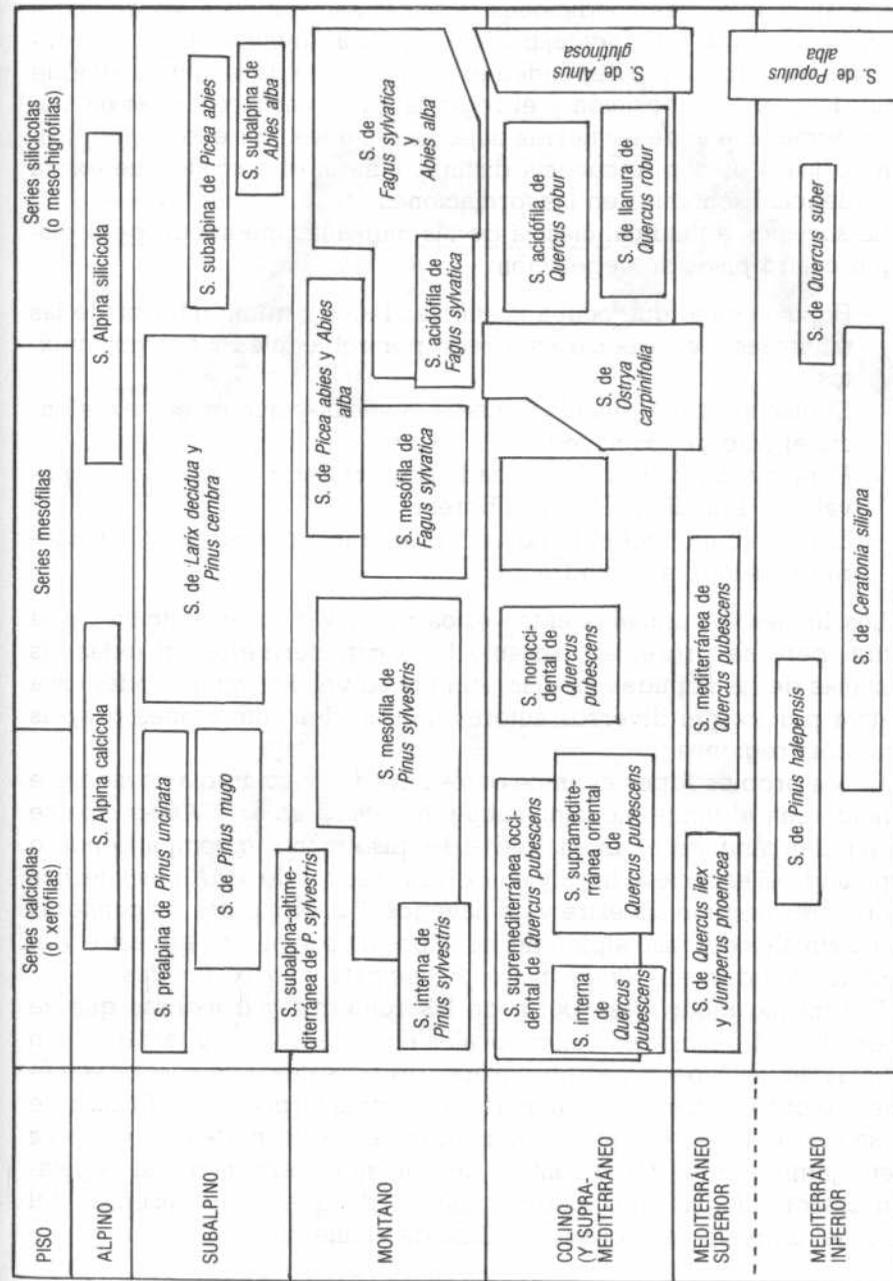


Figura 24. Principales series de vegetación de los Alpes (Ozenda, 1985).

la sucesión latitudinal, pues con la altitud tiene lugar un descenso de temperatura que crea condiciones térmicas semejantes a las de latitudes más elevadas. Pero semejanza no significa identidad pues las condiciones de iluminación dependen exclusivamente de la latitud, aunque matizadas por la exposición y el régimen pluviométrico de las montañas es semejante al de las tierras bajas adyacentes. Por ello la composición florística es con frecuencia distinta, aún en el caso de que exista coincidencia fisonómica en las formaciones.

La sucesión altitudinal clásica de las montañas medioeuropeas distingue cuatro pisos de vegetación:

- El piso colino que ocupa las tierras bajas y tramo inferior de las montañas y estaría caracterizado por robledales y bosques mixtos.
- El piso montano, situado a media montaña y que es por excelencia el piso de los hayedos.
- El piso subalpino, caracterizado por coníferas, y que sería equivalente a la taiga o bosque boreal.
- El piso alpino, definido por sus praderas y pastizales, y considerado análogo a la tundra.

Los límites altitudinales entre estos pisos varían en función de la latitud, pero se presentan bastante bien caracterizados en todas las montañas de las latitudes medias, aunque su validez como modelo sea relativa por lo que diversos autores utilizan denominaciones propias para otras regiones.

En los propios Alpes el límite entre hayedos y coníferas no siempre coincide con el límite montano-subalpino. *Picea abies* y *Abies alba* se desarrollan también en buena parte del piso montano compartiendo o disputando el espacio al haya y en los valles secos de los Alpes internos hay pinares de pino silvestre y no hayedos. Por otra parte las coníferas fundamentales del piso alpino de los Alpes no son el pino silvestre y el abeto de navidad sino *Pinus mugo*, *P. uncinata* y *Larix decidua*.

Del mismo modo gran parte de las coníferas y frondosas que se superponen a encinares y alcornocales en la región mediterránea son distintas de las especies centroeuropeas o boreales. Fenómenos semejantes se producen en otras montañas con otras formaciones. El caso de las secuoyas en el bosque de coníferas del oeste norteamericano es buen ejemplo en el doble sentido de que se superponen a la vegetación californiana de tipo mediterráneo y de que están ausentes del resto del dominio del bosque pacífico de coníferas.

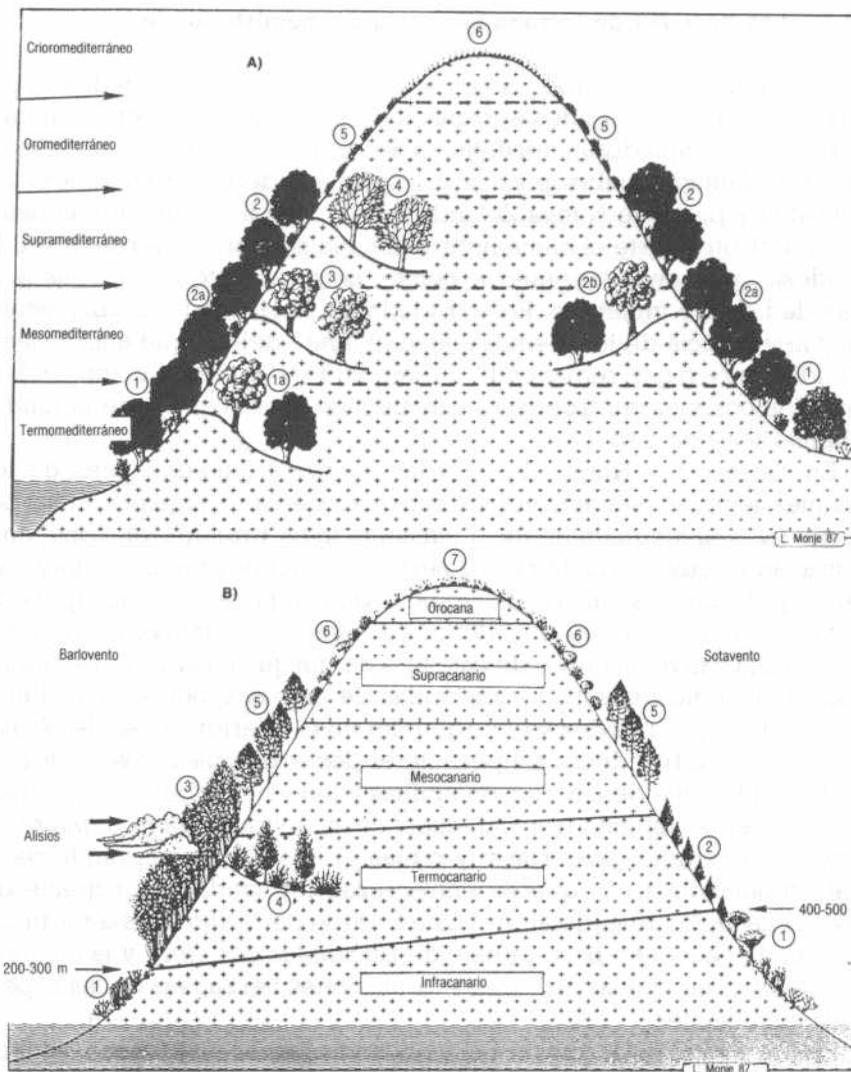


Figura 25. Cliseries de Sierra Nevada (Cordilleras béticas) y de Tenerife (Islas Canarias). Alcaraz y otros, 1981.

- A. Sierra Nevada. Cliserie silicícola. 1. Encinares termófilos con mirtos. 1a. Encinares termófilos con alcornoques. 2. Encinares supramediterráneos. 2.^a Encinares mesomediterráneos con retamas. 2b. Encinares con alcornoques. 3. Alcornocales. 4. Robledales de *Quercus pyrenaica*. 5. Elenbrales y piornales oromediterráneos. 6. Pastizales de *Festuca clementei*.
- B. Tenerife. 1. Cardonales y tabaibales semiárido-áridos. 2. Sabinares acebuchares, y lentiscares semiárido-secos. 3. Laurisilva. 4. Fayal-breza. 5. Pinares de pino canario. 6. Retamares y codesares. 7. Comunidades orocanarias.

7.4.4. Los bosques de la zona templada del hemisferio sur

En el hemisferio austral las tierras emergidas alcanzan un desarrollo muy escaso en las latitudes apropiadas por su clima para el desarrollo de bosques templados caducifolios o de coníferas. África y Australia no pasan de latitudes subtropicales y sólo el sur de Chile en América y Tasmania y parte de Nueva Zelanda reúnen condiciones para su desarrollo. Por otra parte el clima hiperoceánico permite la persistencia de frondosas perennifolias junto a coníferas y caducifolias gracias a la suavidad de los inviernos. Por otro lado las bajas temperaturas estivales y la violencia de los vientos sitúan el límite del bosque a altitudes y latitudes muy bajas reduciendo la amplitud de la franja comprendida entre los bosques subtropicales por un lado y el dominio de la tundra subantártica por otro.

En Tasmania y Nueva Zelanda las especies fundamentales de los bosques templados son diversas especies de *Nothofagus* de hoja perenne (*N. cunninghamii*). En Tasmania, muy próxima al continente australiano a cuyo reino florístico pertenece, del bosque de *Nothofagus* denso y de unos 30 m de altura, emergen gigantescos eucaliptus de hasta 70 y 90 m de altura (*Eucaliptus regnans*, *E. gigantea*). La estructura biestrata a nivel arbóreo de este tipo de bosque se atribuye al fuego. Tras el incendio germinan las semillas de ambas especies. Eucaliptus crece con mayor rapidez y emergen del nivel inferior denso de *Nothofagus* cuya sombra densa no permite el desarrollo de nuevos eucaliptus. El sotobosque denso, rico en epifitas y helechos arborescentes, que le confieren un aspecto tropical, cuenta con *Anodopetalum biglandulosum*, árbol extraño cuyo tronco y ramas principales se curvan hacia el suelo dibujando arcos que se entrecruzan formando una especie de bóveda hacia los 10 m de altura. Este bosque de *Nothofagus* a partir de 1.000 m da paso a un bosque bajo de *Eucaliptus coccifera* y la conífera *Arthotaxis*, y éstas a las turberas y formaciones herbáceas de las superficies culminantes.

En Nueva Zelanda, que no pertenece ya al reino australiano, sino en parte al paleotropical y en parte al antártico faltan los eucaliptus y son más abundantes las coníferas que cuentan con 5 especies de *Podocarpus*, además de otros géneros como *Dacrydium*, *Phyllocladus* y *Agathis*. Prescindiendo del norte subtropical donde a los *Podocarpus* se unen *Agathis*, palmeras y *lauráceas*, los bosques propiamente templados corresponden a las distintas especies de *Podocarpus* y *Nothofagus*, que también cuentan con 5 especies. Rasgo llamativo es que el bosque se detiene hacia los 1.100 m pasándose tras una estrecha franja arbustiva de *Olearia* y *Senecio* a la tundra de montaña.

Es en América del Sur cuyo extremo meridional se alarga hasta los

56° de latitud donde se halla el área más extensa y variada de bosques templados y templado-fríos. Su dominio comienza hacia el paralelo 38°, donde se sitúa el contacto o transición con los bosques esclerófilos del centro de Chile, si bien como bosque montano avanza algo más al norte hasta unos 35-36°. No abarca sin embargo todo el extremo sur de América pues la meseta patagónica es demasiado seca por su situación a sotavento, sino solamente las tierras bajas de la vertiente pacífica y las laderas de los Andes hasta una altitud que en el norte, hacia los 37° se acerca a los 2.000 m pero que disminuye gradualmente hacia el sur de modo que hacia el paralelo 50° el límite superior del bosque se sitúa hacia los 800 m y en el extremo sur desciende hasta casi el nivel del mar.

Las semejanzas entre estos bosques australes de frondosas y coníferas con los del hemisferio boreal son bastante lejanas. En el plano florístico las principales coníferas, *Araucaria araucana*, *Fitzroya cupressoides*, *Weinmannia ricnosperma*, *Austrocedrus chilensis*, *Pilgildendron uviferum*, *Podocarpus nubigena* y *P. saligna*, pertenecen en su mayoría a familias diferentes y otro tanto sucede con las frondosas.

No obstante los *Nothofagus* son fagáceas como las hayas y robles del hemisferio norte.

Fisionómicamente las diferencias son también muy marcadas. De los cuatro tipos de bosques que suelen distinguirse sólo uno es propiamente caducifolio, otro es mixto y los dos restantes son básicamente de hoja perenne. Estos cuatro tipos fundamentales son, de norte a sur, los siguientes:

El tipo más septentrional delimitado aproximadamente por los paralelos 38° y 41° situándose entre el bosque esclerófilo al norte y el bosque valdiviano al sur. Localizado preferentemente en el valle central está formado por diversos *Nothofagus*, algunos endémicos de este área, y otras frondosas, unas caducifolias y otras de hoja perenne, y también por coníferas, *Podocarpus*. Parte de los integrantes de esta formación son lauroides.

El bosque o selva valdiviana pasa por ser uno de los bosques más densos y frondosos del mundo por su riqueza en helechos arborescentes, epífitos y lianas. De entre sus *Nothofagus* destaca el coihue (*Nothofagus dombeyi*) considerado el roble chileno más alto y hermoso y entre sus coníferas *Winmania trichosperma*.

Desde el sur de Chile a la península de Taitao el llamado bosque norpatagónico, sigue siendo predominante perennifolio pero menos alto y denso por lo general que la selva valdiviana. Junto al coigue y otras especies de la selva valdiviana destaca el coigue de Magallanes (*Nothofagus betuloides*) y en las áreas más frías y menos húmedas aparecen ya las especies del bosque caducifolio subantártico.

Nothofagus antártica, el ñirre, *N. pumilio*, la lenga, ambos de hoja caduca caracterizan al bosque caducifolio subantártico. Es la formación dominante al sur de la península de Taitao y paralelo 47°, aunque en los sectores costeros se presenten también bosques perennifolios prolongación meridional del norpatagónico.

El bosque caducifolio subantártico se prolonga hacia el norte como último piso arbolado en contacto con el dominio supraforestal, por debajo de él se superpone a los bosques mixtos y valdiviano un piso caracterizado por la importancia que en él adquieren las coníferas. En el área norpatagónica destacan *Pilgiodendron uviferum*, el ciprés de las Guaytecas y *Weinmania trichosperma*. A la altura de la selva valdiviana *Fitzroya cupresoides*, gigantesca conífera que cuenta con ejemplares milenarios y más al norte *Araucaria araucana*, el pehuen.

7.5. Esclerófilos y laurifolios de la zona subtropical

7.5.1. Rasgos generales y diversidad

Entre la zona templada propiamente dicha y las regiones tropicales húmedas o los desiertos subtropicales se intercala una zona compleja en la que la estación vegetativa es larga, pero en la que el invierno, aunque normalmente templado y suave no está exento de fríos que imponen un reposo más o menos total, y que en ocasiones pueden alcanzar cierta intensidad. Las precipitaciones por su abundancia y distribución permiten distinguir dos dominios diferentes. Por un lado en las fachadas orientales son abundantes y se distribuyen a lo largo del conjunto del año, bien con un acusado máximo estival en el Asia monzónica subtropical, bien de modo más o menos uniforme en el resto de los casos. Por otro lado en las fachadas occidentales y en torno al mar Mediterráneo las lluvias tienen lugar en el semestre invernal, en ocasiones con máximos de otoño o primavera, pero siempre con una clara sequía en verano.

A esta diferencia pluviométrica responde una diversidad vegetal que se manifiesta a nivel de bosques en la existencia de dos tipos de formaciones vegetales fundamentales distintas. El bosque laurifolio en las regiones subtropicales húmedas y el bosque esclerófilo en las de verano seco también llamadas mediterráneas por incluir las tierras ribereñas de este mar. Ambas son formaciones planifolias y perennifolias y con numerosos rasgos comunes y el hecho de que en sus facies más húmedas la vegetación esclerófila presente rasgos lauroides justifica pensar que el bosque y el matorral mediterráneos no son sino una adaptación xeromorfa de tipos de vegetación lauroides cada vez más

micrófilos o espinosos a medida que la sequedad aumenta y se pasa gradualmente a tipos de vegetación áridos. Ambos dominios, el esclerófilo y el laurifolio, comparten también el contar en su flora con elementos templados y tropicales, si bien la penetración de estos últimos se ve facilitada en el dominio laurifolio por su continuidad con el mundo tropical.

7.5.2. La vegetación laurifolia subtropical

El término laurisilva que normalmente suele utilizarse no debe interpretarse en el sentido de que se trate de bosques de laureles o de lauráceas, ya que se debe simplemente a que buena parte de los árboles principales tienen hojas semejantes a las del laurel. En realidad el caso de la laurisilva macaronésica, en la que las dos especies principales, el laurel canario (*Laurus azorica*) y el viñátigo (*Persea indica*), son lauráceas es excepcional.

7.5.2.1. Bosques laurifolios del hemisferio norte

Prescindiendo de la citada laurisilva macaronésica, Canarias, Madeira y Azores, que tiene carácter de bosque nublado y de la empobrecida de las costas orientales del mar Negro en Georgia, donde prescindiendo del laurel cerezo (*Prunus laurocerasus*) el estrato arbóreo es principalmente caducifolio, los bosques de tipo lauroide se localizan en las fachadas surorientales de América del norte y Asia.

En América del norte el bosque caducifolio apalache desciende hasta latitudes bastante meridionales y sólo en las llanuras costeras del Golfo y del Atlántico sur aparecen especies perennifolias de tipo laurifolio: *Magnolia grandiflora* y diversos *Quercus*, así como *Ilex*, *Myrica*, *Persea*, etc., y abundantes lianas (*Smilax*). En los suelos pantanosos crecen *Nyssa sylvatica*, si el nivel del agua es fluctuante, y *Taxodium distichum*, el ciprés de los pantanos, en los de inundación permanente. Sin embargo el tipo de vegetación más extendido son los pinares de *Pinus toeda*, que tienen un claro significado secundario.

En Extremo Oriente los bosques laurifolios están muy extendidos por el sur de China y Japón y en ellos se entremezclan algunas especies caducifolias. Entre sus numerosos árboles y arbustos cabe destacar a varios robles perennifolios, (*Quercus gilva*, *Q. acuta*, *Q. glauca*, etc.), magnolias (*Magnolia hypoleuca*), alcanforeros (*Cinnamomum camphora*), aligustres (*Ligustrum japonica*), aralias (*Aralia sp.*), camelias (*Camellia japonica*), etc. En Japón deben añadirse también diversas coníferas endémicas (*Tsuga sieboldii*, *Pinus densiflora*, *Criptomeria*, etc.).

7.5.2.2. Bosques subtropicales del Hemisferio sur

Cada continente presenta en el hemisferio austral sus propias características, con una acusada personalidad en el plano florístico por encima de la convergencia morfológica determinada por el clima.

En América del sur el rasgo más destacado es la presencia, con frecuencia dominante de una conífera (*Araucaria angustifolia*), el pino de Paraná. Dado que se trata de una especie heliófila resulta difícil comprender que pueda representar la climax actual, pues bajo su cubierta se desarrolla una vegetación densa en la que junto a otras coníferas (*Podocarpus lambertii*, *P. sellowii*) predominan las especies de tipo laurifolio. Entre ellas merecen destacarse la laurácea *Phoebe porosa* y la llamada hierba mate (*Ilex paraquensis*). Birot (1965, p. 356) sugiere al respecto la posible intervención de cambios climáticos recientes.

En África del sur los bosques laurifolios del sureste del país incluyen junto a especies perennifolias lauroides (*Olea laurifolia*, *Ocotea bullata*, etc.) diversos caducifolios (*Celtis*, *Erythina*), algunas coníferas (*Podocarpus*). La estructura de estos bosques se caracteriza por un estrato arborescente denso del que emergen algunos árboles de mayor talla. Los helechos son muy abundantes.

En Australia las proteáceas y sobre todo los eucaliptos dominan la vegetación. En el área calificable como subtropical húmeda oriental se localizan no obstante elementos indomalayos y sólo hacia el sureste destacan eucaliptos de talla gigantesca (*Eucaliptus regnans*, *E. gigantea*) dominando una vegetación en la que aparecen ya elementos antárticos. Esta convivencia es posible por la suavidad de los inviernos, tolerable para las especies subtropicales, y de los veranos, adecuada para las antárticas.

7.5.3. La vegetación esclerófila mediterránea

Se denominan «mediterráneas» las regiones que bordean el mar Mediterráneo y, por extensión, las regiones subtropicales de fachada occidental de los continentes que tienen un clima comparable: California, Chile central, el extremo sudoccidental de la Provincia de El Cabo y Australia meridional.

7.5.3.1. Diversidad de la vegetación mediterránea afroeuroasiática

Como los de la Europa templada, los países mediterráneos están profundamente humanizados y la vegetación natural ha sido considerablemente transformada. Las formaciones degradadas ocupan un lugar considerable y, en general, los bosques se han mantenido en los maci-

zos montañosos. En conjunto los países mediterráneos están menos arbolados que las regiones de la zona templada propiamente dicha.

Los paisajes mediterráneos se caracterizan por su extrema variedad biogeográfica resultado de:

- La yuxtaposición de macizos montañosos elevados y llanuras litorales o depresiones interiores.
- El constituir una zona de transición entre las regiones templadas propiamente dichas y los desiertos cálidos; lo que influye de manera muy importante también en la composición florística de las formaciones vegetales mediterráneas (determinadas especies de la zona templada siguen desempeñando un importante papel, en particular en los macizos montañosos).
- Las características climáticas (el clima es función de su posición en la unión de dos masas de aire, el aire polar y el aire tropical) definidas por una contrastada alternancia estacional, oposiciones pluviométricas muy marcadas e importante papel de los vientos locales (mistral, bora, sirocco).

La formación considerada climax en la región mediterránea es el llamado bosque esclerófilo, durisilva o simplemente bosque mediterráneo. Se trata de una formación poco elevada, 10-15 m. normalmente, con frecuencia monoespecífica a nivel arbóreo pero muy rica en sus estratos arbustivo y subarbustivo. El estrato herbáceo está al contrario de lo que sucede en el caducifolio poco desarrollado. Árboles y arbustos muestran, como adaptación a la sequía estival, los rasgos considerados propios de las especies esclerófilas: reducción de la superficie foliar, gruesa cutícula, protección contra la transpiración por una capa de cera o abundante pubescencia, frecuente espinescencia, frecuente enraizamiento profundo, etc.

La intensidad de estas adaptaciones xeromorfas varía en función de la humedad o sequedad del clima y del estado de conservación de la vegetación. En las áreas más secas, donde la vegetación climática puede ya no ser forestal sino arbustiva, y en los matorrales de degradación es más acusada y la espinescencia es en ocasiones casi general, sobre todo en montañas secas. Así mismo en los matorrales las hojas suelen ser muy pequeñas, lineares o enrolladas. Por el contrario en áreas más lluviosas aparecen biotopos más o menos abiertamente lauroides, por ej. *Viburnum tinus*, o se infiltran elementos caducifolios que pueden llegar a ser predominantes.

Durante el invierno la actividad vegetativa se ralentiza pero no se detiene.

Las encinas (*Quercus ilex*, *Q. rotundifolia*) y alcornoques (*Quercus suber*) son las especies esclerófilas normalmente dominantes. Las enci-

nas por su plasticidad ecológica e indiferencia respecto a los suelos se extienden conjuntamente por la mayor parte del área mediterránea. El alcornoque más sensible al frío, exigente en lluvias y silicícola tiene una distribución más restringida, preferentemente por el Mediterráneo occidental desde la Provenza cristalina al Magreb. En áreas cálidas pueden acompañarles otras especies también esclerófilas capaces de alcanzar talla arbórea como el acebuche u olivo silvestre (*Olea europaea* var. *oleaster*) y el algarrobo (*Ceratonia siliqua*) o bien algunas frondosas caducifolias en áreas lluviosas o hacia los límites septentrionales o altitudinales del bosque esclerófilo y también coníferas. Entre las frondosas merecen destacarse los quejigos y robles: *Quercus canariensis*, *Q. faginea*, *Q. trojana*, *Q. ithaburensis*, etc. y entre las coníferas más termófilas y por tanto más estrictamente mediterráneas *Pinus halepensis*, *P. brutia*, *P. pinea* y en gran parte *P. pinaster*.

Bajo la cubierta de estos árboles se desarrolla un rico estrato arbustivo en el que merecen destacarse las coscojas (*Q. coccifera*), madroños (*Arbutus unedo*, *A. andrachne*), enebros y sabinas (*Juniperus oxycedrus*, *J. phoenicea*), brezo arbóreo (*Erica arborea*), lentiscos (*Pistacia lentiscus*), aladiernos (*Rhamnus alaternus*), etc. A un nivel inferior se sitúan otros arbustos de menor talla como *Ruscus aculeatus*, esparragueras (*Asparagus sp. div.*) con frecuencia espinosos. Por último diversas lianas y trepadoras como la rubia (*Rubia peregrina*), la zarzaparrilla (*Smilax aspera*), la hiedra (*Hedera helix*), madreselva (*Lonicera sp.*), etc., completan la estructura del bosque esclerófilo.

Hacia el sur el aumento de la sequedad estival y disminución de las precipitaciones por debajo de aproximadamente 350 mm. marcan el límite del bosque esclerófilo dando paso al dominio de los matorrales: garrigas, maquias y espinales. Las coscojas (*Quercus coccifera* en el mediterráneo occidental y *Q. calliprinos* en el oriental), junto con lentiscos, azufafos (*Ziziphus*), palmitos (*Chamaerops humilis*) y otros arbustos resistentes a la sequedad constituyen la vegetación climácica. Aún pueden encontrarse en este dominio semiárido algunos árboles como algarrobos, almendros (*Prunus dulcis*), pinos carrascos (*Pinus halepensis*), sabinas moras (*Juniperus phoenicea*) y en áreas costeras restos de bosquetes de *Tetraclinis articulata*, mientras el esparto (*Stipa tenacissima*) cubre superficies cada vez mayores.

Hacia el norte la transición hacia los bosques caducifolios viene marcada por la presencia de especies calificadas como submediterráneas y en el oeste como subatlánticas. *Quercus pubescens* y *Q. pyrenaica* son respectivamente buenos ejemplos.

Dado que las temperaturas y la sequedad estival disminuyen no sólo con la latitud sino también con la altitud la transición en latitud y altitud presentan notables semejanzas. Es habitual en gran parte de la región

mediterránea que donde las precipitaciones son suficientes sobre el piso tradicionalmente denominado mediterráneo esclerófilo se sitúe un piso mediterráneo montano caducifolio formado por diversos robles y quejigos, y en montañas muy lluviosas incluso hayas o abedules. Por encima siguiendo el esquema clásico se situaría un piso de coníferas arbóreas o arbustivas y finalmente los pastizales equivalentes al piso alpino.

La realidad es sin embargo mucho más compleja y los límites entre la vegetación esclerófila y la caducifolia son con frecuencia más de naturaleza hídrica que térmica y especies tan típicamente mediterráneas como las encinas, alcornocques y sabinas albares (*Juniperus thurifera*) desbordan hacia el norte los límites de la región mediterránea o ascienden en ella a altitudes elevadas en medios funcionalmente secos, mientras tipos de vegetación caducifolios descienden a altitudes bajas en áreas lluviosas o con suelos con gran capacidad de retención de agua. El cociente de Emberger refleja con bastante precisión estos comportamientos.

En realidad las montañas mediterráneas pueden clasificarse en dos categorías:

- Aquellas en las que se encuentran árboles de la zona templada propiamente dicha, en especial robles de hoja caduca y hayas, responde a la secuencia húmeda de pisos de las montañas mediterráneas en la que al aumentar la altitud disminuye no sólo la temperatura sino también la estación seca.

Esta primera categoría incluye las montañas de la orilla norte del Mediterráneo: montañas balcánicas, Apeninos hasta Calabria e incluso las pendientes norte del Etna en Sicilia, montañas ibéricas hasta la Sierra de Gredos. Los pisos de vegetación caducifolia y aciculifolia se sitúan sobre la vegetación mediterránea de las tierras bajas.

Al nivel o piso esclerófilo siempre verde o mesomediterráneo le sigue un nivel o piso supramediterráneo donde domina el bosque caducifolio de hayas, robles y castaños, y también pinares negrales en diversas regiones. Estos bosques han sido a menudo degradados.

Por encima el piso oromediterráneo puede presentar un arbolado claro de pinos, o incluso abetos, o tener carácter arbustivo y en el crioromediterráneo diversas festucas forman pastizales menos densos que los alpinos.

- En la parte meridional, donde la sequía estival es siempre larga y rigurosa, los caducifolios desempeñan cuando existen un papel muy secundario y por encima del dominio de los esclerófilos de

los pisos inferiores y que pueden ascender hasta los 2.000 m dominan las coníferas arbóreas o arbustivas junto con los matorrales espinosos. En áreas muy lluviosas de media montaña encontramos reductos de abetos endémicos de área muy reducida como *Abies pinsapo*, *A. marocana*, *A. numidica*, *A. cephalonica*. En montañas menos lluviosas pueden seguir apareciendo pinares como en las montañas béticas, pero en el norte de África y Oriente Medio los cedros (*Cedrus atlántica*, *C. libani*) constituyen un tipo de vegetación muy característico que se extiende más al este hasta el Himalaya. En las montañas más secas, enebros y sabinas junto con matorrales espinosos almohadillados, forma hacia la que convergen especies de distintas familias, pueden ocupar un amplio tramo altitudinal por debajo de los pastizales limitados a las más altas cumbres.

En el momento actual las localizaciones más favorables están ocupadas por cultivos y las especies mediterráneas se han visto desplazadas hacia lugares de suelo poco profundo y por ello viven en condiciones relativamente desfavorables.

En la zona mediterránea el bosque ha sufrido la acción antrópica pero aquí su regeneración, a causa de la sequedad estival ha sido muy difícil. La presión antrópica (roturaciones, sobrepastoreo, incendios repetidos, etc.) han transformado la mayor parte de los agrupamientos boscosos mediterráneos en formaciones arbustivas.

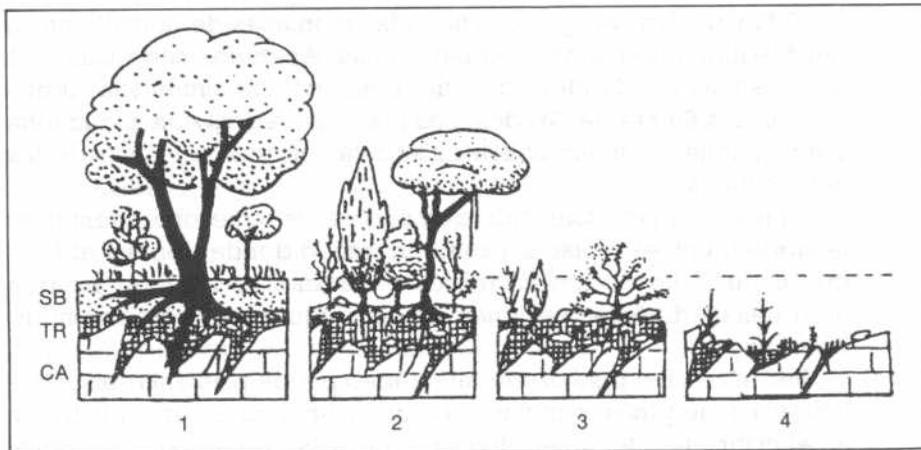


Figura 26. Degradación del bosque mediterráneo (J. Demangeot, 1989). 1. Bosque climácico de encinas, 2. Maquia de enebros. 3. Garriga de coscoja. 4. «Yermo» de gramíneas. SB. Suelo pardo mediterráneo. TR. Terra rossa. CA. Roca caliza.

Estas formaciones secundarias no forestales están extremadamente desarrolladas en el mundo mediterráneo.

7.5.3.2. El mosaico californiano

La zona de California con clima mediterráneo tiene una vegetación climax forestal de la que hoy sólo subsisten pequeñas extensiones de bosques persistentes y caducos, constituidos por una gran variedad de robles y otras especies; con hojas persistentes destacan: *Quercus agrifolia*, *Q. chrysolepsis*, *Q. wislizenii*, *Castanopsis chrysophylla*, *Carpentaria californica*, *Arbustus menziesii*, y con hojas caducas: *Quercus lobata*, *Aesculus californica* el castaño de California. Restos de bosques mixtos asocian a frondosas y coníferas como *Pinus coulteri* o *Pinus sabiniana*, *Pinus radiata*, *Cupressus sargentii* y *Cupressus macrocarpa*.

La mayor parte del dominio no cultivado está hoy ocupado por el chaparral constituido por especies de los géneros *Arctostaphylos*, *Adenostoma* y *Quercus*. En gran parte de su extensión el chaparral puede ser considerado como una formación secundaria en equilibrio con el fuego, análogo al maquis o a la garriga. Sin embargo es muy probable que en las vertientes orientadas hacia el S., así como en una banda marginal en el contacto del semidesierto, las condiciones hídricas son tales que el chaparral representa la verdadera climax. Es el equivalente ecológico de las formaciones europeas.

El chaparral está constituido por un *Quercus* enano con hojas caducas (*Quercus dumosa*) y el resto con hojas persistentes. Acompañado de un rico cortejo de arbustos entre los que figuran numerosas Ramnáceas del género *Ceanothus* (*C. cuneatus*, *C. oliganthus*, *C. spinosus*, *C. divaricatus*), rosáceas (*Adenostoma fasciculatum*, *Prunus ilicifolia*) y Ericáceas del género *Arctostaphylos*.

Como en la cuenca mediterránea, la acción antrópica, esencialmente el fuego ha permitido la extensión de los chaparrales antrópicos en detrimento de los bosques.

En una banda costera bastante estrecha se encuentra una formación más baja, presentando ciertas analogías fisionómicas con los jarales y los tomillares del Mediterráneo. Son especies con tallos leñosos y delgados y hojas aromáticas: salvia.

7.5.3.4. Vegetación mediterránea en el Hemisferio austral

Zona esclerófila chilena

Abarca la parte central de Chile y limita con las zonas áridas del norte. De ella existen sólo restos representados por bosques de 10-15 m. con especies xerófitas: *Lithraea caustica*, *Quillaja saponaria*, *Peumus*

boldus y *Cryptocarya* y *Beilschmiedia* que prefieren las quebradas húmedas. Existen además numerosas especies arbustivas.

En los Andes la vegetación esclerófila sube hasta unos 1.400 m, las comunidades de matorrales dan paso al piso alpino, y en algunos puntos aparece la especie aciculifolia *Austrocedrus* (*Libocedrus*) *chilensis*.

Vegetación de la zona sudafricana de lluvias invernales

La vegetación esclerófila recibe el nombre de fynbos; se trata de un matorral de proteáceas, de 1-4 m. de altura y parecido al maquis. El único árbol *Leucadendron argenteum* tiene un área de distribución muy limitada en las laderas húmedas de la Montaña de la Tabla y por debajo de los 500 m sobre el nivel del mar.

Vegetación de las zonas con lluvias invernales de Australia

Tiene un carácter totalmente distinto. Dominan las formas arbóreas (especies de *Eucalyptus*); las proteáceas forman el estrato de matorral por debajo de ellas o dominan sobre los terrenos arenosos. Constituyen una característica del SW australiano las monocotiledóneas arborescentes (*Xanthorrhoea*, *Kingia*), la cicadácea *Macrozamia* y las especies de *Casuarina*. Las ericáceas están sustituidas por las epacridáceas.

Para el clima correspondiente al mediterráneo, con 625 a 1.250 mm de lluvias y sequía estival, es característico el bosque de «jarran» en el que domina de manera absoluta el *Eucalyptus marginata*. Las condiciones eco-fisiológicas de *Eucalyptus marginata* corresponden a las normales en los bosques esclerófilos.

7.6. Praderas y estepas

Praderas y estepas herbáceas, como formación vegetal natural o climática, ocupan amplias superficies en el hemisferio norte, tanto en Eurasia como en Norteamérica, pero también existen en el hemisferio sur en torno al río de la Plata y de modo más localizado en el interior de África del sur y en la isla sur de Nueva Zelanda.

Se trata en todos los casos de regiones más bien secas en las que las precipitaciones son normalmente inferiores a la evapotranspiración, pero que no deben situarse entre las regiones áridas, aunque algunos autores así lo hagan, no ya por la cuantía de las precipitaciones, sino sobre todo por la densidad y continuidad normalmente elevada de la cubierta vegetal, la no despreciable productividad vegetal en materia seca y también por el alto grado de evolución de sus suelos isohúmicos, chernozems, castañosem y phaeosem en la clasificación de la FAO.

Con todo praderas y estepas ocupan climáticamente una situación de transición entre dominios forestales más húmedos y formaciones más abiertas y discontinuas de carácter ya marcadamente árido.

7.6.1. Praderas y estepas del hemisferio norte

Una diferencia fundamental separa las praderas y estepas euroasiáticas de las norteamericanas. En Europa y Asia su dominio se alarga zonalmente desde la cuenca media del Danubio hasta Manchuria y los inviernos son siempre fríos. En América del norte por el contrario se alarga de norte a sur, desde las provincias de la pradera canadiense hasta el noreste mejicano donde contacta con formaciones sabanoides. Por ello las hierbas de las praderas euroasiáticas son de origen septentrional, mientras en la norteamericana unas son de origen septentrional y otras de afinidad tropical.

7.6.1.1. Las praderas euroasiáticas

El área fundamental de las praderas euroasiáticas se extiende desde el oese de Ucrania hasta Siberia occidental. Más al oeste aparecen en la cuenca media y baja del Danubio y como reliquias del periodo xerotérmico fragmentos dispersos por Europa central. Al este la taiga llega a contactar con las formaciones semiáridas del Asia central y las estepas herbáceas no forman sino un rosario discontinuo.

En este amplio dominio las precipitaciones y el calor del verano aumentan desde la franja de transición bosque-pradera hacia las formaciones áridas de la depresión aralocaspiana y paralelamente va disminuyendo la densidad de la pradera y se va pasando de los chernosems lavados de la franja bosque-pradera y de los *crihenosem* profundos a los suelos castaños y a los xerosoles y suelos grises subdesérticos.

Esta gradación de humedad permite distinguir una banda septentrional desarrollada sobre chernosems profundos, la estepa negra o húmeda, que muestra una mayor riqueza de especies y una banda meridional más seca y pobre sobre suelos castaños más pobres en materia orgánica y con horizonte cálcico a menor profundidad, cuya cubierta herbácea es más baja y menos densa.

En la estepa húmeda o pradera destacan aparte de diversas *Stipa*, *Koeleria gracilis*, *Festuca sulcata*, *Bromus riparius*, *Poa pratensis* y *Carex humilis*, pero las herbáceas no gramínoideas son numerosas y abundantes repartándose en numerosas familias entre las que destacan las ranunculáceas (*Anemone*, *Pulsatilla*, *Ranunculus*, etc.) leguminosas, compuestas, *liliáceas*, etc. Entre ellas destacan los geófitos de floración precoz, pero distintos grupos escalonan o suceden desde principios de

abril hasta finales de julio en que el conjunto se agosta y permanece seco hasta el retoñar otoñal, o hasta que las primeras nieves lo cubren de blanco.

En la banda meridional las *Stipa* o espolines dominan y *Poa pratensis* forma una pradera baja comparable a la short grass. Geófitos primaverales (*Iris*, *Tulipa*, *Gagea*) y sobre todo las dicotiledóneas de desarrollo más tardío (compuestas, umbelíferas y labiadas principalmente) van siendo menos frecuentes, dejando cada vez más vacíos que ocupan musgos (*Tortula*) y la aparición de eflorescencias salinas en el suelo y de especies de *Artemisa* y *Limonium* anuncian la proximidad de los semidesiertos.

7.6.1.2. Las praderas norteamericanas

La pradera norteamericana se diferencia de la euroasiática por su gran desarrollo latitudinal desde los 55° en Alberta hasta enlazar con las sabanas del noreste mejicano con *Prosopis* por debajo de los 30° N. Por ello muestra una mayor diversidad climática en el plano térmico, perpendicular a la gradación de humedad de este a oeste.

El avance de la pradera hasta latitudes ya subtropicales hace que junto a gramíneas de los mismos géneros que en la estepa soviética, como *Stipa*, *Koeleria* y *Festuca*, aparezcan otras gramíneas de géneros tropical-subtropicales como *Andropogon*, *Panicum*, *Bulbilis*, *Bouteloua*. Las diferencias entre ambos grupos, que conviven en una amplia zona central, se manifiesta en el comportamiento fotoperiódico y en el más temprano despertar primaveral de las gramíneas de origen templado.

La diferencia principal dentro de la pradera viene determinada sin embargo por la humedad. Es clásica la oposición entre la pradera de hierbas altas y la de hierbas cortas. En la primera las especies principales son *Andropogon furcatus* (big blue stem) que puede rebasar los dos metros de altura y cuyas raíces se alcanzan por su parte una profundidad semejante, *Panicum furcatum*, propia de suelos más húmedos y *Spartina pectinata* que soporta una inundación temporal. En la pradera de hierbas cortas, con suelos encostrados a 20-40 cm de profundidad son *Bulbilis dactyloides* y *Bouteloua gracilis*, la buffalo grass y blue gram respectivamente, las gramíneas dominantes y la riqueza florística es mucho menor. Entre ambos tipos de pradera se intercala la pradera mixta, en la que la blue grama y buffalo grass comparten el terreno con gramíneas de talla menor que las de la pradera alta, pero de altura aún notable como *Andropogon scoparius*.

La riqueza florística es muy elevada sobre todo en la pradera de hierbas altas, por un lado por las diferentes profundidades de enraizamiento y por todo por el escalonamiento de crecimiento y floración

entre las hierbas de origen meridional y septentrional. A ello contribuye el retraso en el despertar de las meridionales que son las dominantes en la mayor parte de la pradera típica, que deja un tiempo al desarrollo a numerosas dicotiledóneas. En comparación con la estepa rusa destaca la escasez de geófitos y el papel secundario de las *Stipa* y *Festuca* que sólo hacia el norte van cobrando mayor importancia sobre todo en la pradera canadiense, pues las gramíneas tropicales apenas rebasan la frontera del paralelo 49°.

7.6.2. Las praderas del hemisferio sur

Las praderas del hemisferio sur se sitúan a latitudes más bajas que las del hemisferio norte, y pueden calificarse de subtropicales, por lo que su invierno es mucho más suave. Los dos dominios principales son la Pampa sudamericana y el veld surafricano.

7.6.2.1. La Pampa

El vasto dominio herbáceo de la Pampa ocupa un área aproximadamente semicircular a ambos lados del estuario del Plata desde Bahía Blanca a Rio Grande do Sul. Se trata de un territorio cuya vegetación natural ha sido casi totalmente sustituida por cultivos y pastos de especies introducidas.

La Pampa recibe en su mayor parte unas precipitaciones más bien abundantes. En el área de Buenos Aires son del orden de 800 mm y aumentan hasta más de 1.000 hacia el noreste. En cambio disminuyen hacia el oeste y sur hasta unos 500 en los límites de la Pampa con las formaciones arbustivas con *Prosopis* características del oeste argentino.

Puede, en función de las precipitaciones, distinguirse una Pampa húmeda con precipitaciones superiores a 800 mm y una Pampa seca entre esta cantidad y 500. Se trata en conjunto de precipitaciones abundantes que han hecho dudar a diversos autores del carácter natural. El problema es diferente según el sector que consideremos. En la parte nororiental, Uruguay y sur de Brasil con precipitaciones ligeramente superiores a un metro y relieve ondulado que facilita el drenaje es probable que la pradera sea una herencia de un clima más seco que el actual, que sería más adecuado para bosque pero que se ha mantenido por inercia.

En la Pampa húmeda argentina, con precipitaciones del orden de 800 mm con máximo en el verano austral debe haber un ligero déficit global de lluvia pues el drenaje es inexistente o indigente y el agua

tiende a acumularse en depresiones temporales cuyos suelos se alcalinizan. La granulometría fina de los suelos y lo moderado de los excedentes invernales de agua dificultan la formación de reservas en los horizontes inferiores y la capa freática se halla a demasiada profundidad. Pese a las lluvias más abundantes el balance hídrico es como en la estepa soviética o la pradera norteamericana más favorable para las gramíneas que para los árboles. Los suelos son también semejantes pero por el clima más cálido los chernosems son sustituidos por phaeozenos.

En la Pampa húmeda la flora autóctona era muy rica en gramíneas y pobre en dicotiledóneas. Diversas *Stipa*, *Andropogon* en suelos más secos, *Paspalum quadrifolium* en los húmedos y *Distichlis* en los alcalinos son las especies principales. En la pampa seca la densidad disminuye adoptando la forma de grandes matas más o menos aisladas del tipo denominado tussock. Diversas *Stipa* más xerófilas son las especies dominantes (*Stipa brachycheata*, *S. trichotoma*)

7.6.2.2. El veld

Themeda triandra, junto con otras gramíneas de los géneros *Eragrostis* y *Aristida* forma en las altas mesetas del interior de África del Sur la única formación herbácea no sabanoide al sur del Sahara. Destaca del veld el carácter de césped raso de la especie dominante que la asemeja a las praderas de la zona templada con las que tienen en común un clima fresco, debido a su altitud superior a 1.400 m no exento del frío en invierno. Las lluvias, aunque mediocres, no son escasas, pero al igual que el resto de las estepas y praderas los excedentes mensuales poco importante.

8. --- Zonas intertropicales ---

8.1. Distribución espacial

El área tropical no árida está ampliamente representada en todos los continentes, y sus límites, a favor de circunstancias locales favorables (vientos y corrientes marinas cálidas), se extienden a menudo mucho más allá de la zona limitada por los dos trópicos. Esta área cubre gran parte de América central, América del S. y África (Madagascar incluido), India, SE asiático, archipiélago indonesio y N. de Australia.

Esquemáticamente puede dividirse en zonas de clima tropical y una zona de clima ecuatorial.

Al igual que en la zona templada, la actividad humana ha modificado profundamente la vegetación primitiva. Existen aún en la zona tropical bosques primarios, ciertamente, pero mucho más a menudo el bosque denso es una formación secundaria cuya composición florística no es la misma que la de la selva virgen. Las roturaciones han provocado el retroceso del bosque en beneficio de las formaciones herbáceas y el fuego impide que el suelo vuelva a ser ocupado por los árboles. En inmensos territorios se yuxtaponen islotes forestales y zonas de sabanas en complejos mosaicos cuyo dibujo se explica por la acción del hombre tanto como por factores climáticos o pedológicos.

8.2. Rasgos generales

Las zonas intertropicales pueden caracterizarse por un progresivo cambio climático hacia el Ecuador que se manifestaría en una mayor

uniformidad térmica, manteniendo siempre un aumento de las precipitaciones hasta llegar a abarcar todo el año (este fenómeno no sólo se produce en función de la latitud sino también en función del régimen local de vientos, que desempeña un papel considerable en las zonas intertropicales) y un equilibrio del ritmo fotoperiódico tanto a nivel diario como estacional.

Pueden diferenciarse los siguientes regímenes:

- El régimen ecuatorial definido por precipitaciones extendidas a lo largo de todo el año (pluviometría anual del orden de 1500 mm).
- El subecuatorial con una o dos estaciones sin precipitaciones importantes, si bien se mantiene todavía una vegetación forestal gracias a la reserva hídrica del suelo.
- Los regímenes tropicales, incluidos los climas de monzón, con notables variaciones pluviométricas (total de precipitaciones anuales con medias próximas a las del clima ecuatorial o a la aridez) y la estación de lluvias concentrada, lo que determina una mayor pérdida hídrica bien por drenaje o por evaporación directa sin aprovechamiento biológico.

La duración de la estación seca se convierte pues en un factor esencial para la distribución de las grandes formaciones vegetales: la selva densa o bosque ombrófilo o pluvisilva siempre verde corresponde a los climas lluviosos en todas las estaciones; a medida que nos alejamos de la zona ecuatorial la estación seca se hace cada vez más neta y se alarga progresivamente: la selva cede su lugar a bosques tropicales, secos o húmedos, y formaciones de tipo sabana donde las herbáceas ocupan un lugar esencial en el paisaje. Al aumentar la sequía el manto vegetal se hace más discontinuo y se pasa al desierto.

Esta disposición zonal de la vegetación se ve perturbada por: la existencia de macizos montañosos (contrastes pluviométricos y escalonamiento vegetal en altura) y la oposición de las fachadas continentales. Las zonas costeras y regiones de las desembocaduras de los grandes ríos son zonas del manglar.

En general puede afirmarse que la flora y la fauna son más ricas que en las zonas extratropicales y los táxones son casi totalmente distintos.

Los suelos se engloban en los denominados «suelos ricos en sesquióxidos», son suelos ferruginosos y ferralíticos, definidos por:

- Una alteración de tipo geoquímico más intensa que en clima templado y en general ligada a un ciclo largo. El factor tiempo es para estos suelos de gran importancia.
- Fuerte concentración de óxidos de hierro bien cristalizados que

confiere a los suelos un color vivo. Ferruginación y ferralitización pueden considerarse como etapas de un mismo proceso que se diferencian en que la alteración cada vez es más intensa, la pérdida de sílice y bases aumenta y la neoformación de arcillas tiende a hacerse más exclusiva.

Sobre pendientes de rocas eruptivas en el medio tropical aparecen suelos fersialíticos que representan una fase joven de los suelos ferruginosos sobre materiales básicos.

Los suelos ferralíticos representan la fase terminal de la evolución de los suelos de la región ecuatorial húmeda, la alteración de los minerales primarios es casi total; las arcillas, todas neoformadas, son caolinitas, los óxidos libres, bien cristalizados, son abundantes y tiñen el suelo de ocre vivo o rojo. Tiene una capacidad de intercambio catiónico muy bajo y grado de saturación generalmente bajo, lo que indica una gran pobreza en cationes básicos.

Dos hechos han de destacarse:

- La intervención de una alteración bioquímica, ligada a la materia orgánica, que afecta a los horizontes de superficie y se superpone a la alteración geoquímica global.
- El proceso de endurecimiento en masa, o formación de corazas, ligado a una fuerte acumulación de óxidos libres muy cristalizados.

Los suelos forestales tropicales no son en absoluto suelos fértiles. Desde el punto de vista edáfico el suelo evoluciona, en función del clima, hacia una pérdida de su fertilidad: se favorece la formación en profundidad de horizontes arcillo-ferruginosos o arcillo-aluminosos compactos, impenetrables para las raíces. La parte profunda del perfil evoluciona en un contexto geoquímico, donde la hidrólisis por una parte y las migraciones de sustancias disueltas, se convierten en preponderantes o exclusivas. La mineralización es muy rápida, no hay una buena humificación, lo que debilita el complejo absorbente. Al mismo tiempo existe una intensa lixiviación (incluso se disuelve la sílice), favorecida por la abundancia de agua templada y la permeabilidad de la arcilla caolinítica.

Bajo el bosque denso el suelo es habitualmente ferralítico, bajo bosque seco se forman suelos ferruginosos menos empobrecidos. A esta gama zonal hay que añadir los suelos originados por las particularidades del drenaje tales como el suelo gris del manglar, los suelos negros de los sectores bajos, suelos pardos de las vertientes, todos ellos mejores que los precedentes.

8.3. Dominio del bosque

En los países tropicales es el bosque la formación vegetal climática, pudiendo distinguir en él varios tipos distintos entre sí, que siguiendo a Demangeot serían:

- El bosque denso, pluvisilva tropical, bosque ecuatorial o bosque ombrófilo y mesófilo que prospera en las variedades más húmedas de los climas tropicales.
- Bosques tropicales o bosque tropófilo.
- Bosque húmedos que penetran por los valles en las zonas más secas: bosques inundados o pantanosos, bosques de ribera, bosques galería.
- El agua salada de los litorales impone un tipo especial de bosque, el manglar.
- Finalmente en todos aquellos territorios donde se ha sustituido el bosque primitivo se encuentran bosques secundarios.

8.3.1. Bosque denso o Pluvisilva tropical siempre verde

Se localiza en regiones con clima ecuatorial, definidas climáticamente como regiones muy húmedas. La zona climática ecuatorial se caracteriza por la nula variación diaria y estacional de las temperaturas. Las medias térmicas mensuales oscilan en torno a los 25 y 26°, y las precipitaciones, de más de 1.500 mm anuales, se distribuyen de manera uniforme a lo largo del año, presentando una fuerte y constante humedad relativa.

En el interior de la pluvisilva la no incidencia directa de la luz solar origina un microclima mucho más homogéneo: sin oscilaciones de temperatura y con el aire siempre saturado de vapor. La luz penetra en el sotobosque pero a nivel del suelo su intensidad es muy baja.

Edáficamente se caracteriza por suelos muy viejos, principalmente de origen terciario, salvo los suelos volcánicos recientes y los suelos de aluviones. Son suelos extremadamente pobres en sustancias nutritivas y muy ácidos (pH = 4,5-5,5); en ellos se produce un intenso laterización lavado de las bases y del ácido silícico y permanencia de los sesquióxidos (Al_2O_3 , Fe_2O_3), y formación de arcillas pardo rojizas.

La descomposición de la materia vegetal (esencialmente la fitomasa aérea) es muy rápida y constituye la verdadera reserva nutricia para el suelo. De ahí que los árboles de la selva ecuatorial tengan un enraizamiento débil.

Son suelos rojos ferralíticos coloreados por los óxidos férricos con un espesor de varios metros. Es muy frecuente la aparición de corazas.

El dominio del bosque denso se distribuye en 3 grandes conjuntos:

1. Área americana, extendida sobre todo al S. del Ecuador (al N. del Ecuador, el estrechamiento del continente en América central y la abundancia de las islas antillanas multiplica los contrastes de clima y vegetación): en Sudamérica cubre las Guayanas y la cuenca del Amazonas llegando hasta la vertiente oriental de los Andes, en el lado oriental desde América central hasta el S. de México, así como en la costa oriental brasileña hasta el trópico; debido a la marcada oposición de las fachadas continentales en la costa del Pacífico, el desierto llega muy cerca del Ecuador.
2. Un área africana, sobre todo nor-ecuatorial, escindida en el bosque de la cuenca del Congo y un macizo eburneo-liberiano, al que se puede unir la parte oriental de Madagascar.
Mientras que las bandas zonales paralelas de vegetación aparecen claramente en África occidental, en África oriental desaparece la zona ecuatorial siendo sustituida por climas de larga estación seca. En el hemisferio S. la disimetría es inversa: la vegetación árida está próxima al Ecuador en la costa occidental (Angola), mientras que en la oriental aparece vegetación tropical y subtropical.
3. Un área indonesia muy dispersa en Malaya, Indonesia, las Filipinas y Nueva Guinea y una estrecha banda en la costa oriental de Australia hasta más al S. del trópico.

La característica más mencionada de la pluvisilva tropical es el elevado número de especies leñosas que forman el estrato arbóreo, generalmente perteneciendo a diversas familias; por otra parte muchas familias cuyos táxones templados son herbáceos están representadas por árboles.

La riqueza florística se manifiesta también en el número de especies en el seno de un mismo género.

Esta constatación ha suscitado numerosas hipótesis explicativas:

- Multiplicidad de los hábitats induciendo a la especialización.
- Intensidad de la competencia por un mismo nicho ecológico, lo que conduce a diferenciaciones.
- Presión de parásitos, contra los que la diversidad taxonómica constituye un medio de defensa.
- Estabilidad climática considerada como factor favorable a la evolución.
- La antigüedad del bosque denso que ha permitido a los mecanismos de evolución alcanzar una eficacia máxima, etc.

Ahora bien existen también bosques con pocas especies arbóreas: en Indonesia dominan las dipterocarpaceas, en Trinidad la *Mora excelsa* (Leguminosas).

En consecuencia puede afirmarse como nota primordial la extrema variedad de tipos de bosques.

Los bosques presentan también estructuras muy diversas, a veces se pueden diferenciar tres niveles de árboles (inferior, medio y superior) y en otros casos no existe tal estratificación. Si aparece esa estratificación, por lo general, el aspecto del bosque presenta una capa superior de árboles no compacta y en la que sobresalen algunos ejemplares especialmente altos; los niveles medios e inferiores forman ya una cobertura densa de hojas; la falta de luz hace que la parte inferior de los troncos esté desguarnecida permitiendo el tránsito entre los árboles.

La cuestión de la estratificación del bosque denso ha dado origen a numerosas discusiones.

Corrientemente se distinguen 5 estratos:

- Un estrato superior, a menudo discontinuo, formado por «gigantes» de 50 o 60 m, y árboles de 30 a 40 m.
- Un nivel de árboles de tamaño medio, en torno a 20-25 m, constituyendo una frondosidad continua.
- Un estrato de árboles de tamaño más pequeño integrado en buena parte por árboles jóvenes de los estratos dominantes pero también palmeras, bambúes, etc.
- Un estrato arbustivo.
- Un estrato herbáceo que forma un tapiz disperso de gramíneas con hojas anchas, de ciperáceas, rubiáceas, commelináceas, localmente más tupido a favor de boquetes abiertos por la caída de un árbol o por una intervención humana.

Muy diferente del bosque templado el espectro biológico bruto está marcado por la ausencia de los tres grupos hemipterófitos, y sobre todo criptófitos y terófitos, una representación importante de los caméfitos y epífitos y el amplio predominio de las fanerófitas (un 70 por 100 aproximadamente de todas las especies que aparecen en la pluvisilva).

La regeneración de las formaciones de la pluvisilva es una cuestión poco conocida. Se ha comprobado que los árboles de la selva carecen a menudo de descendientes directos y de ello se ha deducido que este tipo de bosque tiene una estructura en mosaico, es decir que cada especie de árbol es sustituida por otra en la regeneración y que sólo tras varias generaciones puede volver a ocupar el lugar primitivo; tiene lugar, por tanto, una cierta rotación o regeneración cíclica. Esto

nos podría explicar por qué ninguna de las especies en competencia llega a alcanzar un dominio absoluto sino que las formaciones son siempre mixtas.

El porte de los árboles se define por troncos esbeltos y con corteza delgada, copas alargadas y relativamente pequeñas en función de la densidad con que crecen los árboles. La edad es difícil de determinar puesto que faltan los anillos anuales. Las raíces son poco profundas en relación con un suelo siempre húmedo, proliferan en los mayores ejemplares poderosas raíces tabulares que salen radialmente de la base del tronco y en forma de pilar pueden subir hasta 9 m tronco arriba.

Las hojas son tanto mayores cuanto más húmedo y caluroso es el clima.

La intensa insolación origina pese a la elevada saturación atmosférica, una elevación de temperatura y un acusado déficit de saturación de vapor de agua en el sistema foliar. De manera que las hojas están sometidas a una sequía extrema durante horas incluso en los trópicos más húmedos, lo que origina en las hojas una elevada resistencia a la transpiración mediante una cutícula muy gruesa (coriáceas o xeromorfas, *Ficus elastica*, *Philodendron*), y el cierre de los estomas para limitar su transpiración y mantener la hidratación elevada del plasma.

El contexto ecológico de la selva densa confiere un papel determinante a los ritmos endógenos, expresados en todas las manifestaciones del desarrollo.

La no existencia de oscilaciones térmicas anuales y la constante humedad determina que fenómenos periódicos, con el crecimiento en longitud de las ramas, la floración, etc., no estén ligados a una estación determinada. No existe pues en este tipo de bosque una época de desarrollo o de floración general, si no más bien una periodicidad autónoma, no sólo distintas especies tienen comportamientos distintos sino incluso distintos individuos de una misma especie o diversas ramas de un mismo árbol.

El bosque denso está también marcado por particularidades morfológicas de determinadas especies. Los troncos, en particular los de las especies que constituyen los estratos superiores, llevan a menudo contrafuertes. Estos pueden ser entendidos como una especie de compensación con el enraizamiento superficial, aumentando la resistencia al viento de los grandes árboles.

Otros presentan raíces-zancos; este dispositivo que caracteriza árboles de talla media o pequeña, es particularmente frecuente en sectores pantanosos.

La cauliflora, es decir la formación de ramas florales en partes viejas del vegetal, por ejemplo en el tronco, es corriente en especies

del bosque denso. Algunos autores le atribuyen la utilidad de colocar las flores en condiciones óptimas para facilitar la polinización.

Otras formas de vida muy importantes son las lianas o bejucos y los epífitos. Los primeros no forman un tronco rígido sino que utilizan los árboles como sostén para su tallo que crece rápidamente mientras que los epífitos depositan sus semillas directamente sobre las ramas superiores de los árboles, que les sirven únicamente de soporte.

Las lianas se fijan a los árboles-soporte de distintas maneras:

- Trepadoras con ramas que se entremezclan con el sistema de ramas del árbol y con ganchos o espinas (palma trepadora *Calamus* o lianas *Rubus*).
- Con raíces que se fijan en las hendiduras del tronco o que lo abrazan (aráceas).

Las lianas se desarrollan en los claros del bosque y crecen al mismo tiempo que los árboles; así llegan con el tiempo al techo formado por las copas de los árboles. Como deben ser flexibles para seguir los movimientos del árbol soporte, no forman un cuerpo leñoso compacto sino un xilema dividido en cordones separados por tejido parenquimático y por amplios radios modulares (crecimiento en grosor anormal). Táxones como los *Philodendron*, *Culcasia* o *Ficus*, establecen la transición de la forma liana a la forma epifítica.

Los epífitos, que gozan de buenas condiciones de luz para germinar sobre las ramas altas de los árboles, presentan problemas de abastecimiento de agua ya que sólo pueden absorber agua durante las lluvias por esta razón es más importante para estas plantas la frecuencia de las lluvias que la cantidad absoluta de las mismas. La frecuencia de lluvias en las laderas de las montañas, debido a lluvias orográficas, determina que los bosques montanos sean más ricos en epífitos especialmente los bosques de niebla en los que las hojas gotean continuamente.

Los hemiepífitos ocupan un lugar intermedio entre las lianas y los epífitos. Muchas aráceas germinan en el suelo y luego crecen hacia arriba como lianas. Con el tiempo muere la parte inferior de sus troncos, pasando entonces a ser epífitos, aunque continúan en contacto con el suelo, a través de raíces aéreas.

La biomasa animal como en otros biomas no representa más que una ínfima proporción de la biomasa total. Pero en esta biomasa limitada existen una profusión de organismos y formas de vida. Abundancia y diversidad de la fauna son las consecuencias de la multiplicidad de los habitats, del suelo a la copa de los árboles, de las reservas alimenticias, y también de la permanencia del bosque denso a escala geológica. Una característica representativa de la mayor parte de los táxones es el gigantismo.

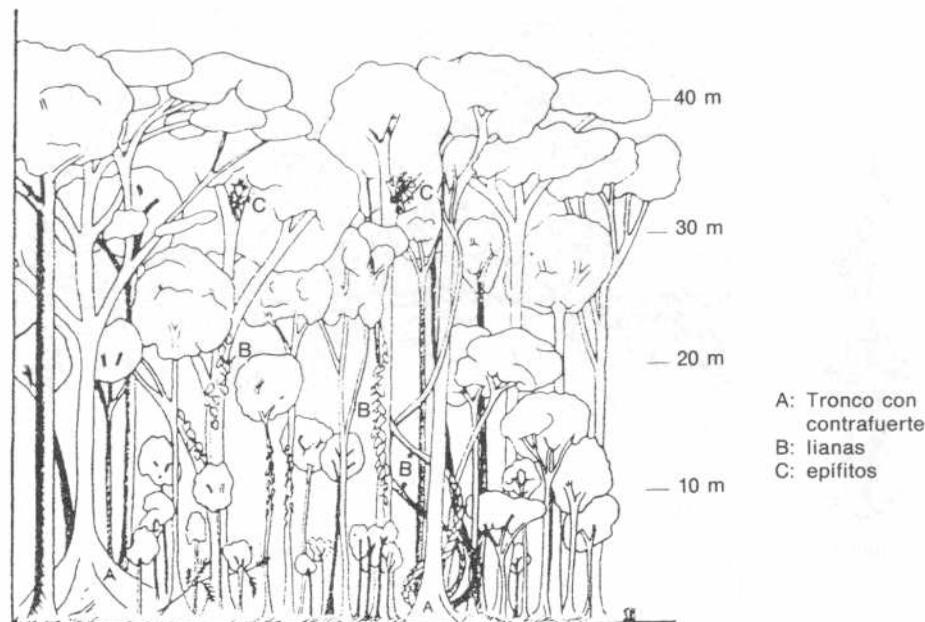


Figura 27. Corte estructural del bosque pluvial ecuatorial (Ozenda, 1982).

La antropización del bosque denso está ligada a un abanico de actividades, cuyo impacto es desigual. Las roturaciones de los cultivos itinerantes realizan interrupciones relativamente breves en el ciclo del bosque; pero su paso periódico por los mismos lugares entraña efectos acumulativos.

La roturación de la selva y la quema de la madera origina un rápido lavado de las sustancias nutrientes y una intensa mineralización por el fuego, que origina una pequeña reserva que puede ser aprovechada para cultivos. Cuando estos cultivos se abandonan crece un bosque secundario que no alcanza la exuberancia de la selva virgen. Tras una nueva roturación debido a la agricultura nómada se producen nuevas pérdidas de sustancias nutritivas por efecto del lavado, hasta que una vez repetido el proceso varias veces el suelo sólo permite el crecimiento de helechos (*Pteridium*) o de especies de *Gleichenia*. Si se incendian estas zonas aparece a menudo una vegetación herbácea con alang-alang (*Imperata*) u otras especies.

El sistema de plantación puede conducir a un agotamiento de los suelos. La explotación del bosque, la construcción de vías de comunicación destruyen la cubierta, la primera de manera temporal, la segunda de manera permanente.

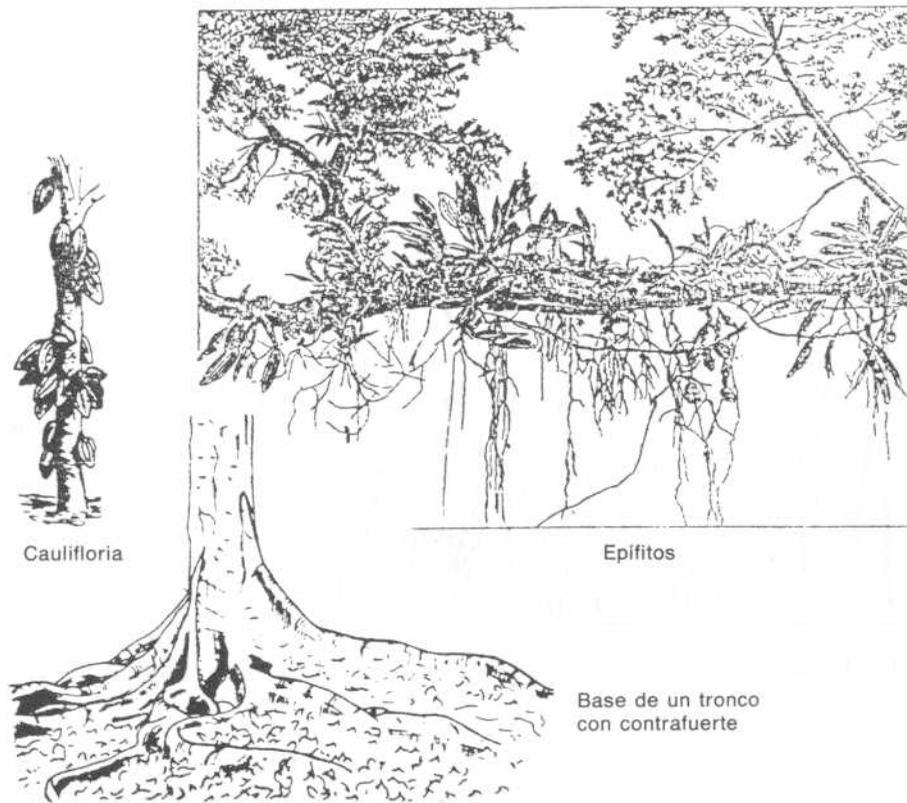


Figura 28. Algunas particularidades biológicas de los bosques intertropicales (Elhai, 1968; Ozenda, 1982).

8.3.2. Vegetación de la zona tropical con lluvias estivales

Al pasar del Ecuador hacia los trópicos entramos en la zona climática tropical de las lluvias estivales cenitales, con lo que la cantidad absoluta de precipitaciones disminuye constantemente y se acorta la estación de lluvias.

A uno y otro lado del bosque pluvial ecuatorial reinan climas que no son constantemente húmedos sino que presentan 1 ó 2 estaciones secas. Los bosques en equilibrio con estos climas no están ya compuestos esencialmente de vegetales con hojas persistentes sino que presentan una proporción, creciente con la amplitud del periodo seco, de árboles con hojas caducas y, en consecuencia, variaciones de fisonomía y de biología a lo largo del año (de ahí el nombre de tropófilo, de tropos=cambio). Por otra parte las formaciones no forestales desempeñan un papel más importante que en la región ecuatorial.

Los bosques tropicales con estación seca son a menudo denominados bosques de monzón, porque son típicos de Asia del SE donde ocupan vastas extensiones en la costa birmana, en una gran parte de las penínsulas india e indochina, de Malaca y del archipiélago de las Filipinas. Se puede distinguir varios tipos según la importancia de la estación seca:

- Bosques subecuatoriales, próximos al bosque ecuatorial, pero en general más bajos y en los que los tipos biológicos característicos del bosque ecuatorial: epífitos, árboles con contrafuertes o caulifloria son más raros; los árboles con hojas caducas aparecen sobre todo en el estrato superior.

Si la duración de la estación seca aumenta más se altera el tipo del bosque: el nivel superior de árboles queda formado por especies caducifolias; en Sudamérica se trata de las grandes *bombáceas* de grueso tronco, mientras que los niveles inferiores continúan siendo siempre verdes. Por esta razón hablamos de *bosque tropical semiperennifolio* (o selva densa mixta o selva mesófila o hemiombrófila).

- Cuando la duración del periodo seco es de 4 a 5 meses, aparece un bosque donde las especies caducifolias dominan en todos los niveles, este bosque tropofilo típico se desarrolla por ejemplo en la Birmania septentrional o el Dekan. Vastos espacios son ocupados por sabanas o intermediarios entre el bosque seco y la sabana (bosque parque, sabana arbolada).
- Cuando el periodo seco ocupa la mayor parte del año el bosque es más bajo y más aclarado y está compuesto por árboles que no son verdes más que los meses húmedos (las acacias desempeñan un papel muy importante). Esta formación pasa progresivamente a la vegetación de las regiones semiáridas o incluso desérticas.

Estos bosques han sido especialmente atacados por la acción antrópica puesto que son más fáciles de roturar que las pluvisilvas ya que pueden ser quemados durante la estación seca; pero las precipitaciones son aún tan elevadas que la agricultura puede contar con cosechas anuales que no se obtienen ya en los tipos secos de bosque. En lugar de los bosques originarios han aparecido sabanas antropógenas con hierbas altas («sabanas húmedas») o hierbas bajas («sabanas secas»).

- Si la cantidad anual de lluvias desciende por debajo de los 500 mm, la vegetación natural viene determinada por el suelo: sobre arenas arcillosas profundas, la vegetación zonal es una sabana determinada por el clima como la que se puede observar en el

SW africano con una cobertura vegetal natural aún en gran parte; sobre suelo rocoso predomina un matorral espinoso.

Los bosques tropicales caducifolios están bien representados en la India y en el SE asiático, siempre que no hayan sido convertidos en tierras de cultivo. En Africa sólo al S. del Ecuador se ha conservado un tipo seco (miombo) en superficies gigantescas desde el E hasta el SW septentrional de Africa. En Sudamérica es difícil establecer la delimitación con los «campos cerrados», en ellos las plantas leñosas son siempre verdes.

En Australia la pluvisilva tropical siempre verde se encuentra en el NE. y constituye un «cuerpo extraño» ya que está formada por elementos paleoantrópicos indomalayos que penetraron a través de Nueva Guinea. El bosque caducifolio semiperennifolio está representado únicamente por algunas pequeñas formaciones de origen también indomalayo. En todo el resto de Australia con elementos australianos predominan, como forma leñosa, el género *Eucalyptus* que es siempre verde. Existen algunas especies caducifolias de *Eucalyptus* (sobre todo *E. alba*) que aparecen en los límites de la pluvisilva tropical siempre verde, pero desempeñan un papel muy reducido en lo que se refiere a la superficie ocupada. Aparte de estos casos todos los tipos de bosques húmedos y secos de la zona de lluvias estivales y las sabanas están formadas por especies siempre verdes de *Eucalyptus*, que en las partes más secas del centro de Australia son sustituidas por especies también persistentes de *Acacia*. Por esta razón es difícil comparar la vegetación de Australia con la de los otros continentes.

Los árboles presentan caída de hojas durante la estación seca. Si bien los bosques húmedos caducifolios, en los que la reserva de agua del suelo es mayor, conservan durante mucho tiempo las hojas y éstas sólo caen hacia finales de la estación seca.

Dicha estación seca no supone un periodo de reposo completo para los bosques tropicales caducifolios, ya que muchas especies de árboles empiezan a florecer a finales de la misma. Es probable que el aumento de las temperaturas constituya el impulso necesario para que se abran las yemas florales, ya que el máximo de temperatura se alcanza antes de que comience la estación de lluvias y debido a la larga duración del día.

En los tipos secos de bosques tiene lugar una selección en favor de las especies más resistentes al fuego debido a los frecuentes incendios que se producen en ellos.

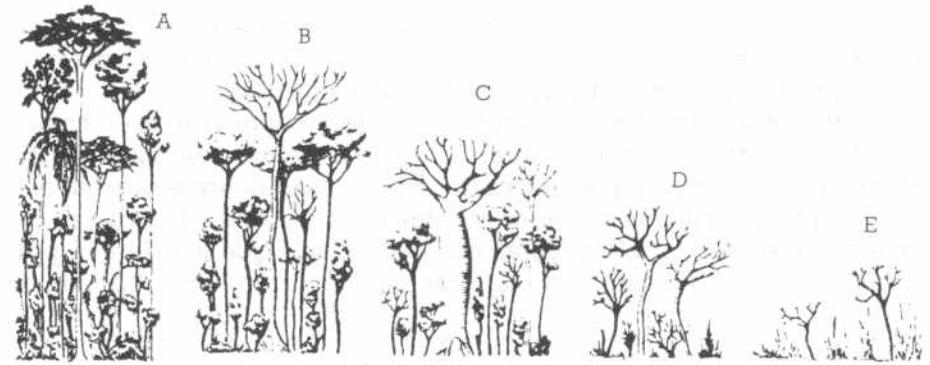


Figura 29. Diferentes tipos de bosques tropicales (Ozenda, 1982). A. Bosque pluvial típico. B. Bosque de transición, con especies de hojas caducas en los estratos más elevados. C. Bosque tropófilo típico. D. Bosque xerófilo, transición progresiva al bosque-parque. E. Sabana arbolada, transición a la sabana típica sin árboles.

8.3.3. Manglares y formaciones de las playas

Los limos litorales salados y móviles de la zona intertropical son colonizados por una formación vegetal particular que ha recibido el nombre de manglar.

Son bosques cuyos árboles apenas asoman la copa por encima del agua durante la pleamar; la parte inferior de los troncos, con sus raíces respiratorias, sólo son visibles durante la bajamar.

Los manglares crecen en la zona de mareas en el agua salada, están formados de un total de 20 especies leñosas. Podemos distinguir entre los manglares orientales ricos en especies de las costas del océano Índico y de las costas occidentales del océano Pacífico y los manglares más pobres en especies de las costas de América y de la costa oriental del océano Atlántico.

El manglar alcanza su desarrollo óptimo alrededor del Ecuador en Indonesia, Nueva Guinea y las Filipinas; al aumentar la latitud el manglar se empobrece cada vez más hasta que finalmente solo presenta una especie de *Avicennia*.

Los géneros más importantes de los manglares son mangles (*Rhizophora*), arbustos ramificados y provistos de abundantes raíces-zancos y *Avicennia* con raíces respiratorias delgadas que salen del suelo. En los manglares occidentales encontramos además *Laguncularia*, mientras que *Conocarpus* crece únicamente en puntos con baja concentración salina. En el manglar oriental aparecen también especies de los géneros *Bruguiera* y *Ceriops*, *Sonneratia* y especies de *Xylocarpus*,

Aegiceras y *Lumnitzera*, entre otras. La mayoría de especies de los manglares suele crecer en zonas definidas, rara vez en formaciones mixtas. Esta zonación está relacionada con las mareas.

Podemos distinguir entre manglares costeros, que crecen en costas llanas sin aporte de agua del interior y que a menudo alcanzan varios kilómetros de anchura, manglares de desembocadura, que pueden ser muy extensos, principalmente en los deltas de los ríos y manglares de arrecife que crecen sobre los arrecifes coralinos que sobresalen por encima del nivel del mar y que desempeñan un papel poco importante.

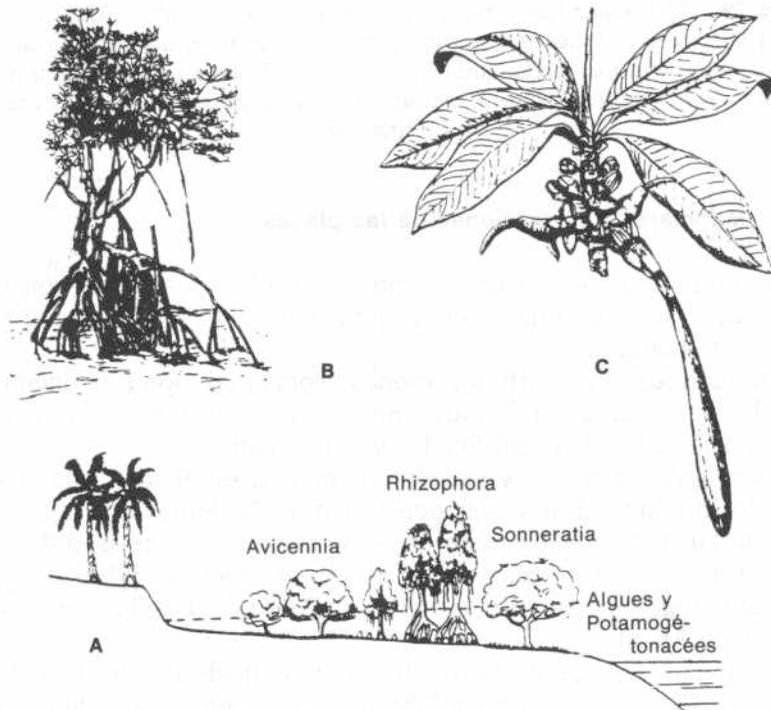


Figura 30. El manglar (Ozenda, 1982). A: Esquema de la zonación de un manglar. B: Pie de *Rhizophora* mostrando sus particularidades biológicas. C: Detalle de una rama de *Rhizophora*.

8.3.4. Zona de transición del dominio del bosque al de sabana

Birrot utilizó el término mosaico bosque-sabanas para indicar el carácter mixto del paisaje vegetal de los trópicos húmedos comprendidos

entre el bosque denso ombrófilo y las formaciones semiáridas. Se trata de un dominio donde las condiciones de clima y suelo son capaces de expresar tanto tipos de vegetación forestal tropófila, densa o clara, como sabanas, cuyo aspecto varía de las facies herbáceas a la sabana arborescente.

El bosque en el área de las sabanas presenta una de estas formas:

- Galerías forestales: son irradiaciones del bosque denso húmedo, en un dominio donde las necesidades de agua son cubiertas por las infiltraciones a partir del lecho menor. La estructura de las galerías es muy variada.
- Bosques con ritmo estacional: Con este nombre se agrupan aquellos bosques donde la alternancia de estación seca-estación húmeda se marca de manera mucho más visible que en el bosque siempre verde o semi-caducifolio. Ha de entenderse que la transición es progresiva.
- Bosque seco denso que se diferencia por: menor desarrollo en altura, simplificación de la estructura, afirmación del ritmo estacional.

La estructura del bosque seco es siempre más simple que la del bosque ombrófilo: no posee más que dos estratos de árboles o uno solo, y un nivel arbustivo. Generalmente las epífitas desaparecen y las palmeras y helechos son raros.

La caducidad de los follajes concierne a la mayor parte de las especies de los estratos arborescentes mientras que el nivel arbustivo es caduco o permanente.

Las superficies cubiertas hoy por el bosque denso seco son difíciles de estimar, debido a la existencia de transiciones al bosque ombrófilo y al bosque seco claro. La evaluación es aún más complicada por la imbricación de este tipo de bosque y diversos paisajes de sabana. A menudo parece ser una formación secundaria.

- Bosque seco claro: el modelo de este tipo de bosque debe buscarse en la península Indochina. Este término ha sido utilizado para designar una formación arbórea cuyos elementos están suficientemente espaciados para que el suelo reciba más luz que sombra.

El tipo «bosque claro» presenta estructuras y composiciones florísticas diversas en el conjunto de los «trópicos húmedos». El poblamiento arborescente está formado sobre todo por un pequeño número de especies.

8.4. Sabanas

Desde el punto de vista geobotánico se denominan «sabanas» aquellas superficies herbáceas homogéneas y con plantas leñosas en dispersión más o menos regular; cuando faltan totalmente las plantas leñosas hablamos en los trópicos de «praderas»; cuando se trata de prados y formaciones de árboles mayores o menores, que crecen en mosaico, hablamos de «paisajes en parque» formados por varias comunidades vegetales ecológicamente distintas.

La transición entre los bosques poco densos con subsuelo de gramíneas (bosques sabaneros) y las verdaderas sabanas no tiene solución de continuidad. En los primeros domina aún el estrato arbóreo, en las segundas el estrato herbáceo.

Los géneros más representados entre estas gramíneas vivaces son *Andropogon*, *Panicum*, *Hyparrhenia*, *Imperata*; y en Australia: *Triodia*, *Astrebla*, *Themeda* o *Pennisetum*.

Junto a sabanas simples, formadas únicamente de gramíneas existen múltiples formas de sabanas arbóreas que se han intentado clasificar en función de la densidad del estrato arbóreo: sabana arbustiva o sabana parque con arbustos esparcidos; sabana matorral con poblamiento arbustivo denso; sabana bosque cuando las copas de los árboles son casi contiguas; etc.

La sabana herbácea, sin estrato leñoso, sino muy disperso, no es el tipo más común. No se reduce a un modelo único: a veces es uniestrato, pero más a menudo ofrece una estructura vertical escalonada.

Las sabanas con estratos leñosos (uno o varios estratos leñosos) están más extendidas. Son sabanas arbustivas. En esta denominación se excluye la existencia de palmeras que son un elemento importante del paisaje (África, Venezuela, por ej.)

Entre sabana arbolada y sabana bosque (próxima a un bosque claro) existen todos los grados. El porte de los árboles, acacias u otras mimosas, baobabs, etc., se convierte a veces en un elemento de mayor atención que la estructura del estrato herbáceo en sí misma. Un solo género o una sola familia domina a menudo extensas regiones: *Combretum*, *Adansonia* (baobab) en Senegal; *Faidherbia* de Senegal a Chad; *Butyrospermum* en Sudán; *Euphorbia* en África oriental; palmeras en África occidental en Madagascar, en Sudán y en Brasil; *Eucalyptus* en Australia.

El examen de estructuras y el estudio de la distribución espacial de las sabanas, muestran claramente que este tipo de vegetación no resulta en su totalidad únicamente de las directrices climáticas. Por otra parte, este medio natural, tan diferente del medio forestal, se encuentra exactamente bajo los mismos climas que el bosque, tanto en Amazonia

como en el Congo, en Borneo como en el Sudán, no existe pues un clima de sabana. Bajo el mismo nombre aparecen reunidos paisajes genéticamente diversos y de edades diferentes. Muchos aspectos de las sabanas están ligados de igual manera a las condiciones edáficas y a la topografía.

Las sabanas localizadas en tales condiciones presentan un carácter de permanencia que sobrepasa ampliamente la duración de la vida humana son las «viejas sabanas» (Demangeot, 1984) o sabanas primarias.

Muchas otras sabanas no tienen esta estabilidad en el tiempo y manifiestan por el contrario un carácter evolutivo: no son siempre «jóvenes» y no pueden todas ser consideradas como la expresión de la antropización creciente del mundo tropical, sabanas secundarias.

Los suelos de las regiones de sabana son variados, aunque pueden agruparse en dos tipos esenciales: en las regiones relativamente poco regadas (menos de 1.000 mm) con larga estación seca aparecen suelos ferruginosos; en las regiones donde las lluvias caen durante más tiempo y con mayor abundancia suelos ferralíticos que difieren de los de la selva por la presencia mucho más frecuente de una auténtica coraza laterítica.

Hay sabanas primarias edáficas debidas a las particularidades del suelo o del subsuelo, climáticas, y por consiguiente necesariamente antiguas.

Una, las más raras, ocupan suelos particularmente húmedos: las sabanas herbáceas de las bajas terrazas de la Amazonia, el suelo está gleyificado (suelos ferrosos) o sólo arenoso, inundado estacionalmente. Citaremos también los llanos de Venezuela, cuyo suelo periódicamente inundado también está dotado de un horizonte B compacto e impermeable. Las otras sabanas edáficas más numerosas se han establecido sobre sustratos a la vez secos y pobres: vertientes rocosas, mesetas de arenisca donde la roca es fisurada, no hay o hay poca agua de retención, hay pocos o ningún coloide y las plantas emiten raíces muy largas que alcanzan la capa freática profunda; un ejemplo sería el «campo cerrado» que recubre la mayor parte de las «cahapadas» de arenisca de la meseta brasileña.

Pero sabemos también que las sabanas pueden ser formaciones vegetales recientes provocadas por la intervención humana, por consiguiente sabanas secundarias. Es el resultado de las «rozas» efectuadas a expensas del bosque, de los barbechos, de las sabanas naturales.

La fisonomía de la sabana antrópica no es, por otra parte, exactamente igual que la de las sabanas primarias. La flora tiene más afinidades con la de la formación inicial, de la que deriva por diferenciación in situ, que con la de las sabanas naturales vecinas, quedan fragmentos de

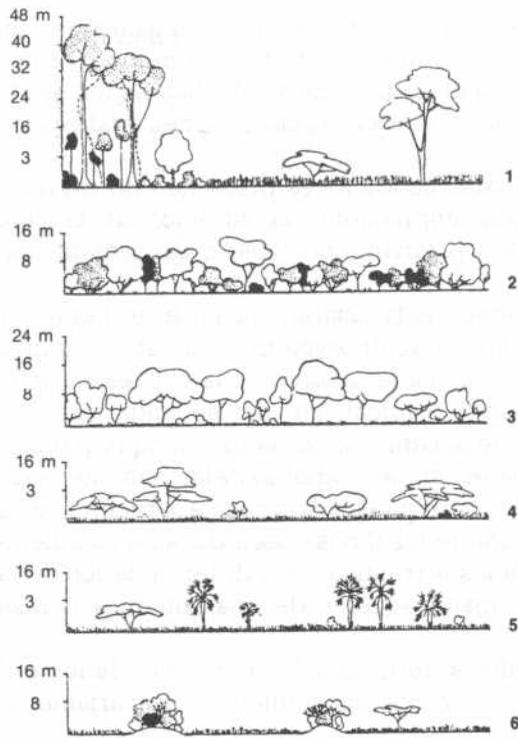


Figura 31. Tipos de sabana (Uganda) (según H. Elhai, 1968). 1. Degradación de un bosque seco denso por quemaduras repetidas. Formación de bosque-sabana. 2. Sabana arbolada. Estrato arbóreo denso. 3. Bosque claro. 4. Sabana con árboles. Cubierta arbórea poco densa. 5. Sabana con palmeras. 6. Sabana herbácea edáfica.

bosque, sea porque ha sido respetado por el fuego, sea porque el hombre los haya protegido voluntariamente (bosques sagrados de África).

8.5. Pradera tropical sobre suelo de humedad variable y en terreno de inundación y zonas pantanosas tropicales

8.5.1. Las praderas

Los dos ejemplos más representativos son los Llanos del Orinoco y el África oriental.

En las sabanas de los Llanos aparecen ligeras hondonadas en las que el agua confluye después de las lluvias intensas y en las que se depositan arcillas grises, de forma que el agua en las hondonadas alcanza los 30 cm de profundidad durante la estación de lluvias, a finales de la estación seca el suelo gris queda completamente seco.

Esta humedad variable es soportada por ciertas gramíneas (*Leersia*,

Oryza, *Paspalum*, entre otras) pero no por las especies de árboles a excepción de las palmeras. Se forman así los «palmerales», praderas con la palmera *Copernicia tectorum*. Cuando el suelo queda mojado durante largo tiempo aparece la palmera *Mauritia minor*.

Las praderas se encuentran también en el África tropical, allí donde el terreno es muy plano. Prescindiendo de las praderas condicionadas antropógenamente, podemos distinguir en África oriental los siguientes tipos de praderas naturales, condicionadas edáficamente:

- La pradera en la zona de la vertiente hidrográfica entre el Océano Índico y el Atlántico que recibe el nombre de «dambo».
- La pradera en depresiones con suelo negro, rico en sodio, denominado «mbuga», que durante la estación de lluvias se hincha y en la estación seca presenta profundas grietas. Sobre estos suelos aparece la *Balanites aegyptiaca* espinosa y las acacias flauta (*Acacia drepanolobium*, entre otras).
- La pradera inundada durante la crecida de los ríos o por estar en las inmediaciones de lagos. Se forma así la «sabana de termitas».

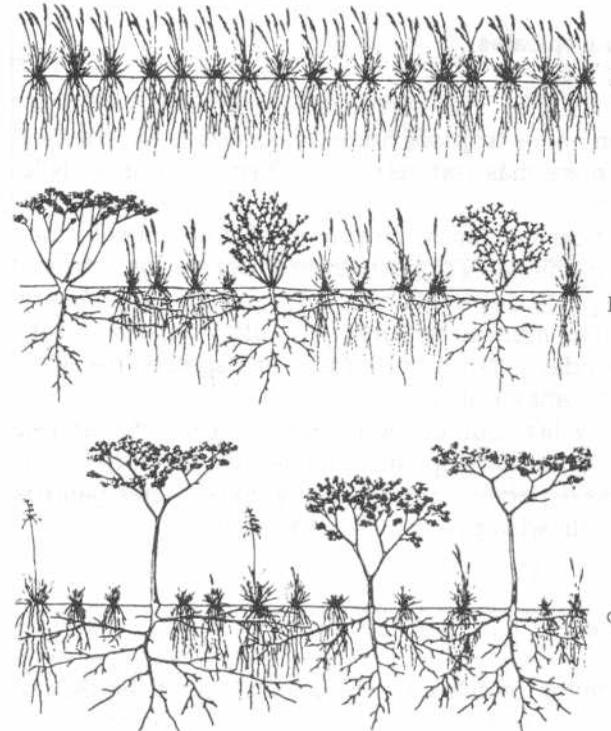


Figura 32. Esquema de la transición de la pradera al bosque seco (Walter, 1977). a. pradera. b. sabana. c. bosque seco.

3.000 m a un espeso maquis de «quenuas», cubiertas de bromeliáceas y a menudo invadidas por bambúes enanos. Este piso tipo subalpino asciende hasta 3.800 m en el S. de Colombia; en el Perú las quenuas y las yaretas alcanzan los 4.500 m.

Por último el piso de tipo alpino de los trópicos húmedos recibe el nombre de «páramos». Es una zona húmeda y nebulosa, inhóspita y fría. A medida que desciende la temperatura, las plantas se ven obligadas a extender sus raíces de manera más superficial. Por esta razón la cobertura vegetal se vuelve cada vez menos densa hasta que finalmente aparece un nivel sin vegetación en la zona de nieve y escarchas. Este piso del «desierto frío» es característico de las montañas tropicales.

El suelo de los páramos está húmedo incluso durante la estación seca, por lo que la vegetación no sufre la falta de agua y da una impresión higromorfa.

La composición florística de los páramos de Sudamérica, Africa e Indonesia varía mucho y cada zona posee sus peculiaridades. Debe resaltarse que además de las plantas que crecen a ras del suelo aparecen también plantas altas, por lo general compuestas, con un verdade-

8.5.2. Zonas pantanosas tropicales

Las elevadas precipitaciones y la evaporación potencial relativamente pequeña producen en los trópicos húmedos grandes excedentes de agua. La zona pantanosa más extensa es la formada por el Nilo blanco en el S. del Sudán.

Se trata de una superficie verde, de hierbas e islas flotantes formadas por los tallos de las gramíneas *Vossia* y *Papyrus* colocados sobre la superficie del agua. Una parte del terreno emerge durante el estiaje y forma una pradera con altas hierbas *Hyparrhenia rufa* y *Setaria incrasata*. Las partes más húmedas están recubiertas por especies de *Echinochloa*, por *Vertiveria* y cañaverales (*Phragmites*).

Las zonas pantanosas y las acumulaciones de agua se encuentran también en las demás regiones tropicales húmedas. La vegetación acuática consta de algunas especies cosmopolitas y de especies pantropicales, con floras especializadas propias de cada zona.

8.6. Montañas tropicales

La existencia de relieves montañosos (particularmente en Africa oriental, Andes e Insulindia) provoca una profunda modificación de las

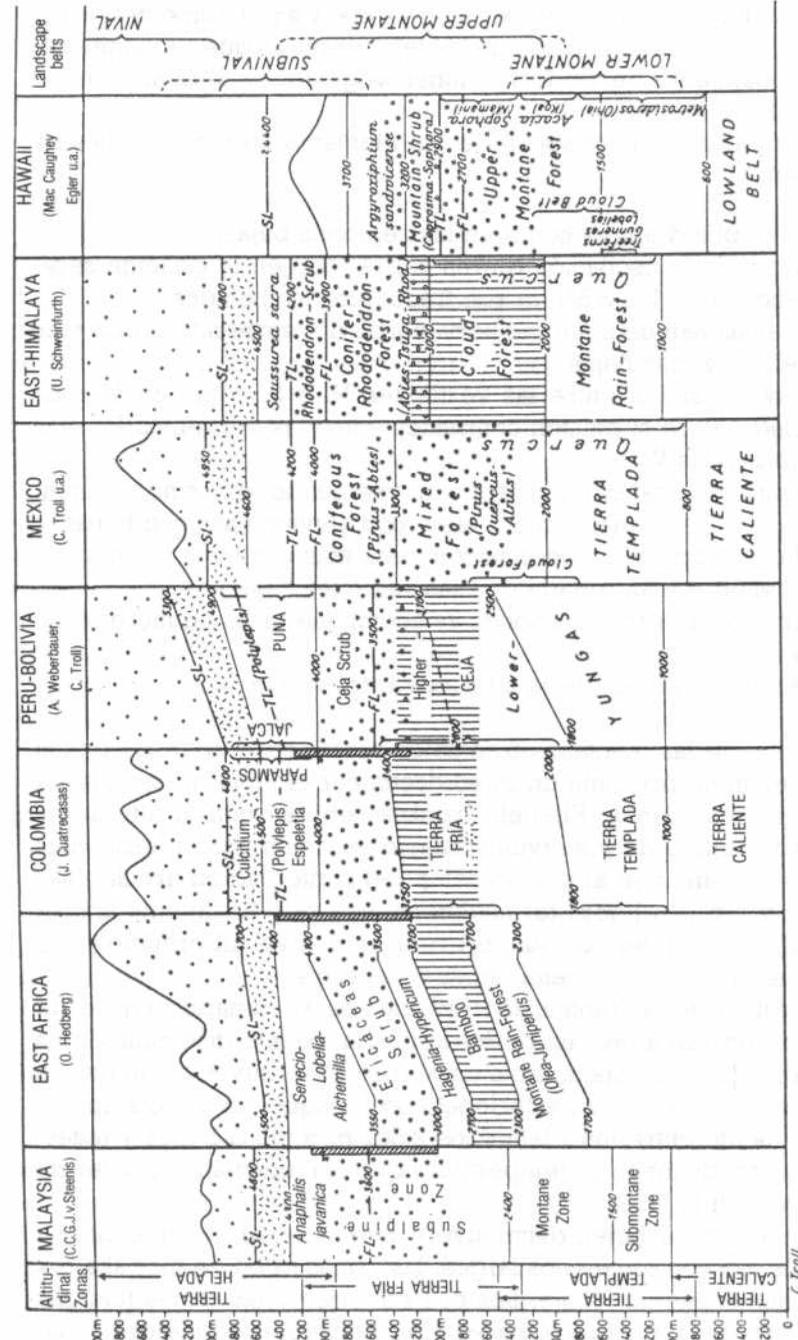


Figura 33. Homología entre montañas tropicales según Troll, 1958. Die Tropischen Gebirge. SL. Límite de las nieves. TL. Límite de los árboles. FL. Límite de los bosques. 1. Límite de las ericáceas. 2. Nivel de las bambúes. 3. Vegetación escasa o nula. 4. Nieves permanentes. 5. Hypericum.

condiciones climáticas cuya expresión más clara es el aumento de las condensaciones y la modificación de las temperaturas que se manifiesta en un escalonamiento de las formaciones vegetales y la aparición de algunas especies.

Las principales características de las montañas tropicales pueden resumirse en:

- Débil amplitud anual, como en las regiones bajas.
- Aumento de la oscilación diurna sobre todo en la estación seca, por encima de los 3.500 m son frecuentes las heladas.
- Las plantas han de soportar variaciones de temperatura mayores que en las zonas bajas.
- No hay oposición entre las vertientes N. y S. como en la zona templada. Pero sí existen contrastes entre las vertientes E., más soleadas y las W.
- Aumento del total pluviométrico, manteniendo el mismo régimen de lluvias (montañas ecuatoriales con lluvias casi cotidianas y montañas tropicales con estación seca más o menos marcada si bien siempre más regada que las regiones bajas).
- El aumento de precipitaciones va acompañado de un incremento de la capa nubosa.
- Incremento también de la intensidad del viento.

Las laderas de las montañas tropicales suelen ser muy escarpadas por lo que el suelo presenta un buen drenaje y el agua no se estanca como en las zonas llanas. El suelo cambia también con la altura: las arcillas pardo-rojizas de los niveles inferiores dejan paso a otras más amarillentas y disminuye al mismo tiempo el contenido en arcilla. Más arriba se observa una ligera formación de podsol y finalmente aparecen verdaderos podsoles con humus bruto; en el nivel hiperhúmedo de nubes se pueden encontrar también suelos de gley.

Característico de las montañas tropicales es el llamado bosque de niebla; no se localiza a una altura determinada, cuanto más húmedo es el aire al pie de la montaña tanto más bajo es el nivel de nubes, e incluso el nivel varía con las estaciones. Los bosques de niebla aparecen generalmente entre los 1.000 y los 2.500 m o incluso más y muestran diversas condiciones de temperatura que condicionan la existencia de diferencias en la flora.

La altura de los árboles disminuye a medida que se sube por la montaña. Los troncos son menos largos, las ramas salen de más abajo y forman anchas copas de follaje. Los contrafuertes y las raíces fúlcreas son poco frecuentes, porque los suelos en declive están mejor drenados. Las especies de hoja perenne son las más numerosas, pero tam-

bién se encuentran, pese a la abundancia de lluvias y a la humedad, árboles caducifolios.

Bajo los árboles se suele pasar directamente al estrato arbustivo, que comprende árboles jóvenes en curso de desarrollo, arbustos siempre verdes y, en los barrancos, magníficos helechos arborescentes. Los grandes bejucos son raros, pero los sustituye una proliferación de pequeños bejucos y epífitas. Sobre el suelo, la vegetación herbácea es muy discontinua, pero el musgo adquiere una importancia creciente con la altitud.

El carácter común a todos los bosques de niebla es su gran riqueza en epífitas; al aumentar la altura disminuye el número de fanerógamas epífitas que prefieren las temperaturas elevadas, pero aumenta el de helechos, licopodios y sobre todo himenofiláceas y musgos.

En los bosques de niebla son también frecuentes los helechos arborescentes que crecen bien en un clima húmedo y frío. El nivel más húmedo de muchas montañas tropicales se caracteriza por la presencia de formaciones densas de palmeras o bambúes.

Por encima del nivel de nubes disminuyen rápidamente las precipitaciones. Si el bosque se extiende más arriba por la ladera de la montaña, las hojas de sus árboles se vuelven más pequeñas y xeromorfas. Aparecen coníferas del género *Podocarpus*, que no tienen acículas sino pequeñas formaciones foliares duras. Los musgos son sustituidos por líquenes fruticosos.

Al alcanzarse el límite del bosque se pasa a una zona de matorral; vegetación de alta montaña de los pisos tipo subalpino y alpino, a menor altura en los trópicos que en los subtropicos.

Los factores que determinan el límite del bosque en los trópicos puede deberse a varios factores: parece posible que se trate de un límite seco debido a que las precipitaciones disminuyen con la altura, podría ser un límite de heladas que a esas alturas ya aparecen, o podría ser debido a la temperatura del suelo.

Las formaciones supraforestales de las altas montañas tropicales se caracterizan por su gigantismo: no constituyen landas, como en el piso llamado subalpino superior de la zona templada, sino matorrales espesos, casi podría decirse que bosques de arbustos de 8 ó 10 m de altura.

Entre los 2.800 y los 3.400 m, en Africa oriental, es decir en un piso donde las lluvias finas son todavía frecuentes (total 1.400 mm aproximadamente) y donde las temperaturas son moderadas (media anual de 10 °C) los brezos arborescentes (ericáceas) forman agrupaciones muy densas, de las que emergen los últimos árboles de la selva. Esta formación es poco penetrable a consecuencia del enmarañamiento de las ramas de hojas pequeñas y coriáceas; estos caracteres xeromorfos se explican por la frecuencia de las «escampadas», que provocan saltos

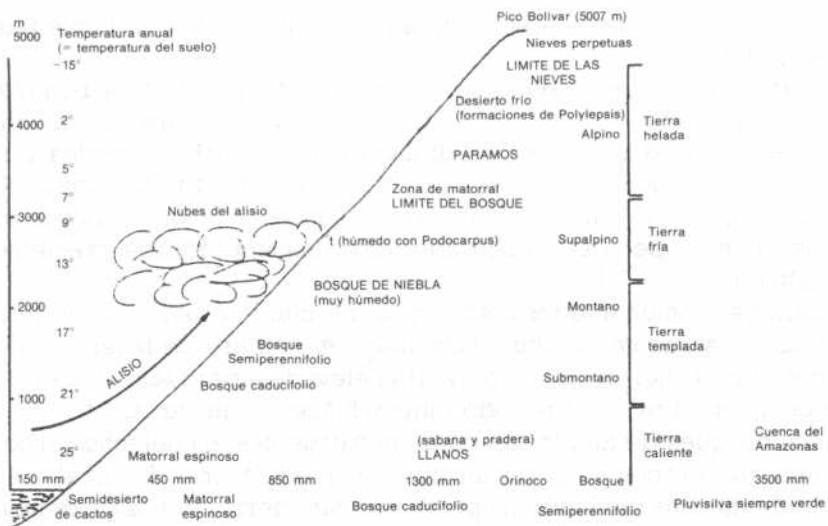


Figura 34. Zonas de vegetación de Venezuela (N-S). (Walter, 1977). Precipitaciones anuales en mm. Temperatura media anual en °C.

brutales de temperatura y humedad; estas ericáceas se encuentran en la parte superior de la zona nubosa. Los musgos y líquenes cubren buena parte de los troncos y las ramas. Se encuentran formaciones análogas en Malasia, donde los brezos son sustituidos por otras ericáceas, los rododendros. En los Andes, la selva cede su lugar a unos ro tronco y grandes hojas colocadas formando penachos y que presentan un espeso fieltro blanco (en los Andes especies de *Espeletia*; en África, el *Senecio* arborescente; en Indonesia varias especies de *Anap-halis*). El límite superior de la vegetación se halla a 4.400-4.500 m y coincide más o menos con una temperatura anual de aproximadamente +1 °C.

En los Andes se distingue un piso tipo alpino húmedo (el páramo) del piso tipo alpino más seco (la puna). Esta última comprende sobre todo gramíneas de hierbas duras, capaces de absorber directamente la humedad atmosférica y pequeños arbustos espinosos, con adaptaciones xerófilas muy marcadas. La vegetación es muy discontinua y se pasa progresivamente a la «puna desértica» muy extendida en el Perú.

Por encima del piso tipo alpino la vegetación es muy escasa y hacia los 5.000 m no existe más que un paisaje de rocas, nieve e hielo.

9. Las regiones áridas

9.1. Rasgos generales

La aridez es un concepto de naturaleza climática y bioclimática, derivado de la insuficiencia de las precipitaciones, que confiere a las regiones afectadas por ella unas especiales características biogeográficas que se manifiestan en los tipos de plantas capaces de vivir en ellas, en los rasgos de su paisaje vegetal y también en su vida animal.

9.1.1. Diversidad de los tipos de plantas

La insuficiencia de las precipitaciones, propia de las regiones áridas, supone normalmente escasez de agua para las plantas que viven en ellas, lo que se refleja en la necesidad de adaptar sus actividades vitales y forma de crecimiento a estas limitaciones hídricas. Términos como xerófilo o xeromorfo aluden precisamente a estas adaptaciones a la sequedad, pero no deben identificarse aridez y xerofitismo. Fuera de las regiones áridas existen también medios secos en los que se precisan adaptaciones xeromórficas y en las regiones áridas hay medios húmedos o cortos periodos lluviosos en los que no falta el agua y no son precisas estas adaptaciones.

Un grupo de plantas muy característico de las regiones áridas son los terófitos efímeros, también llamados efemerófitos. Pueden desarrollar todo su ciclo vegetativo desde la germinación hasta la fructificación en unas pocas semanas, lo que les permite aprovechar cortos periodos

húmedos o lluvias ocasionales intensas. Han adaptado su ciclo vital, pero no su morfología. No muy diferente es el caso de los llamados efímeros vivaces o efemeroides, geófitos de ciclo vegetativo anual muy breve, ajustado a un corto periodo con humedad suficiente. Estas plantas pueden ser considerados xerófitos en el sentido de vivir en áreas secas, pero en sentido morfológico.

El caso de los líquenes y otras plantas inferiores capaces de soportar una deshidratación acentuada y entrar en vida latente en espera de volver a revivir cuando las disponibilidades de agua lo permitan puede considerarse por otro lado más una tolerancia que una adaptación propiamente dicha.

Las plantas más representativas de las regiones áridas son sin duda las plantas xerófilas. Pero el xerofitismo adopta modalidades muy diversas, que pueden afectar a las distintas partes de la planta. La reducción de la superficie foliar o incluso su desaparición, los distintos grados y tipos de espinescencia, la esclerofilia, el enrollamiento de las hojas y su vellosidad, etc., son otros tantos mecanismos adaptativos tendentes a limitar el gasto de agua. La succulencia de las hojas en las plantas crasifolias o del tallo en las crasicaulas son otras tantas formas de almacenar agua, al igual que la formación en algunas de reservas subterráneas. La hipertrofia del sistema radical, que contrasta con el frecuente enanismo de las partes aéreas, es también un rasgo muy característico, que de efectuarse tanto en superficie como en profundidad y tiene por finalidad una utilización más completa y eficaz de las limitadas disponibilidades hídricas.

Junto a terófitos efímeros y xerófitos, un tipo de plantas de notable importancia en las regiones áridas son los halófitos. Aunque la vegetación halófila es en principio azonal, pues no depende de la zona climática, sino de la presencia de sales en el suelo, el clima no deja de contribuir a su importancia. La escasez de las precipitaciones impide o dificulta su exportación por las aguas de drenaje, aunque éstas contribuyen a su acumulación en depresiones, hondonadas y humedales. Por ello los suelos salinos y también las plantas halófilas alcanzan en las regiones áridas mayor importancia que en cualquier otro dominio climático. Aunque no falten suelos secos salinos lo más frecuente es que sean al menos estacional u ocasionalmente húmedos, por lo que entre los halófitos encontramos todas las posibilidades de comportamiento respecto a la humedad, desde los xerohalófitos hasta los hidrohalófilos.

Buena parte de los lagos, lagunas y humedales de las regiones áridas son más o menos salobres o saladas, pero no todas. Por ello hallamos también en ellas plantas con las más variadas exigencias de humedad y tolerancia a la salinidad en todas las combinaciones posibles. No obstante y aún viviendo en medios con mayor o menor abun-

dancia de agua la sequedad del aire, que llega a valores extremos en los desiertos continentales obliga también a muchas de ellas a adaptaciones para limitar una transpiración excesiva.

9.1.2. Diversidad de los tipos de vegetación

La diversidad de tipos de plantas capaces de vivir en las regiones áridas tiene su reflejo en la diversidad de tipos de vegetación que podemos encontrar en ellas. Un primer factor de diferenciación es la mayor o menor intensidad de la aridez. En este aspecto existe toda una gama entre los desiertos absolutos y las regiones áridas. Esto obliga a fijar un límite entre las regiones áridas y las no áridas, lo cual constituye un problema delicado y según el criterio o criterios que adoptemos determinadas áreas pueden quedar incluidas o excluidas.

Desiertos y semidesiertos, territorios que constituyen el objeto fundamental de este capítulo se caracterizan por la discontinuidad de su cubierta vegetal, independientemente de las características morfológicas y tipos biológicos de las plantas que los formen. Es frecuente distinguir dos grados dentro de esta discontinuidad: la vegetación dispersa y la vegetación contraída.

La vegetación dispersa es discontinua respecto a la parte aérea de las plantas, pero no a nivel de las raíces. Resulta de la necesidad de compensar la escasez de agua desarrollando un sistema radical que coloniza una superficie muy superior a la que ocupa la parte aérea y la mayor o menor separación entre las matas está en relación directa con las disponibilidades de agua, que depende principalmente de las precipitaciones y de la profundidad y capacidad de retención del suelo, así como de la topografía y de la permeabilidad del suelo o subsuelo.

Los sustratos impermeables o los suelos esqueléticos o encostrados, tan frecuentes en las regiones áridas, resultan especialmente desfavorables. Por el contrario los sustratos arenosos permiten una rápida infiltración y dificultan la evaporación por lo que conservan mejor la humedad, a condición de que el agua se encuentre a una profundidad asequible para las raíces. Estas características edafotológicas determinan en buena parte el tipo de enraizamiento. Este suele ser profundo en suelos y sustratos permeables y superficial en los impermeables o encostrados.

En las áreas de aridez extremada la mayor parte de la superficie es demasiado seca y carece de cualquier tipo de vegetación. Las plantas se refugian en las grietas, fisuras u oquedades, así como en los fondos arenosos de los ueds, donde pueden disponer de humedad, a veces muy superior a la que corresponde a las precipitaciones por razón de la escorrentía. Es la vegetación contraída.

En las áreas de aridez menos acentuada la densidad de la cubierta vegetal aumenta y se pasa gradualmente a los dominios semiáridos. Tanto si se trata de formaciones arbustivas o incluso arborescentes, como si se trata de formaciones herbáceas el límite es difícil de establecer e incluso puede ser arbitrario. Por otra parte la intensa antropización de muchas regiones áridas y semiáridas resta valor a rasgos actuales como el volumen de la biomasa y la densidad de la cubierta vegetal.

9.2. Los desiertos y semidesiertos cálidos

9.2.1. Desiertos y semidesiertos del hemisferio norte

9.2.1.1. Los desiertos afroasiáticos. La región saharosíndica

De las costas atlánticas del Sahara al valle del Indo se extiende la región árida más extensa del planeta. La parte central tanto en el Sahara como en Arabia es un desierto casi absoluto, en el que las precipitaciones no llegan a 20 o 30 mm y son además de una extrema irregularidad. Aparte de la aparición esporádica y ocasional de los pastizales efímeros del acheb en condiciones de suelo favorables, la vegetación permanente de tipo contraído se limita a los lechos de los ueds y algunas depresiones interdunares, donde la presencia de aguas freáticas permite el desarrollo de diversos arbustos y arbolillos como tarajes (*Tamarix*), acacias, retamas (*Retama retam*), etc.

Las montañas del centro del Sahara ofrecen a la vegetación unas condiciones menos desfavorables tanto de humedad como de temperatura. En el Hoggar y en el Tibesti un matorral espinoso disperso de tipo tropical de acacias con un estrato herbáceo relativamente denso es sustituido a partir de 1.800 m por una vegetación de afinidad mediterránea con olivos (*Olea laperrini*), espliegos (*Lavandula*), *Astragalus*, *Artemisia*, etc.

El predominio de la vegetación de tipo mediterráneo es ya general en las márgenes septentrionales del desierto, caracterizadas por una estepa herbácea en la que domina el esparto (*Stipa tenacissima*) o subarborescente en la que destacan diversas *Artemisia*, desde la que se pasa gradualmente a los matorrales semiáridos mediterráneos.

Por el contrario en el margen meridional, el Sahel, la vegetación es enteramente de origen tropical. Un matorral espinoso disperso, salpicado de acacias (*Acacia radiata*, *A. scorpioides*, etc.), restos probables de una formación más densa tipo caatinga degradada por el hombre a lo largo de milenios, forma una amplia banda que se interpone entre el

desierto y el dominio de las sabanas prolongándose en África oriental hacia el Ecuador por el semidesierto somalí y ya en Asia hasta el valle del Indo.

La vegetación sahariana adquiere rasgos especiales en la fachada atlántica. Aunque sin llegar a constituir un desierto plenamente oceánico, la mayor humedad ambiental y suavidad térmica permiten una mayor densidad de la cubierta vegetal y junto a los xerófitos comunes al conjunto de la región, como *Acacia radiata* o *Salvadora persica*, destaca la abundancia de suculentas (*Euphorbia*, *Senecio*, etc.) características también del piso basal canario. En el sur marroquí semiárido acacias de origen tropical (*Acacia gummifera*) contactan con los matorrales mediterráneos y el argán (*Argania spinosa*) es un elemento característico.

9.2.1.2. Desiertos y semidesiertos norteamericanos

En América del Norte los desiertos cálidos alcanzan menor desarrollo que en el viejo mundo situándose además a latitudes algo más elevadas en el norte y noroeste de México y suroeste de Estados Unidos. Por otro lado la aridez es menos acentuada y se trata más de semidesiertos que de verdaderos desiertos.

En las tres regiones áridas más representativas, conocidas como desiertos de Chihuahua, desierto de Sonora y desierto Mojave, la vegetación más representativa es un matorral poco denso dominado por *Larrea tridentata*, o creosote. A esta zigofilácea le acompañan otros arbustos y diversos arbolillos, cuya importancia varía de una región a otra.

En el «desierto de Chihuahua» cuyas precipitaciones concentradas en verano varían de menos de 100 a unos 500 mm, destaca el ocotillo, *Fouquieria splendens*, *Flourensia cernua*, los agaves (*Agave lecheguilla*, *A. falcata*) y hacia los bordes semiáridos el mezquite, *Prosopis juliflora*, y acacias, *Acacia cymbispina*. Las cactáceas ocupan un lugar secundario, pues por su latitud y altitud la mesa del norte no está exenta del riesgo de fríos invernales.

En los «desiertos de Sonora y Baja California», de clima más marítimo y lluvias de distribución estacional e interanual irregular, que sólo tienden a concentrarse en verano al sur y en invierno al norte, destaca la diversidad y abundancia de cactáceas y dentro de ellas de los cactus en cadenlabro o cirio de gran tamaño, como el saguano, *Carnegiea gigantea*, que puede rebasar los 10 m de altura. Junto a cactus y chumberas, agaves, de hojas carnosas, yucas y otras plantas confieren un papel predominante a las suculentas.

En el desierto Mojave, ya más septentrional y expuesto al frío,

aparecen artemisias y otras especies propias de la Gran Cuenca en el matorral xerófilo de *Larrea* y *Franseria dumosa*, al tiempo que las cactáceas se enrarecen.

La vegetación en estos semidesiertos subtropicales es, pues, fundamentalmente leñosa. Del estrato arbustivo de 1-2 m emergen arbolillos o grandes arbustos, como acacias, mezquites, etc., y en las áreas costeras sobre todo grandes cactus o grandes plantas de hojas carnosas en roseta. Formaciones semejantes se hallan también más hacia el sur o el este en áreas secas, como en la Huasteca. Las herbáceas juegan en general un papel secundario o subordinado. Dentro de ellas los efímeros son unos invernales y otros estivales en función de las precipitaciones.

9.2.2. Las regiones áridas del hemisferio sur

En el hemisferio austral la sequedad es especialmente acusada en los desiertos costeros, mientras hacia el interior no se pasa normalmente de semidesiertos. La existencia de tres continentes determina la existencia de tres dominios áridos, cada uno de ellos encuadrado en un reino florístico y de vegetación diferente.

9.2.2.1. Las regiones áridas tropicales de América del sur

En América del sur constituye un rasgo muy llamativo la presencia de la llamada diagonal árida desde la costa norteña peruana hasta la Patagonia argentina. En esta diagonal se individualizan varias regiones áridas de las que dos, el desierto costero chileno-peruano y la Puna seca, pueden por su latitud calificarse de tropicales o tropical-subtropicales. Las otras dos, el centro-oeste y la Patagonia argentinos se sitúan ya en latitudes templadas.

En toda la costa desde el extremo norte de Perú hasta las proximidades de La Serena en Chile las precipitaciones son muy escasas y en un amplio tramo central prácticamente nulas. En una franja próxima al mar la sequedad se ve en parte compensada por la elevada humedad relativa y en los relieves costeros también por las abundantes brumas, pero en las depresiones interiores y áreas menos beneficiadas por las precipitaciones ocultas típicas de los desiertos de corriente fría la sequedad y por tanto la ausencia de vegetación es prácticamente total.

Destacan en la vegetación del desierto costero las *Tillandsia* que colonizan las dunas y la riqueza y diversidad de las «lomas», que se benefician de la garúa que baña los relieves próximos a la costa y que constituyen verdaderos oasis de nubes. La vegetación actual de las

lomas depende no sólo de la humedad, sino también de su conservación y es probable que las formaciones arborescentes de *Cesalpinia tinctoria*, «immergrüne Waldloma» de Webeebauer, hayan estado más extendidas en pasado. Junto a estas formaciones arborescentes o arbustivas, en general poco densas, las suculentas son otro componente importante de la vegetación en las lomas menos brumosas, en las que no faltan por otra parte musgos, líquenes y las *Tillandsia*. Los terófitos efímeros pueden por su parte aparecer en el conjunto de la región.

El desierto costero pasa en la costa ecuatoriana gradualmente a un matorral xerófilo en el que el algarrobo, *Prosopis juliflora*, junto con otros arbolillos y arbustos como *Acacia*, *Caparis sp. div.*, *Cesalpinia praecox*, etc., son las especies principales. Hacia el sur la transición es hacia la vegetación esclerófila del centro de Chile y en altura el límite entre la vegetación xerófila y el dominio forestal andino se eleva hacia el sur donde las cactáceas llegan a contactar directamente con la puna.

La Puna es el dominio supraforestal de los Andes secos. Relativamente húmeda y su parte norte y ésta es progresivamente más seca hacia el suroeste donde puede calificarse de verdadero desierto de altitud en la llamada puna de Atacama. Un matorral subarbustivo almohadillado llamado tola, en el que *Lepidophyllum quadrangulare* es la planta más típica, es la formación más característica. Los densos cojines de *Azorella compacta*, la llareta, son también muy representativos. Junto a estos matorrales aparecen formaciones herbáceas gramínoideas llamadas ichu y más localmente turberas. Extensos «salares» cubren inmensas superficies en las depresiones endorreicas.

El nordeste de Brasil incluye un área árida con un tipo de vegetación de una personalidad muy acusada la caatinga o tal vez mejor las caatingas dada la diversidad fisonómica y florística que puede presentar dentro de su indudable unidad de conjunto.

La caatinga es una formación leñosa xérica y espinosa arbustiva o arborescente totalmente desprovista de hojas en las épocas secas, carente de lianas y epifitos y con un estrato herbáceo estacional y discontinuo. Leguminosas, entre las que sin embargo faltan los *Prosopis*, cactáceas, euforbiáceas y bromeliáceas son las principales familias que constituyen su flora, en la que merece destacarse la ausencia de briófitos y helechos, a excepción de *Selaginella convoluta*, capaz de revivir tras una prolongada deshidratación. Las caatingas altas pueden ser considerados bosques claros espinosos, mientras las de menor talla son ya matorrales.

Formaciones semejantes a las caatingas existen en otras regiones secas tropicales, concretamente en el suroeste de Madagascar.

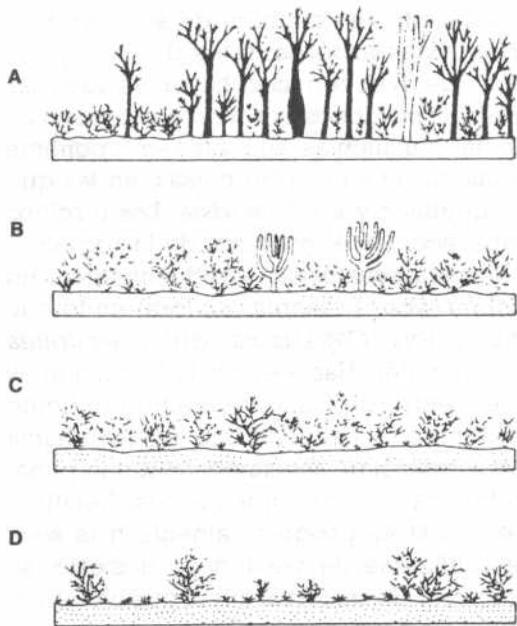


Figura 35. Distintos tipos de caatingas según Schell, 1987. A. Caatinga arbórea de barrigudas o árboles botella y grandes cactáceas. B. Caatinga arbustiva con cactáceas. C. Caatinga arbustiva. D. Caatingas discontinua de aspecto estépico.

artemisias y de quenopodiáceas en las depresiones y suelos salinos forman su vegetación. En las vertientes montañosas desnudas los matorrales espinosos almohadillados son un rasgo común con las regiones mediterráneas y el Asia central.

Más al norte la inmensa depresión aralocaspiana se extiende hasta los confines de la estepa herbácea. Las precipitaciones, inferiores a 250 mm en toda la región, disminuyen hacia el centro-sur de la depresión y junto con los suelos contribuyen a diversificar la vegetación. En una amplia franja de transición hacia la estepa herbácea de carácter semidesértico dominan diversas especies de *Artemisia*, junto con géneros de tendencia halófila como *Camphorosma*, *Kochia*, *Limonium*, etc., pues la aridez dificulta la lixiviación de las sales.

Hacia el interior, más árido, topografía y suelo-sustrato son el principal factor diferenciador. Las depresiones arcillosas, takirs, constituyen un medio hostil, carente casi por completo de plantas superiores. Los suelos salinos cubren importantes superficies y ostentan una vegetación especializada en la que dominan diversas quenopodiáceas: *Sarcocornia*, *Halocnemum*, *Haloxylon*, etc.

En la vegetación de los desiertos arenosos, en su mayor parte formados por dunas fijas o semifijas, de la mitad meridional de la depresión destacan los matorrales de saxaul blanco (*Haloxylon persicum*) y

9.2.2.2. Las regiones áridas del África austral

Al igual que en América del sur el desierto costero está bien desarrollado a lo largo de la costa de Namibia y parte de Angola. La escasa vegetación está ligada a valles secos con algo de humedad en profundidad o relieves que condensan las frecuentes nieblas. Son frecuentes las suculentas: *Euphorbia*, *Aloe*, *Mesembrianthemum*, etc. En el límite entre el desierto costero y el interior se localiza *Welwitschia mirabilis*, extraña gimnosperma que sólo tiene dos hojas que crecen indefinidamente.

Hacia el sur el desierto de Namibia pasa gradualmente a la zona esclerófila de lluvias invernales de la región de El Cabo y hacia el interior a las altiplanicies semidesérticas del Kalahari y del Karroo. El primero es una estepa espinosa de tipo saheliense, el thornveld con acacias y *Tamarix* y un estrato herbáceo sabanoide de *Aristida*. El segundo añade a la vegetación habitual de los semidesiertos africanos una extraordinaria riqueza en suculentas y semisuculentas, euforbias, aloes, crasuláceas, *Pelargonium*, etc. En los suelos salinos aparecen diversas *Suaeda* y *Salsola*.

9.2.2.3. Las áreas áridas australianas

Gran parte de Australia tiene un clima árido, aunque sin llegar a poder calificarse de desierto. Las áreas más desprovistas de vegetación son los campos de dunas, desierto Gibson, desierto Simpson, que sin embargo no son las regiones más secas.

En gran parte del interior de Australia las escasas lluvias no muestran una clara estacionalidad y presentan una acusada irregularidad interanual. El tipo de vegetación más extendido es el matorral llamado «mulga scrub». La mulga (*Acacia aneura*) es un arbusto de 4-6 metros que como muchas especies de clima cálido y seco de lluvias irregulares, florece y fructifica cuando éstas tienen lugar independientemente de la estación. Junto a la mulga crecen otros arbustos, *Cassia*, *Eremophila*, y diversos efímeros. Otra formación típica de las superficies arenosas es la pradera de hierbas, erizo o puercoespín, spinifex grassland. *Triodia pungens* y *T. basedowii* forman densos cojines más o menos espaciados. En planicies y depresiones de suelos salinos a las gramíneas erizo se unen quenopodiáceas como *Atriplex vesicaria* y *Kochia sediflora*.

Rasgo muy llamativo es que ninguno de estos tipos de vegetación es suculento. En la flora del reino australiano no se ha producido esta adaptación tan característica de las cactáceas en América o de las euforbias en África. Con excepción de las acacias y en medios salinos

las quenopodiáceas, la flora del interior de Australia tiene poco en común con otras regiones áridas.

Hacia el norte las precipitaciones aumentan y tienden a concentrarse en verano, pasándose gradualmente a una sabana salpicada de eucaliptos. Hacia el sur un matorral de pequeños eucaliptos (*Eucaliptus dumosa*, *E. oleosa*, etc.), conocido como «malle scrub», forma la transición hacia la vegetación esclerófila y ocupa grandes extensiones en la cuenca del Murray.

9.3. Las regiones áridas templado-frías

9.3.1. Las regiones áridas del hemisferio norte

9.3.1.1. El Asia central

Las montañas del sur de Turquía e Irán marcan en Oriente Medio el límite entre los desiertos cálidos al sur y los templado-fríos al norte. En una franja todavía subtropical por su latitud y de afinidad mediterránea por su clima, que se extiende desde Turquía al noroeste de Pakistán, las montañas reciben precipitaciones más o menos abundantes, aunque milenios de pastoreo han hecho desaparecer gran parte de los bosques que debieron cubrirlas, pero las altas mesetas y cuencas intramontañas son secas, incluso desérticas. Estepas de gramíneas y matorrales de saxaul negro (*H. aphyllum*), propios de suelos húmedos, y los formados por diversos *Calligonum* y leguminosas, *Ammodendron conollyi*, *Astragalus*, etc., que crecen sobre las dunas y destacan por su profundo enraizamiento. A orillas de los ríos se desarrollan bosques galería de chopos, sauces, *Eleagnus*, el árbol del paraíso y, si las aguas son salobres, diversos *Tamarix*.

En primavera se desarrolla una vegetación de terófitos efímeros cuya densidad depende de las precipitaciones.

Al este de la diagonal montañosa Pamir-Altai se encuentra un variado muestrario de regiones áridas continentales. Las depresiones son desiertos rigurosos, como el Takla Makan en la depresión del Tamir en el que la escasa vegetación se limita a acompañar el curso de los ríos y colonizar los suelos húmedos. Más al noreste de la depresión de Tsaidam se halla el desierto de Gobi del que se pasa a las estepas herbáceas de Mongolia.

Por último en Asia central se halla el más extenso desierto de altura del mundo: el Tibet. Las precipitaciones pueden ser inferiores a 100 mm e incluso en verano las heladas son frecuentes mientras a mediodía el suelo se calienta intensamente. La flora es muy pobre no sólo por la

rudeza del clima, sino por proceder de una colonización reciente, postglaciar. Las plantas más representativas son arbustillos enanos de crecimiento muy lento. Entre ellos se cuenta *Eurotia ceratoides*, presente en nuestro país en la depresión del Ebro.

9.3.1.2. Desiertos templados de América del norte

La Gran Cuenca es el único territorio árido de América del norte que puede contarse entre los desiertos o semidesiertos templados. Las precipitaciones escasas caen principalmente en primavera que es la única estación favorable para la vegetación pues el invierno es frío, con una cubierta de nieve cuya duración aumenta hacia el norte y los veranos muy calurosos. Es un clima semejante al de la depresión aralo-caspiana, con la que su vegetación guarda una lejana semejanza por la presencia de algunos géneros comunes de amplia distribución en regiones áridas como *Artemisia*, entre los arbustos, *Atriplex* entre los halófitos y *Agropyrum* y *Stipa* entre las gramíneas. Las cactáceas, tan típicas del desierto de Sonora están ya ausentes debido al frío invernal.

9.3.2. Regiones áridas del hemisferio sur

Sólo en la Patagonia y oeste argentino encontramos regiones áridas en el hemisferio sur y su existencia se debe a un efecto orográfico por la posición a sotavento de los Andes. Al oeste de la Pampa, cuando las precipitaciones descienden por debajo de 500 mm. las *Stipa* son sustituidas por bosquetes secos de *Prosopis* que al aumentar la sequedad toman aspecto sabanoide y terminan pasando a un matorral semidesértico de *Larrea divaricata* que se extiende desde la región de Cuyo hasta la Patagonia. En todo el oeste argentino, del Estero al río Negro, los suelos salinos son frecuentes y en ellos se desarrolla la típica vegetación halófila: *Atriplex*, *Salicornia*, *Suaeda*, etc. En la Patagonia a las escasas precipitaciones se une el efecto desecante del viento y un matorral xerofítico almohadillado formado por plantas de muy diversas familias cubre el suelo de modo discontinuo.

Bibliografía

- Beroutchachvili, N., Bertrand, G. (1978): «Le géosystème ou système territorial naturel», *Rev. Géogr. Pyr. et SW.*, págs. 167-180.
- Bertrand, G. (1966): «Pour une étude géographique de la végétation», *Rev. Geog. des Pyr. et du Sud. Ouest.*, t. 37, págs. 129-243.
- Bertrand, G. (1968): «Paysage et géographie physique globale», *Rev. Géogr. Pyr. et SW.*, págs. 249-272.
- Bertrand, C., y Bertrand, G. (1986): «La végétation dans le géosystème des montagnes cantabriques centrales (Espagne)», *Rev. Géogr. Pyr. et SW.*, 57, 3, págs. 291-312.
- Biro, P. (1965): *Cours de Biogéographie*, París, C.D.U., 264 págs.
- Biro, P. (1965): *Les formations végétales du globe*, París, S.E.D.E.S., 508 págs.
- Blondel (1979): *Biogéographie et Ecologie*, París, Masson, 173 págs.
- Bolós, M. de (1981): «Problemática actual de los estudios de paisaje integrado», *Revista de Geografía*, núm ??, Barcelona.
- Bolós, M. de (1983): «El paisaje vegetal y su estudio geográfico», *Actas VI Coloquio de Geografía*, Palma de Mallorca, pp. 153-156.
- Bolós, M. de (1987): «Nuevos conceptos de los estudios aplicados de paisaje integrado», *Anales de Geografía de la Univ. Complutense*, Homenaje al Prof. D. Manuel de Terán, núm. 7, Madrid, págs. 15-19.
- Bolós, O. de (1963): «Botánica y Geografía», *Memoria Real Academia Ciencias y Artes de Barcelona*, (XXXIV), págs. 443-491.
- Bolós, O. (1979): «Els sòls i la vegetació», en *Geografia Física dels Països Catalans*, Ketres. Barcelona, págs. 107-158.
- Bonneau, M., y Souchier, B. (1979): *Pédologie. II Constituants et propriétés du sol*, París, Masson.
- Boulaine, J. (1975): *Géographie des sols*, París, P.U.F., 199 págs.
- Braque, R. (1988). *Biogéographie des continents*, Masson, París, 470 págs.
- Braun-Blanquet, J. (1979): *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*, Madrid, Blume, 820 págs.
- Buckman, H. (1977): *Naturaleza y propiedades de los suelos*, Montaner y Simón, Barcelona.
- Bullón Mata, T., y Sanz Herraiz, C. (1988): «Evolución y situación actual de la Biogeografía en España», *Anales de Geografía de la Universidad Complutense*, Homenaje al prof. D. Manuel de Terán, núm. 7, Madrid.

- Buol, Hole, y McCracken (1981): *Génesis y clasificación de los suelos*, Ed. Trillas. Méjico.
- Cain, S. SA. (1951): *Fundamentos de Fitogeografía*, Acme agency, Buenos Aires.
- Cannall, M. (1982): *World forest biomass and primary production date*, London, Academic Press.
- Dansereau, P. (1957): *Biogeography, and Ecological perspective*, Ronald Press, Nueva York, 407 págs.
- Demangeot, J. (1984): *Les milieux naturels du globe*, París, Masson, 250 págs. Trad. M. Bolos, Ed. Masson (1989).
- Dreux, P. (1978): *Introducción a la Ecología*, Madrid, Alianza.
- Duchaufour, PH. (1977): *Atlas ecológico de los suelos del mundo*, Barcelona, Masson.
- Duchaufour, P. (1987): *Manual de Edafología*, Ed. Masson. Barcelona.
- Duchaufour, P. y Souchier (1984): *Edafología. I Edafogénesis y clasificación*, Ed. Masson, S. A., Barcelona.
- Duvigneaud, P. (1978). *La síntesis ecológica*, Alhambra, Madrid.
- Elleberg, H., y Muller-Bombois (1974): *Aims and methods of vegetation ecology*, Londres, Jhon Wiley y sons ed.
- Elhai, H. (1968): *Biogéographie*, París, Armand Colin, 406 págs.
- Escarre y otros (1984): «Ecología del bosque esclerófilo mediterráneo», *Rev. Investigación y Ciencia*, núm. 95, pág. 69-78.
- Eyre, S. R. (1986): *Vegetation and soils*, Londres, Ed. Arnold.
- FAO (1980): *Guía para la descripción de perfiles de suelo*, FAO, Boletín de suelos, Roma.
- FAO (1988): *Soil Map of the World*, Roma.
- Ferreras Chasco, C. (1981): «Consideraciones en torno a la fitosociología en relación con la Geografía de la vegetación», *Anales de Geografía*, I, Madrid, págs. 41-57.
- Ferreras Chasco, C. (1982): «Nuevas denominaciones de los pisos de vegetación de la Región Mediterránea», *Anales de Geografía de la Universidad Complutense*, t. 2, págs. 35-42.
- Ferreras Chasco, C. (1983): «Aproximación a la problemática general de los pisos de vegetación en la España mediterránea», *Anales de Geografía de la Universidad Complutense*, t. 3, págs. 145-160.
- Ferreras Chasco, C. (1986): «Tendencias actuales en Biogeografía vegetal» en *Teoría y práctica de la Geografía*, coord. A. García Ballesteros, Madrid, Alhambra, págs. 164-180.
- Ferreras Chasco, C., y Arocena, M. E. (1987): *Guía física de España, 2. Los bosques*, Madrid.
- Ferreras Chasco, C. (1989): «La Phytosociología comme moyen de diagnostic de l'état du paysage végétal», *Colloque Phytosociologiques*, XV (1987), págs. 349-359.
- Ferreras Chasco, C. (1990): «La valoración del estado y dinamismo del paisaje vegetal a través de las comunidades y asociaciones que lo integran», *Cuadernos de Geografía*, 9, págs. 97-111, Coimbra.
- Fidalgo Hijano, C. (1987): «Caracterización de pisos bioclimáticos, el caso de la Serranía de Atienza», *X Congreso Nacional de Geografía, A.G.E.*, págs. 189-199.
- Fidalgo Hijano, C. (1987): *La transformación humana del paisaje en la Serranía de Atienza*, Edic. de la Univ. Autónoma de Madrid, 116 págs.
- Gehu, J. H. y Rivas Martínez, S. (1981): «Notions fondamentales de Phytosociologie», págs. 5-33 (en H. Dierschke (red.) *Syntaxonomie*, Vaduz, J. Cramer).
- Godron, M., y col. (1968): *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*, París, CNRS, 292 págs.
- Godron, M. (1984): *Ecologie de la végétation terrestre*, Masson, París.
- Gounot, M. (1969): *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*, Masson, París.
- Guerra, A., y col. (1968): *Mapa de suelos de España*, Madrid, Ministerio de Agricultura.
- Guinochett, M. (1973): *Phytosociologie*, París, Masson.
- Huetz de Lemps, A. (1970): *La végétation de la terre*, París, Masson, 133 págs. (trad. 1983 Ed. Akal).
- Huguet del Villar, E. (1929): *Geobotánica*, Barcelona, Labor, 339 págs.
- Huguet del Villar, E. (1936): *Los suelos de la península Lusoiibérica*, Madrid, 1937.
- Huguet del Villar, E. (1983): *Geo-edafología*, Edicions Universitat, Barcelona.
- Kononova, M. M. (1981): *Materia orgánica del suelo*, Barcelona, Oikos-tau.
- Kubiena, W. L. (1952): *Claves sistemáticas de suelos. Diagnóstico y sistemática ilustradas de los suelos más importantes de Europa con sus sinónimos más usuales*, C.S.I.C., Madrid, 382 págs.
- Lacoste, A., y Salanón, R. (1973): *Biogeografía*, Barcelona, Oikos-Tau, 271 págs.
- Larsen, J. A. (1980): *The boreal ecosystem*, Londres. Academic Press.
- Lemee, G. (1967): *Précis de Biogéographie*, París, Masson, 359 págs.
- Margalef, R. (1975): *Ecología*, Barcelona, Omega, 622 págs.
- Martínez de Pisón, E. (1983): «Cultura y ciencia del paisaje», *Agricultura y Sociedad*, 27, págs. 9-32.
- Muller, P. (1979): *Introducción a la Zoogeografía*, Blume, Barcelona.
- Muller, P. (1980): *Biogeographie*, Ulmar, Stuttgart, 396 págs.
- Munsell: *Munsell soil color charts*, Baltimore, Munsell Color, 9 hojas con colores.
- Nieves Bernabé, M., Bienes Allas, R., y Gómez Miguel, V. (1983): *Clave para la clasificación de los suelos españoles*, Madrid, Sociedad Española de la Ciencia del Suelo.
- Ortega Alba, F. (1983): «Corología biológica y biogeografía histórica. En torno a las causas de la distribución geográfica de los seres vivos», *Anales de Geografía*, 3, Madrid, págs. 43-58.
- Ozenda, P. (1975): «Sur les étages de végétation dans les montagnes du Bassin Méditerranéen», *Documents de Cartographie Ecologique*, núm. 16, págs. 1-32.
- Ozenda, P. (1982): *Les végétaux dans la biosphère*, Doin, París, 431 págs.
- Ozenda, P. (1985): *La vegetation de la chaîne alpine*, París, Masson.
- Panareda, J. M. (1984): «La Biogeografía y el estudio del paisaje», Monografía

- de L'Equip núm. 1, Dpto. de Geografía de la Univ. de Barcelona, *I Col. de Paisaje y Geosistema*, págs. 53-79.
- Peinado Lorca, M. y Rivas-Martínez, S. (Edit.) (1987): *La vegetación en España*, Ed. Universidad de Alcalá de Henares.
- Pesson, P. (Ed.) (1978): *Ecología forestal*, Edic. Mundi-Prensa, Madrid.
- Quezél, P. (1965): *La végétation du Sahara*. Gustav Fischer V. Stuttgart.
- Rivas Martínez, S. (1982): *Mapa de las series de vegetación de Madrid*, escala 1:200.000, Diputación de Madrid.
- Rivas Martínez, S. (1988): *Memoria del mapa de series de vegetación de España*, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, ICONA.
- Robinson, H. (1972): *Biogeography. Aspects Geographies*, London, MacDonald, 541 págs.
- Roquero, C., y Porta, J. (1981): *Agenda de campo para estudio del suelo*, E.T.S.I.A. Univ. Politécnica de Madrid.
- Rougerie, G. (1988): *Géographie de la Biosphere*, Armand Colin, París.
- Rubio Recio, J. M. (1988): *Biogeografía. Paisajes vegetales y vida animal*, Madrid, Ed. Síntesis.
- Ruiz de la Torre, J. (1981): «Vegetación natural» en *Tratado del Medio Natural*, II, 20, págs. 9-45. Univ. Politécnica de Madrid.
- Simmons, I. G. (1984): *Biogeografía natural y cultural*, Barcelona, Ed. Omega.
- Schmithüsen, J. (1968): *Algemeine Vegetations geographie*. Lehrbuch der Allgemeine Geographie, Berlin.
- Schnell, R. (1987): *La Flore et la végétation de l'Amérique tropicale*, París, Masson.
- Soil Survey Staff (1975): *Soil Taxonomy*, Soil Conservation Service, Us Department of Agriculture.
- Soil Survey Staff (1990): *Keys to soil taxonomy*, Soil conservation Service. Us Departament of Agriculture.
- Taylor, J. A. (Ed.) (1984): *Themes in Biogeography*, London, Croom Helm, 399 págs.
- Thompson, L. (1966): *El suelo y su fertilidad*, Barcelona, Reverté, 409 págs.
- Tricart, J., y Kilian, J. (1979): *L'Eco-géographie et l'aménagement du milieu naturel*, París, F. Maspero, Trad. (1982), Ed. Anagrama, Barcelona, 325 págs.
- Troll, C. (1973): «La geocología y la diferenciación a escala planetaria de los ecosistemas de alta montaña», Trad. de J. J. Sanz Donaire, *Geographica*, págs. 143-155.
- UNESCO (1973): *Clasificación internacional y cartografía de la vegetación*, París.
- UNESCO (1980): *Ecosistemas de los bosques tropicales. Informe sobre el estado de los conocimientos preparados por UNESCO/PNUMA/FAO*, (Investigaciones sobre los recursos naturales) (14), UNESCO/CIFCA.
- Walter, H. (1977). *Zonas de vegetación y clima. Breve exposición desde el punto de vista causal y global*, Barcelona, Omega, 244 págs.
- Walter, H. (1981): *Los sistemas ecológicos de los continentes. Principios de una clasificación con ejemplos*, Barcelona, Omega, 150 págs.
- Whitmore, T. C., y col. (1982): *The tropics as the norm in Biogeography*, *Geographical Journal*.