

Biogeografía

© Juan Carlos García Codron

Tema 2. Los factores de distribución de los seres vivos



2.0 Introducción: los factores de distribución de los seres vivos.

2.1 Factores que determinan la distribución de los seres vivos a escala regional: el papel del clima.

2.2. Factores que determinan la distribución de los seres vivos a escala local: el ecosistema.

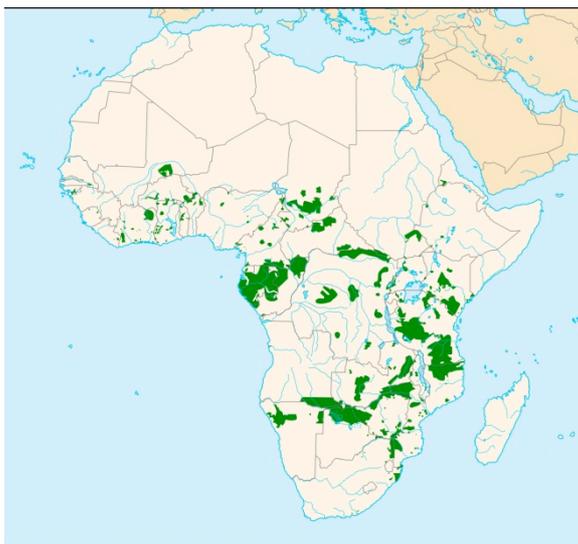
2.3 Los cambios de distribución en el tiempo: de la escala geológica a la escala humana.

2.0 INTRODUCCIÓN: LOS FACTORES DE DISTRIBUCIÓN DE LOS SERES VIVOS

La distribución de los seres vivos a través de la tierra no es aleatoria ya que las posibilidades de supervivencia de cada especie dependen de su adaptación a las circunstancias de cada región.

Los factores susceptibles de influir en la presencia o ausencia de los distintos taxones son muy diversos y su análisis pormenorizado no es posible en este lugar. Por eso, en las próximas páginas la atención se centrará en el papel desempeñado

- por determinados elementos del clima, como la iluminación, temperatura y humedad, que resultan determinantes a escala regional (y que explican, por ejemplo, la inexistencia de palmeras en las regiones frías o que no existan renos en la sabana)...
- por algunos aspectos relacionados con la evolución y funcionamiento interno de los ecosistemas responsables de la presencia o ausencia de ciertas especies a nivel local (por ejemplo, la existencia de numerosas plantas no es posible allí donde no se encuentren los insectos que se encargan de su polinización)...
- por el papel desempeñado por el ser humano que ha alterado conscientemente la cubierta vegetal para adaptarla a sus necesidades (roturación, agricultura...), que, cada vez más, modifica involuntariamente las áreas de distribución de numerosos taxones (bioinvasiones...) y que está provocando la extinción de otros muchos.



La distribución de las especies es el resultado de la combinación de numerosos factores naturales y humanos y cambia a medida que lo hacen éstos. Sin embargo, a medida que aumenta la antropización del medio, los aspectos humanos son cada vez más determinantes. El área de distribución del elefante africano abarcaba todo el continente en la antigüedad, quedó luego reducida a las áreas intertropicales y, en la actualidad, aparece totalmente fragmentada como consecuencia de la transformación del entorno y de la caza excesiva.

Fuente: imagen de dominio público disponible en http://en.wikipedia.org/wiki/File:African_Elephant_distribution_map.svg.

Pero el conocimiento de la localización actual de los factores determinantes no es suficiente para explicar la distribución de las especies ya que éstos varían continuamente a lo largo del tiempo como consecuencia de las fluctuaciones del clima, de los cambios que experimentan el relieve y la posición de los continentes o de la propia evolución de las especies y de los ecosistemas. De ahí que en muchos casos no sea posible entender las áreas actuales de distribución de los taxones sin tener en cuenta la historia biogeográfica reciente de la región en la que se encuentran y el trabajo debe adoptar una doble perspectiva espacial y cronológica (que, a su vez, debe utilizar dos escalas temporales distintas: la geológica y la humana).

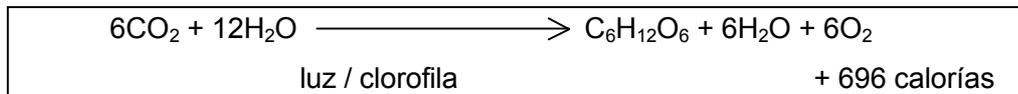
2.1 Factores que determinan la distribución de los seres vivos a escala regional: el papel del clima

2.1.1 La luz

Prácticamente todos los seres vivos dependemos directa o indirectamente de la luz ya que ésta es la que hace posible la función clorofílica mediante la que los vegetales sintetizan la materia orgánica a partir de sustancias minerales.

Las únicas excepciones a esta regla se encuentran entre algunos microorganismos muy especializados o extremófilos como las bacterias que viven bajo tierra o en los extraordinarios ecosistemas de las cuevas rumanas o de las fosas oceánicas que aprovechan el calor terrestre y las emisiones sulfurosas.

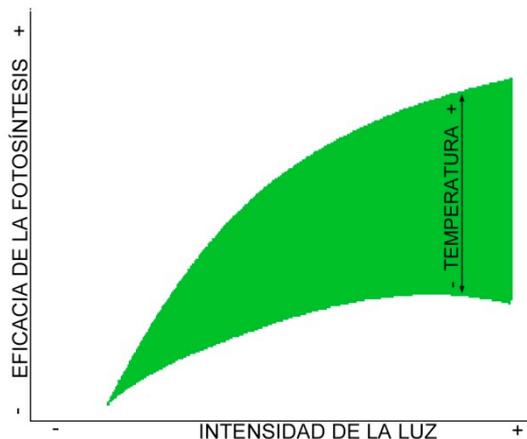
Simplificando mucho se puede representar la fotosíntesis a través de la siguiente fórmula:



La fotosíntesis exige pues la presencia de gas carbónico, agua y energía en forma de luz.

El dióxido de carbono está bien mezclado con los demás componentes de la atmósfera, presenta proporciones relativamente similares en todo su volumen y no constituye por ello un factor de diferenciación espacial (aunque las variaciones de su contenido a lo largo del tiempo influyen en la productividad vegetal del conjunto de la biosfera). En la práctica, puede por tanto considerarse como una constante.

El agua implicada en la fotosíntesis es la contenida en el interior de las células vegetales y para una misma especie tampoco varía significativamente entre unas regiones de la tierra y otras (aunque su desigual disponibilidad a lo largo del año puede determinar el ritmo vital de los vegetales como se verá más adelante).



La eficacia de la fotosíntesis aumenta con la luz y con la temperatura.

Fuente: elaboración propia.

Sin embargo, la energía lumínica que reciben los vegetales varía mucho: hay plantas que se encuentran expuestas al sol mientras que otras permanecen siempre en penumbra del mismo modo que, dentro de una misma planta, unas partes se encuentran más iluminadas que otras.

Por otra parte, las horas de luz varían estacionalmente de acuerdo con factores cósmicos que pueden considerarse como constantes (la duración del día y de la noche varían tanto

más cuanto más elevada sea la latitud pero lo hacen de manera regular de un año a otro) lo que tiene una gran influencia en los vegetales que solo pueden fotosintetizar durante las horas diurnas.

Grosso modo, puede considerarse que la energía solar que incide sobre las plantas proporciona luz y calor. Sin embargo, del total de luz que incide sobre la superficie de las hojas, sólo una mínima proporción resulta útil a la fotosíntesis ya que

- cerca del 20% se refleja (es el albedo),
- 10% atraviesa las hojas,
- 20% se difunde en forma de calor
- 48% es absorbido y transformado en calor que, a su vez, será utilizado para la transpiración.

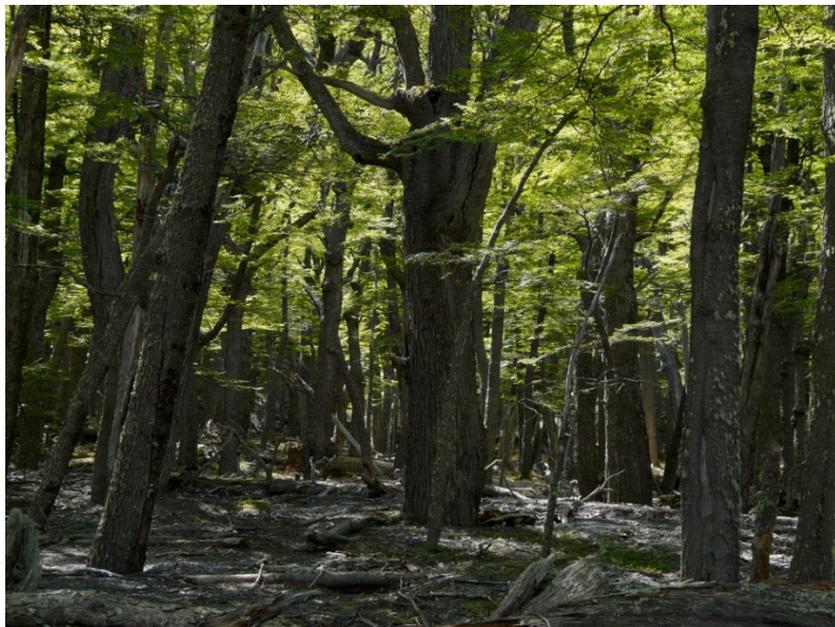
Ello hace que la energía precisa a la fotosíntesis proceda de tan sólo el 1 o el 2% del total de la luz incidente.

Esta reducida proporción es aún menor en los medios subacuáticos ya que el agua detiene eficazmente la radiación solar y a 50 metros de profundidad la oscuridad es casi total.

En general, la actividad fotosintética es una función logarítmica de la intensidad de la luz: cuanto mayor es la iluminación, más eficaz es la fotosíntesis y más rápidamente puede desarrollarse la planta. Sin embargo, este incremento de la productividad tiene un límite y, alcanzado un determinado umbral, el aumento de la luz deja de ser útil o incluso puede perjudicar a la planta.

Las razones que explican este “techo” de productividad no son suficientemente conocidas aunque es probable que esté controlado por varios hechos más o menos encadenados:

- cierre de los estomas para evitar que el exceso de evaporación seque la hoja,
- aceleración excesiva de la respiración debida al calentamiento de la hoja,
- oxidación de la clorofila,
- a largo plazo, daños producidos por el exceso de radiación UV.



Todas las plantas necesitan luz y la escasez de ésta puede impedir la presencia de las especies más exigentes. Eso es lo que ocurre en el interior de los bosques más espesos cuyos sotobosques son por ello muy pobres.

Foto: bosque patagónico en el Chaltén, Argentina.

No obstante, esta eficacia varía mucho de unas especies a otras ya que cada una de ellas ha evolucionado en un entorno distinto buscando siempre obtener el máximo rendimiento y desarrollando para ello el tipo de hoja más adecuado al ambiente en el que vive. Ello permite hacer una primera diferenciación entre especies “*heliófilas*” (o amantes de la luz) y “*esciófilas*” (o plantas de sombra) o incluso, en un mismo individuo, entre hojas de sol y hojas de sombra.

Plantas heliófilas

Son aquellas cuyos rendimientos óptimos se producen bajo una luz intensa. La mayor parte de las hierbas pertenecen a esta categoría pero también numerosos matorrales y árboles en sus etapas adultas.

En el interior del bosque suele haber pocas hierbas porque la mayoría de la luz es interceptada por los árboles y aquellas son incapaces de vivir en penumbra. Sin embargo, si se produce un claro que permita a la luz llegar hasta el suelo, hacen inmediatamente su aparición los llantenes, zarzas, helechos, *Rumex*, *Artemisia*, *Epilobium* u otras herbáceas (que se eclipsarán de nuevo en cuanto el crecimiento de los árboles vuelva a reducir la iluminación).

Las plantas pioneras, las primeras que se instalan en un lugar, suelen ser heliófilas tanto si son herbáceas como si se trata de matorrales o árboles. Es el caso del pino albar (*Pinus sylvestris*), el abedul (*Betula spp*), el avellano (*Corylus avellana*), etc.



Las plantas heliófilas obtienen sus mejores rendimientos bajo iluminaciones intensas aunque un exceso de luz es perjudicial y puede causar graves daños a las células de los vegetales. Por eso, en los lugares más expuestos las plantas reducen su tamaño, se vuelven muy leñosas y protegen sus hojas de diversas maneras (en este caso con una pelusilla blanca que permite reflejar parte de la luz).

Foto: desierto de Kara Kum (Turkmenistán).

Plantas esciófilas

Son las que prosperan en lugares sombreados y constituyen por ello el sotobosque de formaciones cerradas. En los bosques de Europa Occidental destacan el rusco (*Ruscus aculeatus*), la anémona del bosque (*Anemone nemorosa*), los jacintos... En algunos casos, estas plantas necesitan luz en las primeras fases de su desarrollo por lo que florecen muy tempranamente gracias a las reservas que acumularon durante el otoño

anterior antes de que los árboles del bosque caducifolio recuperen sus hojas.

En el caso de los árboles la exigencia de sombra suele limitarse a las primeras fases de su desarrollo. Luego, las copas se expondrán al sol y, a su vez, generarán la sombra necesaria a la descendencia. Ejemplos típicos son el haya (*Fagus sylvatica*), el arce (*Acer spp*), el tilo (*Tilia cordata*), el tejo (*Taxus baccata*)... No obstante, todos ellos suelen conservar hojas de sol en las ramas altas y de sombra en las bajas

En cualquier caso, todas las plantas necesitan luz y por debajo de un determinado umbral muy pocas son capaces de sobrevivir. Este es uno de los factores que explican la pobreza de ciertos sotobosques: al suelo de un robledal denso no llega más del 10% de la luz pero se han registrado valores próximos al 1% bajo un bosque de alerces y del 0,1% en la pluvisilva ecuatorial.

Las hojas adaptadas a un medio sombreado son generalmente más delgadas y anchas que las habitualmente expuestas al sol. En ellas además el "balance de asimilación"¹ suele ser negativo: la planta absorbe más oxígeno en su respiración del que libera por fotosíntesis.

Las hojas de las esciófilas aprovechan mucho mejor las débiles iluminaciones que las de las heliófilas: en un fresno (*Fraxinus excelsior*) las hojas de sombra presentan un balance de asimilación positivo a partir de 200 lux mientras que en las de luz no es positivo hasta los 700.

De la misma manera, este balance aumenta hasta los 20.000 lux en las hojas de sombra (manteniéndose después estable) mientras que aumenta hasta los 60.000 en las de luz. El rendimiento óptimo se corresponde con el medio en el que se sitúan habitualmente unos y otros tipos de hojas.



Los hongos y algunos animales pueden vivir en la oscuridad, por ejemplo en cuevas, aunque al no ser capaces de sintetizar materia orgánica necesitan disponer de recursos nutritivos procedentes de otros lugares. Los animales típicamente cavernícolas ("troglóbios") se han adaptado a la oscuridad total y suelen ser ciegos y carecer de pigmentos.

Foto: *Amanita muscaria*, hongo característico del bosque oceánico en el Saja (Cantabria, España) y "jameíto" (*Munidopsis polymorpha*), pequeño cangrejo ciego y albino que vive en los tubos de lava de Lanzarote (Canarias-España).

¹ Relación entre el oxígeno consumido por el metabolismo y el liberado por la fotosíntesis. Se produce un balance positivo cuando se alcanzan condiciones óptimas para la planta y el segundo supera al primero.

El fotoperiodo

La duración de los días y de las noches varía a lo largo del año en toda la tierra de forma proporcional a la latitud y de acuerdo con el ritmo de las estaciones.

Estas variaciones son nulas o insignificantes en las proximidades del Ecuador, donde el día y la noche duran siempre 12 horas pero resultan máximas en las regiones polares donde el sol no se pone durante el verano mientras que en invierno la oscuridad es permanente.

Este hecho implica que a lo largo del año el número de horas útiles para el desarrollo de la fotosíntesis permanece invariable en el Ecuador pero fluctúa enormemente en las regiones de latitudes altas. Las plantas han tenido que adaptarse a esta variación en el tiempo diario de exposición, el llamado "fotoperiodo", sincronizando sus ciclos vitales gracias a él.



Las horas de iluminación solar varían de manera distinta a lo largo del año dependiendo de la latitud.

Fuente: elaboración propia a partir de la aplicación disponible en http://ptaff.ca/soleil/?lang=en_CA.

En función de esta adaptación al fotoperiodo, las plantas pueden clasificarse en cuatro grandes grupos:

- * Plantas "de días cortos": son propias de los trópicos y no florecen más que con periodos de iluminación próximos a las 12 horas. Cuando se plantan en regiones de latitudes altas crecen exageradamente durante el verano gracias a la larga duración del día (lo que puede resultar muy rentable en caso de cultivo) pero son incapaces de florecer hasta el otoño, cuando día y noche se igualan. Ejemplos de especies que muestran este comportamiento son la caña de azúcar, el crisantemo, la dalia y ciertas variedades de tabaco.
- * Plantas "de días largos": son las que necesitan más de 12 horas diarias de iluminación para poder florecer. Suelen abundar en latitudes superiores a los 40°. La iluminación insuficiente suprime la floración de estas plantas e inhibe su normal desarrollo lo que les permite concentrar su actividad en verano, la estación más favorable.
- * Plantas de fotoperiodo intermedio, a medio camino entre las dos anteriores y características de las latitudes medias, incluyen, por ejemplo, la mayor parte de los cereales cultivados.
- * Plantas indiferentes, en las que el fotoperiodo no parece ejercer ninguna influencia. En este grupo se suelen incluir también aquellas capaces de iniciar su desarrollo, o incluso de florecer, a oscuras gracias a las reservas contenidas en sus raíces como ocurre en el caso de algunos jacintos y narcisos.

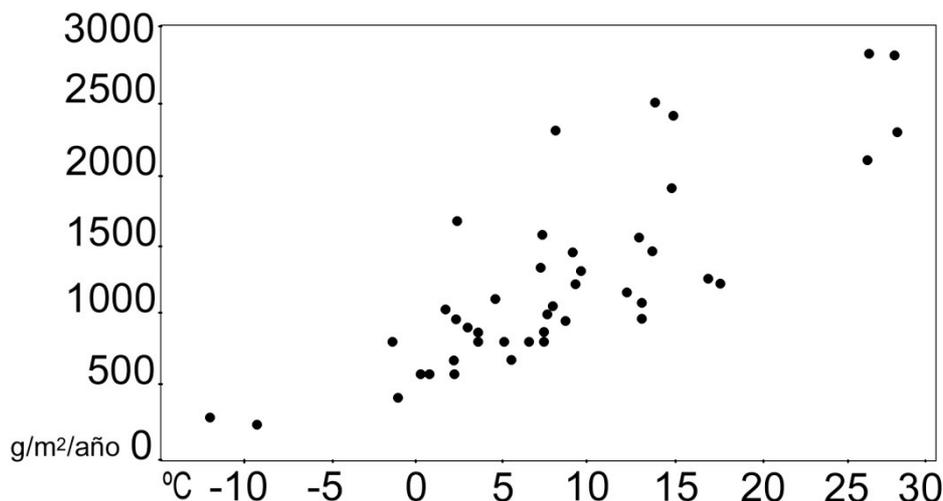
En todos los casos, la puesta en marcha o la inhibición de algún mecanismo regulado por la luz parece realizarse a través de la síntesis de hormonas en las hojas.

El fotoperiodo actúa como un "reloj biológico" que permite a los seres vivos iniciar la reproducción o desarrollarse en el momento más oportuno del año (limitando el riesgo de fracasos) y ello tanto en el caso de los vegetales como en el de los animales donde migraciones periódicas, hibernación, celo u otras pautas de comportamiento suelen estar reguladas por el fotoperiodo.

Aparentemente los humanos estamos bastante "liberados" de este reloj biológico, cada vez más suplantado por otro de tipo cultural. Sin embargo, las horas de sueño (así como la dificultad para conciliarlo), la incidencia de estados de ánimo, las apetencias alimentarias y otros hechos parecen mostrar cierta estacionalidad y pueden interpretarse como "residuos" de ciclos biológicos anuales.

2.1.2 Las temperaturas

El metabolismo de los seres vivos exige temperaturas dentro de unos márgenes muy precisos. El frío excesivo imposibilita los intercambios entre el suelo y las plantas, detiene la asimilación clorofílica, ralentiza considerablemente la respiración y deteriora los órganos o tejidos más expuestos. En cambio, temperaturas demasiado altas desnaturalizan las enzimas de las que depende el metabolismo y dañan o destruyen las estructuras moleculares y membranas celulares. Por eso, la vida es muy difícil por debajo o por encima de -10 y 50°C respectivamente.



La productividad primaria de los ecosistemas guarda una estrecha relación con las temperaturas aumentando de forma regular a medida que lo hacen éstas.

Fuente: reelaboración a partir de Lieth, 1975.

No obstante, y dentro de los límites mencionados, a los animales y a las plantas les beneficia el calor y sus reacciones metabólicas se aceleran por dos o por tres por cada 10° de ascenso de las temperaturas. A la inversa, la mayoría de ellos debe ralentizar sus funciones vitales cuando las temperaturas son bajas. De ahí que el crecimiento, desarrollo y actividad de la mayoría de los organismos dependa de la temperatura ambiente y suelen ser más importantes en las regiones cálidas que en las frías.

a. Los animales

Dos grandes grupos de animales, las aves y los mamíferos, disponen de mecanismos de termorregulación que les permiten mantener una temperatura corporal constante. Se dice que son "*homeotermos*" (o animales de "sangre caliente").

Los demás animales, con algunas excepciones, son incapaces de regular el calor corporal, que varía continuamente. Se dice que son "*poiquilotermos*". Los animales poiquilotermos (los mal llamados "de sangre fría") deben adaptar su comportamiento para intentar mantener sus organismos lo más cerca posible de la temperatura ideal (generalmente en torno a 27°C) tomando el sol o protegiéndose de él alternativamente. Cuando las temperaturas se acercan a 0° estos animales pierden vitalidad y acaban muriendo de frío. Sólo algunos organismos altamente especializados han desarrollado mecanismos de defensa contra el frío excesivo (como la producción de sustancias "anticongelantes", glicerol u otras, que aparecen en los jugos celulares de determinados peces o insectos).



Las células de algunos animales, generalmente microorganismos aunque también artrópodos y peces, contienen sustancias que actúan de anticongelante y que les permiten vivir sin problemas en ambientes extremadamente fríos. *Andiperla willinki* (foto) es un pequeño insecto que pasa toda su vida en el hielo alimentándose de bacterias o sustancias traídas por el viento.

Fuente: imagen de dominio público disponible en <http://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Andiperla1.jpg>.

En cambio, los animales homeotermos logran mantener su temperatura y se ven relativamente libres del influjo exterior lo que les permite mantener sus ritmos vitales constantes a lo largo de todo el año. A cambio, necesitan consumir alimentos energéticos en abundancia y evitar pérdidas excesivas de calor durante los periodos desfavorables (para lo que suelen contar con gruesas pieles o capas de grasa). Por eso, algunos animales que no logran disponer de los recursos necesarios para mantener su temperatura corporal se ven obligados a reducirla durante las épocas más frías ralentizándose por lo mismo sus constantes vitales y produciéndose lo que se conoce como “hibernación”.



Los animales poiquilotermos son incapaces de mantener su calor corporal por lo que su metabolismo y vitalidad disminuyen drásticamente cuando las temperaturas disminuyen. De ahí que muchas especies sean incapaces de vivir en las regiones frías.

Foto: víbora bufadora (*Bitis caudalis*) en el Kalahari, Botswana.

A la inversa, cuando el calor resulta excesivo los animales deben protegerse para evitar sufrir daños (el cuerpo puede generar calor pero no dispone de mecanismos eficaces para reducir su propia temperatura).

En tales casos, la transpiración y consiguiente evaporación es un sistema de defensa muy eficaz en los animales superiores.

La principal limitación de este mecanismo es que no puede mantenerse durante mucho tiempo si no se garantiza la inmediata restitución del líquido perdido: una persona puede producir hasta 1,6 litros de sudor por hora lo que, en términos energéticos, equivale a una pérdida de 900 kcal pero conlleva un riesgo de deshidratación.

Por eso, en los desiertos los animales suelen ocultarse durante las horas de mayor insolación en sus madrigueras (donde las temperaturas pueden ser hasta 30° inferiores a las de la superficie del suelo) y una gran proporción de los animales de las regiones más calurosas limitan su actividad a las horas nocturnas.



Es habitual que los animales de las regiones frías defiendan su temperatura corporal por medio de gruesas capas de grasa. Esta es un buen aislante térmico y constituye una reserva de sustancias muy energéticas que el organismo del animal puede utilizar en caso de necesidad.

Foto: lobos de mar (*Otaria flavescens*) en Concón, Chile.

b. Las plantas

Los vegetales no son capaces de mantener su temperatura constante, son poiquiloterms, por lo que los cambios de temperatura determinan su crecimiento y desarrollo. En general, requieren temperaturas comprendidas entre 5 y 40°C para poder crecer (aunque cada taxón tiene su temperatura óptima).

El aumento de temperatura acelera la fotosíntesis hasta alcanzar un umbral que constituye el máximo (o “temperatura óptima”) de cada especie.

Superado ese umbral, la planta empieza a cerrar los estomas para no perder agua lo que implica una reducción del CO₂ disponible y, por tanto, la paralización de la fotosíntesis (véase el apartado siguiente: “el agua”). Por otra parte, un calor excesivo puede desnaturalizar los enzimas u otras sustancias de los que dependen las funciones vitales

de los vegetales paralizándolas o incluso acarreado la muerte de la planta.

En sentido opuesto, temperaturas muy bajas reducen la eficacia de la fotosíntesis y ralentizan el conjunto de las funciones vitales de los vegetales (que suelen detenerse totalmente cuando se alcanza el punto de congelación). No obstante, las plantas son capaces de sobrevivir al frío a condición de que el enfriamiento se produzca progresivamente y en “el buen momento” del año. En cambio, en caso de enfriamiento muy brusco, el agua contenida en las células se congela y los cristales de hielo destruyen las células produciendo su muerte.

Los umbrales de temperatura entre los que puede desarrollarse la fotosíntesis varían mucho según las especies que, dependiendo de la región en la que se encuentren, han adoptado estrategias adaptativas muy diversas. Las especies de climas cálidos necesitan temperaturas altas para fotosintetizar eficazmente mientras que las de clima frío la hacen mejor con temperaturas bajas.



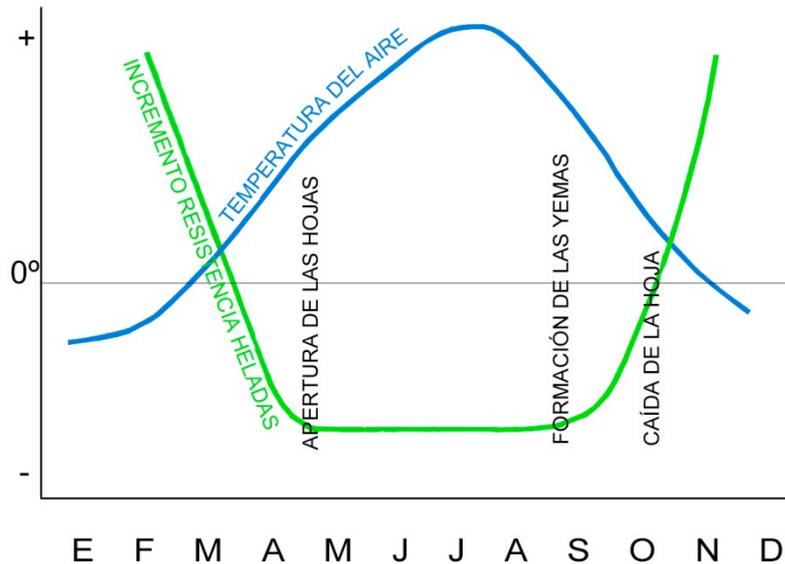
El área de distribución de las plantas coincide frecuentemente con un umbral muy preciso de temperaturas demostrando la importancia de este factor para los seres vivos.

Fuente: elaboración propia a partir de H.Walter, 1997 y el mapa de dominio público disponible en http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Europe_topography_map.png?uselang=es.

Por otra parte, la tolerancia a los cambios de temperatura varía mucho dependiendo de las especies lo que permite diferenciar entre

- las plantas “euritermas”, capaces de aguantar una gran amplitud térmica, y
- las “estenotermas”, que soportan muy mal las variaciones de temperatura.

Dado todo lo anterior, es fácil entender la importancia que tiene el conocimiento de las temperaturas para la comprensión de la distribución de las especies cuyas áreas, en muchos casos, coinciden con una determinada isoterma (aunque la exigencia puede limitarse a ciertas etapas del desarrollo de la planta).



Las plantas de latitudes medias y altas desarrollan mecanismos de defensa contra el frío que les permiten soportar fuertes heladas sin sufrir daños. Sin embargo, estos mecanismos frenan sus funciones vitales y deben desactivarse en la estación favorable para permitir el normal desarrollo de los ciclos vegetativos. Por eso, estas plantas son muy vulnerables en caso de heladas “fuera de temporada”.

Fuente: elaboración propia a partir de Sutcliffe, 1979.

Pero no basta con tener en cuenta las temperaturas medias o extremas ya que su oscilación a lo largo del año o del día (el “termoperiodo”, como se denomina algunas veces) también puede ser muy importante.

La adaptación a las temperaturas es tal que algunas plantas necesitan “sufrir” durante un tiempo esas condiciones, en principio desfavorables, contra las que se están defendiendo. Así, en las regiones de latitudes medias, la fuerza con que se abrirán las yemas de muchos vegetales depende, por ejemplo, del periodo de reposo invernal durante el cual tienen lugar numerosas transformaciones químicas y físico-químicas en el interior de sus células.

Los ejemplos de este tipo son muy numerosos: hay melocotoneros que exigen cada invierno un mínimo de 400 horas por debajo de 7°C para poder florecer y acumular azúcar en sus tejidos; las semillas de la genciana amarilla, *Gentiana lutea*, no germinan cuando se recogen en otoño a no ser que se conserven hasta la primavera dentro del frigorífico y muchas variedades de coles, espinacas, zanahorias y otras plantas se tratan en cámaras frigoríficas para poder cultivarse satisfactoriamente en entornos tropicales.

Las temperaturas extremas producen un fuerte estrés en las plantas y el tiempo que éstas son capaces de aguantarlas es limitado:

El cactus gigante norteamericano (*Cereus giganteus*) puede soportar temperaturas de hasta -8°C durante algunas horas sin sufrir daños lo que le permite sobrevivir a una noche de fuerte frío. Sin embargo, si el ambiente no se suaviza durante el día, muere a la segunda noche aunque los valores alcanzados no sean tan extremos.

No obstante, las plantas suelen reaccionar antes de exponerse a una situación de peligro.

- Cuando las temperaturas suben en exceso, la planta acelera su transpiración (con lo cual, la evaporación absorbe calor de la superficie foliar y tiene un efecto refrigerante).
- Cuando las temperaturas bajan demasiado, aumenta la viscosidad y el contenido en sales de los líquidos vegetales lo que dificulta su congelamiento y ralentiza la circulación (limitando los efectos deletéreos de una posible aparición de cristales de hielo).

Sin embargo, estas defensas tienen inconvenientes y no suelen adoptarse más que durante las estaciones críticas. De ahí lo peligrosas que resultan las olas de calor y de frío fuera de temporada (aunque no se alcancen en ellas valores extremos).



Numerosas plantas se han adaptado a las regiones frías y disponen de diversos sistemas que les permiten evitar la congelación a costa de ralentizar su crecimiento y reducir al extremo sus dimensiones .

Foto: abedul enano, Skridalur (Islandia).

2.1.3 El agua

El agua es el vehículo que permite el transporte tanto de los nutrientes como de los productos sintetizados por los vegetales. Todos ellos circulan de forma incesante en el interior de las plantas en forma de savia bruta o elaborada y constituyen una parte muy importante de su volumen (cerca de la mitad del peso de las plantas, y hasta el 90% del de ciertas hojas, está constituido por agua).

La velocidad a la que se produce esta circulación varía de unas plantas a otras y guarda relación con el balance absorción/transpiración (o, si se quiere, de la cantidad de agua de la que disponen los vegetales). Suele ser rápida en las regiones húmedas y lenta, o extremadamente lenta como en el caso de algunos cactus, en las secas.



El agua es uno de los compuestos más necesarios para la existencia de la vida de forma que los lugares que carecen de ella resultan prácticamente abióticos. En las regiones en las que escasea, como los desiertos, la biomasa tiende a reducirse a la vez que lo hace el número de especies capaces de sobrevivir.

Foto: hammada du Guir (Sahara, Marruecos).

La **absorción** se realiza a través de las raíces y el agua se incorpora al interior de la planta gracias a una suma de mecanismos:

- por capilaridad gracias al diminuto diámetro de las raicillas
- por el efecto de succión inducido por el vacío que genera la transpiración
- por mecanismos osmóticos (las membranas celulares son "semipermeables" y dejan pasar el agua pero no la savia, mucho más "espesa").

La ósmosis es un fenómeno físico que se produce cuando dos soluciones de diferente concentración están separadas por una membrana "semipermeable". En tales casos, los líquidos tienden siempre a mezclarse de forma espontánea para igualar su concentración. Sin embargo, la membrana semipermeable no permite el paso de las mayores moléculas ni de las soluciones más viscosas e implica que el flujo sólo se produzca de la solución menos concentrada a la más concentrada (o, lo que es lo mismo, del suelo hacia la planta).

La **transpiración** es la pérdida de agua en forma de vapor que se produce en la superficie de los órganos exteriores de las plantas (sobre todo de las hojas). Tiene lugar simultáneamente

- a través de la cutícula (capa compuesta por ceras y lípidos que recubre las células exteriores de las plantas y que actúa de “piel” protegiéndolas de agresiones externas y limitando las pérdidas de agua)
- y de los estomas (poros de la superficie de las hojas compuestos por dos células que controlan el cierre o la apertura del orificio).

Las pérdidas de agua a través de la cutícula varían mucho según las especies:

- El pino albar (*Pinus sylvestris*) pierde cada hora 1.6 mg agua/gramo de materia fresca.
- El haya (*Fagus sylvatica*) 24 mg agua/gramo de materia fresca.
- ... y la hierba de Santa Catalina, *Impatiens noli-tangere*, que se marchita nada más ser cortada, 130 mg agua/gramo de materia fresca.

Esto explica que algunas plantas se conserven y mantengan “bonitas” durante bastante tiempo después de ser cortadas (como ocurre con los “pinos de Navidad”) mientras que otras se queden marchitas y flácidas casi inmediatamente.



Numerosos árboles de todas las regiones tropicales son capaces de almacenar eficazmente el agua absorbida durante la estación lluviosa y constituir reservas para la seca. Suelen hacerlo en sus troncos, anchos y de madera esponjosa.

Foto: *Brachychiton rupestris*, Queensland (Australia).

En general, las pérdidas son máximas en las plantas acuáticas y adquieren sus valores mínimos en las zonas áridas.

La transpiración es mucho más intensa a través de los estomas aunque las plantas son capaces de controlarla mediante la mayor o menor apertura de éstos.

Esta función se regula a través de la temperatura (los estomas se cierran por debajo de 0° y por encima de 35°C), de la hidratación de la planta y de la luz (la fotosíntesis se verifica a través de ellos). De ahí que sean posibles varias situaciones:

- En los casos más favorables, los estomas permanecen abiertos todo el día (tiempo de iluminación solar) y la fotosíntesis puede realizarse de forma ininterrumpida.
- Cuando la transpiración es excesiva como consecuencia del calor, los estomas se cierran durante las horas centrales del día (con lo que la fotosíntesis se detiene en ese periodo).
- Si el calor y la sequedad implican condiciones muy adversas, los estomas no se abren más que durante las primeras horas de la mañana.
- Cuando el suelo permanece totalmente seco y la planta no va a poder compensar sus pérdidas, los estomas no se abren (algo que ninguna especie es capaz de soportar durante periodos prolongados).

La transpiración es proporcional a la temperatura, inversamente proporcional a la humedad relativa y se ve favorecida por el viento que arrastra la humedad próxima a la planta. Dicho de otra forma, es máxima en ambientes cálidos, secos y ventosos y mínima en los fríos, húmedos y sin viento.

Los comportamientos de las distintas especies varían mucho aunque, en conjunto, la vegetación devuelve a la atmósfera cantidades muy significativas de agua en forma de transpiración.

En verano la superficie de un hayedo emite el equivalente de 4 mm diarios y la de un robledal 2,3 mm. Para poder existir, dichos bosques necesitan tener garantizada, como mínimo, esta cantidad de agua sumando las precipitaciones más las posibles reservas hídricas del suelo.

Cuando a esta cifra añadimos la evaporación del suelo y desde la superficie de las hojas hablamos de **evapotranspiración**, un concepto de gran interés en bioclimatología.



El exceso de agua no es favorable a las plantas ya que las raíces y tallos sumergidos pierden el contacto con la atmósfera y no pueden respirar. Por eso, en los lugares permanentemente inundados sólo pueden prosperar especies "higrófilas" ("amantes del agua"), que disponen de mecanismos de adaptación peculiares.

Foto: flores de loto en Hue, Vietnam

Adaptaciones de las plantas al déficit o al exceso de agua

Tanto el déficit como el exceso de agua resultan perjudiciales para las plantas:

Si el suelo está muy seco y la planta no logra extraer suficiente agua, la transpiración debe limitarse o de lo contrario el conjunto de las células podría verse dañado.

A la inversa, cuando el suelo está saturado de agua, ésta ocupa todo el espacio libre impidiendo la presencia de aire y dificultando la respiración de la planta.

Como estas situaciones están muy relacionadas con determinados climas (o se repiten estacionalmente dentro de los ciclos normales de ciertos climas), los taxones de las regiones afectadas han tenido que irse adaptando a sus medios respectivos adoptando diversos mecanismos de defensa y morfologías apropiadas.

Ello permite clasificar a las plantas en función de su capacidad para soportar los distintos grados de humedad, desde los ambientes acuáticos (donde se instalan las especies hidrófitas) hasta los áridos (en los que se encuentran las plantas xerófitas)

- Las especies **hidrófitas** o higrofitas son las que viven en entornos permanentemente inundados o en suelos siempre saturados de agua: humedales, riberas, turberas, etc. El mayor inconveniente que tienen que superar es la falta de oxígeno libre al nivel de las raíces por lo que se ven obligadas a absorberlo de la atmósfera. Por esta razón, desarrollan exageradamente sus órganos aéreos garantizando que van a sobresalir siempre por encima del nivel del agua o flotar sobre su superficie. Es el caso de las hojas flotantes de los nenúfares, de la lenteja de agua (*Lemna* sp) o de las raíces aéreas y "neumatóforos" del mangle. Estas plantas suelen tener además membranas muy finas que facilitan los intercambios gaseosos.



Muchas plantas de las zonas áridas ("xerófilas"), reducen al mínimo las hojas o prescinden de ellas para evitar las pérdidas de agua. Sus funciones las realizan los tallos que contienen clorofila y presentan por ello color verde. En el caso de esta pequeña planta del Sahara argelino los distintos órganos aéreos son además suculentos y almacenan el agua en su interior.

- En el extremo opuesto las **xerófitas** son plantas específicamente adaptadas a la falta de agua y que encuentran sus hábitats más favorables en las regiones áridas. Sus adaptaciones fisiológicas y morfológicas tienden tanto a limitar las pérdidas como a facilitar al máximo la absorción a través de las raíces.
- Entre unas y otras se encuentran las plantas hidrófilas (que toleran un exceso de agua), mesófilas (de requerimientos “intermedios”) y xerófilas (capaces de soportar cierto nivel de sequía) Las adaptaciones a los distintos grados de humedad o aridez se reflejan de forma inequívoca en la morfología de las plantas y, por extensión, en el aspecto de las formaciones vegetales caracterizadas por ellas.

	Plantas higrofitas/hidrofilas	Plantas xerófitas/xerófilas
Relación entre el desarrollo subterráneo y aéreo	Raíces pequeñas/ órganos aéreos muy grandes	Raíces muy grandes/ órganos aéreos pequeños
Superficie de las hojas	Hojas grandes y abundantes	Hojas pequeñas o sin hojas
Forma y consistencia del tallo y de las ramificaciones	Vástagos grandes y largos, tejidos tiernos y poco leñosos	Tallos pequeños, ramificados, duros y muy leñosos. A veces tallos y hojas carnosos.
Espinas y olores	Sin espinas (o poco significativas)	Plantas espinosas y frecuentemente muy aromáticas

Los animales y el agua

Los animales tampoco pueden vivir sin agua y, del mismo modo que hacen las plantas, disponen de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten subsistir en medios secos limitando las pérdidas y resistiendo al máximo sin nuevos aportes.

En las zonas áridas son frecuentes los animales que almacenan grandes cantidades de grasa en determinadas partes de su cuerpo (jorobas de los camellos y cebúes, cola de los corderos y reptiles, etc). Durante los periodos de escasez, estos animales van consumiendo la grasa, que les proporciona el agua y la energía necesarias, perdiendo hasta el 30-40% de su peso corporal.

Al mismo tiempo, los animales reducen las pérdidas corporales reduciendo la transpiración (para lo que disponen de pieles gruesas e impermeables) y produciendo una orina muy concentrada y deyecciones prácticamente secas.

No obstante, evidentemente, los mecanismos de defensa más eficaces están relacionados con el comportamiento y con la posibilidad de desplazamiento. Durante las horas de más calor la mayoría de los animales se protege del sol en sus madrigueras y en algunos casos, por ejemplo cuando la sequía es periódica, los animales migran masivamente.



Tampoco los animales pueden prescindir del agua aunque algunos han desarrollado mecanismos que les permiten vivir con cantidades muy reducidas de ella. Algunos, como los anfibios, inician su desarrollo en el agua antes de convertirse en organismos terrestres aunque al final de su vida vuelven a ella para reproducirse. En las fotos, renacuajos y dos sapos apareándose en el Río Nansa (Cantabria, España).

2.1.4 El viento

Directa o indirectamente el viento ejerce una influencia constante sobre los seres vivos aunque su incidencia real depende de la intensidad y en la mayor parte de los casos su existencia no perjudica a las especies ni resulta determinante en su distribución:

- una suave brisa resulta agradable a la mayor parte de los animales y favorece los intercambios gaseosos y, con ellos, la fotosíntesis de las plantas. Por otra parte, el viento ayuda a dispersar los frutos y semillas y es aprovechado por muchos animales migratorios para facilitar sus desplazamientos.
- Sin embargo, un viento excesivamente fuerte resulta siempre desfavorable ya que puede arrastrar o poner en peligro a numerosos animales y tiene un efecto desecante ya que incrementa mucho la transpiración. Bajo sus efectos las plantas se ven obligadas a cerrar los estomas para evitar la deshidratación lo que bloquea la fotosíntesis. Por supuesto, los vientos más fuertes pueden descuajar árboles o producir graves daños físicos en las plantas.

Por eso, la influencia del viento no resulta decisiva más que en aquellos lugares particularmente expuestos (litoral, desierto, montaña...) en los que llega incluso a determinar el límite del bosque o el área de distribución de las especies más intolerantes.



El viento es aprovechado por numerosas especies animales y vegetales (que reciben por ello el nombre de "anemófilas": "amigas del viento"). Entre éstas, abundan las que utilizan el aire para dispersar el polen y las semillas que, en tales casos, son grandes pero ligeras y adoptan las formas más adecuadas para poder ser arrastradas a la mayor distancia posible.

La acción que ejerce el viento sobre los vegetales es, sobre todo, mecánica: hojas y ramas rasgadas, deformación de las plantas cuando el viento tiende a soplar siempre en la misma dirección...

El efecto del viento puede verse reforzado por las partículas que éste transporta: arena, gotas de agua dulce o salada, cristales de hielo... que, a veces, resultan más dañinas que

el propio movimiento del aire y producen diversos daños en las plantas. En el litoral, por ejemplo, las ramas de los árboles orientadas de cara a los vientos marinos se desarrollan más despacio o mueren como consecuencia de la sal lo que acaba generando un porte disimétrico muy característico en muchos de ellos.

Por supuesto, la capacidad de las distintas especies para soportar los efectos del viento es muy distinta y, generalmente, las “primeras líneas” de las masas arboladas están ocupadas por especies dotadas de una gran flexibilidad capaces de soportar sus embates (palmeras, abedules...)

Pero el viento también actúa de forma indirecta en combinación con los demás elementos del clima exacerbando o mitigando sus efectos. Así, tanto el frío como el calor son más difíciles de soportar cuanto más intenso sea el viento.

La “sensación térmica” que se percibe a 0° es de -10°C cuando el viento sopla a 24 km/h o de -20°C cuando lo hace a 64 km/h lo que significa que un frío moderado puede producir congelaciones en muy poco tiempo en caso de fuerte viento.

A la inversa, una temperatura de 40°C genera una “sensación térmica” de 43° cuando el viento supera 50 km/h incrementando el riesgo de un “golpe de calor”.

El viento pierde fuerza muy rápidamente cuando hay vegetación o por fricción con la superficie del suelo. De ahí que sus efectos aumenten con la distancia al suelo y que las partes más altas sean las más expuestas. Las plantas muy sometidas al viento tienden por ello a adquirir un porte chaparro y aerodinámico (aspecto rastrero, formas redondeadas o en almohadilla), a mostrar diversas xeromorfosis y a adquirir diversos mecanismos que las hacen aptas para soportar sus efectos como puede ser un sistema radicular muy desarrollado. No obstante, son muy frecuentes, los árboles que adquieren un aspecto disimétrico, "en bandera", como consecuencia de su mediocre adaptación al viento.



El viento rompe las ramas, arranca las hojas y dificulta el crecimiento de las plantas más expuestas. Cuando su dirección es constante, es frecuente que unas ramas crezcan más que otras y que los árboles acaben adquiriendo portes disimétricos o "en bandera".

Foto: Algarrobo (*Ceratonia siliqua*), Kourion, Chipre.

2.1.5 Las formas de vida. El “espectro biológico”

Los factores climáticos susceptibles de determinar la distribución de los seres vivos producen efectos a escala regional (con la única excepción del viento que, en muchos casos, puede también adquirir importancia a escala local). Ello hace que las distintas especies de una misma zona tiendan a adoptar mecanismos y morfologías similares para superar de la mejor forma posible los periodos más desfavorables del año (normalmente la estación fría pero también, a veces, la estación seca).



Las plantas adoptan distintos tipos de morfologías para superar del mejor modo posible los momentos desfavorables del año y, en función de ello, suelen clasificarse en varias categorías. A la izquierda, la *Romulea clussiana* (Corrubedo, A Coruña- España) es una geófito que acumula la mayor parte de sus reservas y de su volumen bajo tierra. A la derecha un baobab (*Adansonia digitata*), una fanerófito cuya forma y dimensiones exteriores no varían a lo largo del año, en la franja de Caprivi (Namibia).

A partir de esta idea, el botánico danés Raunkiaer propuso en 1934 una clasificación de basada en la morfología que adoptan las plantas para superar los periodos más adversos y que permite diferenciar los siguientes tipos básicos:

1. Plantas **fanerófitas**: mantienen su porte y forma inalterados pero frenan sus funciones vitales (respiración, fotosíntesis, evaporación) durante la estación desfavorable.

Es el caso de los árboles, arbustos y matorrales. Muchos de ellos pierden la hoja estacionalmente (son “caducifolios”) mientras que el resto (los “perennifolios”) la conservan pero controlan la apertura de sus estomas y, con ella, la intensidad de los intercambios con la atmósfera.

2. Plantas **caméfitas**: son herbáceas y pequeños arbustos capaces de soportar la estación desfavorable gracias a su escaso porte subaéreo. Las yemas se encuentran a muy poca altura sobre el suelo y durante el invierno quedan protegidas por la cubierta nival (algo que también consiguen adquiriendo forma almohadillada).

Es el caso de los brezos, sauces enanos, arándanos...

3. **Hemicriptófitas:** son plantas cuyas yemas o brotes apenas asoman sobre el suelo en la época desfavorable y en las que la mayor parte del volumen de cada individuo se encuentra bajo tierra.

4. **Criptófitas** (o geófitas): especies que permanecen ocultas a lo largo de la estación desfavorable no subsistiendo durante la misma más que sus órganos subterráneos (bulbos, rizomas...). Estos órganos almacenan abundantes reservas nutritivas permitiendo a la planta desarrollarse a gran velocidad una vez llegada la primavera.

Las plantas de esta categoría son muy diversas e incluyen, entre otras, jacintos, tulipanes, helechos...

5. **Terófitas:** son plantas anuales que desarrollan la totalidad de sus ciclos vitales, desde la germinación hasta la fructificación, en una única temporada muriendo después. Durante la estación desfavorable sólo subsisten las semillas, listas para germinar en cuando retornen las condiciones adecuadas.

Se trata siempre de especies herbáceas de pequeño porte y rápido crecimiento, como ocurre con los cereales.

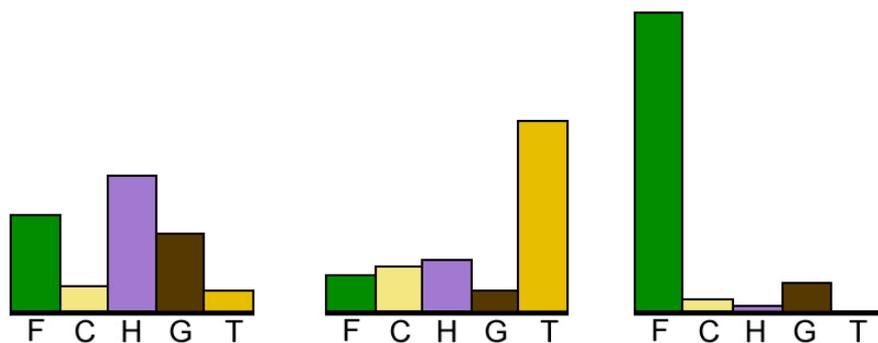
6. Otras: plantas, epífitas, parásitas, acuáticas...

Esta clasificación es interesante tanto desde un punto de vista descriptivo (por dar cuenta de los cambios de fisonomía de las plantas a lo largo del año) como por permitir la caracterización del “espectro biológico”.

El espectro biológico refleja la proporción de plantas de cada tipo en cada una de las regiones de la tierra. Permite observar que cuando las condiciones son favorables a lo largo de todo el año predominan las fanerófitas mientras que en los entornos más hostiles éstas van siendo sustituidas por otras categorías.

Cada región tiene su espectro biológico propio. Por ejemplo,

- Las regiones ecuatoriales se caracterizan por un absoluto predominio de las fanerófitas con, además, numerosas epífitas (plantas que crecen sobre las ramas y hojas de otras).
- Las regiones desérticas, por citar un caso contrastado con el anterior, presentan algunas hemicriptófitas y numerosas terófitas, bien adaptadas a la aridez, que desarrollan su ciclo vital completo tras una serie de lluvias y producen semillas capaces de esperar durante años un nuevo periodo favorable.



La distribución de los tipos morfológicos de las plantas (el “espectro biológico”) refleja las condiciones ambientales a las que tienen que enfrentarse y es distinta en cada región del mundo. De izquierda a derecha, espectros biológicos correspondientes a un bosque oceánico caducifolio (Bélgica), al desierto (Argelia) y a la pluvial silva ecuatorial (Congo).

NOTA: F: fanerófitas. C: caméfitas. H: hemicriptófitas. G: geófitas. T: terófitas.

Fuente: elaboración propia a partir de Ozenda, 1982.

2.2 Factores que determinan la distribución de los seres vivos a escala local: el ecosistema

Los grandes factores climáticos descritos hasta ahora ejercen una influencia a escala regional en la distribución de las especies. Sin embargo, ésta última no puede entenderse correctamente si no se tienen en cuenta también toda una serie de circunstancias y elementos capaces de alterar esta distribución a la escala local.

Estas circunstancias y elementos son muy numerosos, se suman o, por el contrario, contrarrestan unos a otros y su análisis pormenorizado no es posible aquí pero incluyen factores

- Geomorfológicos: altitud, exposición, pendiente... (rasgos que determinan los topoclimas, la escorrentía, la formación de suelos u otros factores esenciales para los seres vivos)
- Edáficos (que a su vez son tributarios del clima y del sustrato) de los que va a depender la existencia de suelos más o menos productivos, ácidos o alcalinos o con presencia de unas u otras sustancias capaces de influir en la vegetación.
- Hidrológicos: presencia habitual de agua en una región en la que ésta escasea (por ejemplo, en un humedal o en un corredor fluvial).
- Humanos....



Los seres vivos son interdependientes entre sí mediante una compleja red de relaciones. Por eso, la ausencia de determinadas especies puede impedir o favorecer la presencia de otras y sus áreas de distribución respectivas no pueden entenderse de forma aislada. Buen ejemplo es el koala (*Phascolarctos cinereus*), marsupial que se alimenta casi exclusivamente de las hojas de un eucalipto y que no se encuentra más que en bosques bien conservados de éste árbol.

Foto: Rockhampton (Australia).

Por último, la distribución de los seres vivos es tributaria de una serie de factores que podemos denominar "bióticos" y que tienen que ver con el tipo de relaciones que los distintos taxones mantienen entre sí en el seno del ecosistema.

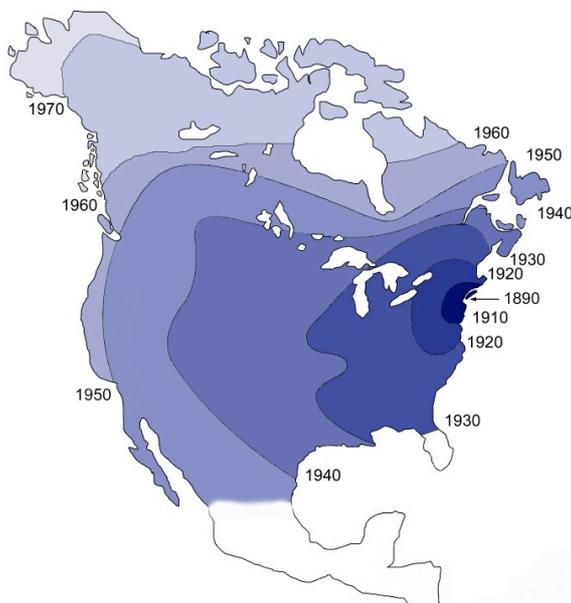
Todos los organismos presentes en los ecosistemas se relacionan entre sí formando una compleja red de interacciones y permitiendo la existencia de importantes flujos de materia y energía. Ello es lo que permite hablar de la existencia de **cadenas** y de **ciclos de energía** y de **nutrientes**.

Así, los productores primarios (vegetales y algunas bacterias) sintetizan materia orgánica a partir de la mineral. Estos productores primarios sirven de alimento a los animales y todos ellos, a su vez, proporcionan los recursos necesarios a los descomponedores (hongos, microorganismos...).

Los vegetales son los productores primarios más importantes y, por esa razón, constituyen la base de la mayoría de las cadenas tróficas. Allí donde no hay vegetales, algas o microorganismos fotosintetizadores no es posible la presencia de fauna.

Sin embargo, al mismo tiempo, los animales influyen en la composición de las comunidades vegetales por su presencia, a través del ramoneo o de las deyecciones, favoreciendo o perturbando el crecimiento y la extensión de ciertas especies o asociándose a ellas.

Así, las plantas que son pastadas antes de producir flor y semilla, la mayoría de las de régimen anual, van siendo relegadas por aquellas que no resultan apetecibles a los animales (por su toxicidad, mal gusto o por disponer de elementos disuasorios como las espinas). Por otra parte, las deyecciones de los animales, que pueden contener semillas, suponen un aporte importante pero localizado de materia orgánica que favorece la proliferación de las especies llamadas nitrófilas. Por fin, la polinización y el transporte de semillas dependen en muchas ocasiones de los animales que se comportan como agentes activos o pasivos de dispersión.



En la actualidad la acción humana es el principal factor de alteración de las áreas de distribución de las especies a través de la alteración de los ecosistemas o del transporte y diseminación de especies.

El estornino (*Sturnus vulgaris*) fue observado por primera vez en 1896 en Manhattan a donde fue trasladado desde Europa y en menos de un siglo se ha extendido por toda América del Norte.

Fuente: elaboración propia a partir de varias fuentes: Simmons, 1980; Cox & Moore, 2005; Vilá y otros, 2008.

Las relaciones en el seno de un ecosistema pueden revestir una enorme complejidad: predadores y parásitos dependen de sus presas u hospedadores y los efectivos de unos y otros mantienen una estrecha relación de la que, a su vez, dependen otros organismos asociados a ellos (que van de la escala de los grandes animales o vegetales superiores a la de los microorganismos).

Por último, es imprescindible hacer referencia a la acción humana. Esta es multiforme, contradictoria en lo que respecta a sus consecuencias, y absolutamente generalizada:

Entre otros efectos, la acción humana ha supuesto

- la ampliación voluntaria del área de extensión de diversas especies a través de la agricultura
- la extensión involuntaria de otras mediante el transporte de semillas o favoreciendo desplazamientos de animales
- la alteración o distorsión de determinados procesos evolutivos (cruces, injertos, manipulación genética...)
- El empobrecimiento o desaparición de diversas asociaciones y numerosas especies, causando numerosas rupturas de equilibrio en los ecosistemas...

La problemática, en cualquier caso, es muy amplia y no va a ser desarrollada aquí en detalle (véase el capítulo 8 dedicado a los ambientes artificiales).



La diseminación involuntaria de especies es uno de los mayores problemas ambientales que existen en la actualidad y puede producirse de formas muy diversas. La “pata de camello” (*Neurada procumbens*) es una planta oriunda de Marruecos que se engancha en las patas del ganado y que, gracias a ello, se ha diseminado por ciertas áreas de Canarias aprovechando el transporte de dromedarios destinados al turismo.

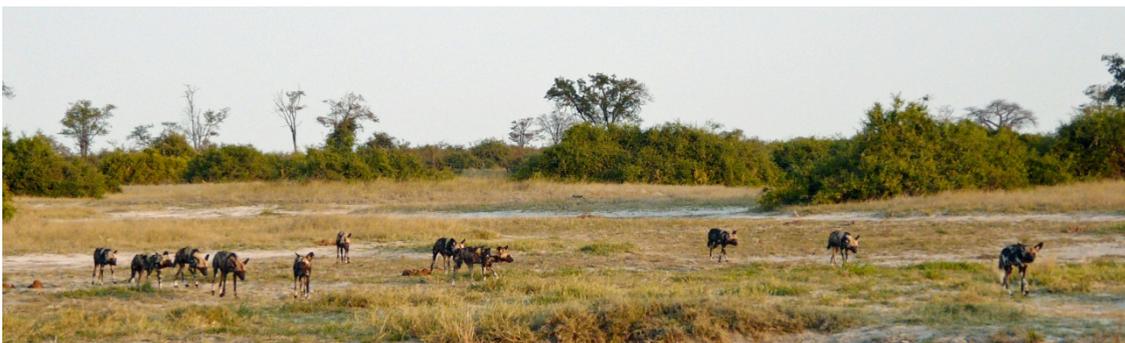
Foto: *Neurada procumbens* en Maspalomas (Gran Canaria, España).

2.2.1 Las interacciones biológicas

Dentro de cada ecosistema los organismos y poblaciones mantienen un complejo conjunto de relaciones con los demás individuos de su propia especie o con los de las demás.

Estas interacciones, que dependiendo de los casos pueden resultar favorables, desfavorables o indiferentes a la supervivencia de las especies afectadas, pueden determinar su área de distribución a la vez que desempeñar un papel esencial en su evolución (por ejemplo, las presas “aprenden” a ocultarse o a defenderse de sus depredadores que, a su vez, desarrollarán técnicas más eficaces de caza y así sucesivamente).

Las relaciones intraespecíficas (entre individuos de una misma especie) condicionan el comportamiento y el territorio ocupado por una población pero no amenazan la continuidad de la especie. En el caso de los animales determinan el carácter solitario o gregario de los individuos y suelen tener relación con la reproducción, la alimentación o la protección de la prole.



Algunos grandes cazadores sociales, como los cánidos, han desarrollado complejas pautas de comportamiento que les permiten depredar presas mucho más grandes que ellos y que les convierten en los cazadores más eficaces de sus entornos respectivos.

Foto: licaones (*Lycaon pictus*) desplegándose para la caza bajo el mando de un macho dominante en el P.N. del Chobe (Botswana).

Las relaciones interespecíficas (entre individuos o poblaciones de distintas especies) son sorprendentemente diversas, pueden adquirir una enorme complejidad y no siempre resultan evidentes.

De hecho, muchas especies han desaparecido de una u otra región como consecuencia directa de la extinción de otras y, en muchos casos, esta relación causa-efecto, desconocida hasta ese momento, no se ha podido evidenciar más que “a posteriori”.



Las relaciones interespecíficas pueden adquirir diversas formas y grados de importancia para los taxones implicados. En algunos casos se limitan a facilitar su existencia aportando un complemento de recursos o protección pero, en otros, son necesarias para su supervivencia. Es el caso de las garrapatas (*Ixodes* sp.), grandes ácaros cuyas hembras necesitan absorber un gran volumen de sangre para poder reproducirse. Pueden esperar durante meses en la punta de una rama o hierba alta el paso de un animal al que poder engancharse pero terminan muriendo si no encuentran un hospedador adecuado a tiempo.

Las relaciones entre especies son muy variadas y pueden generar interdependencias de muy diversa importancia.

TIPO DE RELACIÓN	ESP 1	ESP 2
Depredación	+	-
Parasitismo	+	-
Explotación	+	-
Mutualismo	+	+
Simbiosis	+	+/-
Comensalismo	+	0
Inquilinismo	+	0
Competencia	0	0

NOTA: Se indica con “+” cuando una especie se beneficia de la relación, con “-” cuando resulta perjudicada y con “0” cuando la relación resulta indiferente.

Depredación

La depredación es un tipo de relación que se produce principalmente entre los animales en la que una especie (“depredadora”) caza a otra (la “presa”) para poder alimentarse o desarrollar alguna de las etapas de su ciclo vital.

En general, los depredadores son carnívoros (se alimentan de otros animales) mientras que las presas son habitualmente fitófagas (se alimentan de materia vegetal). Sin embargo, en bastantes casos, pequeños depredadores pueden ser, a su vez, presas de otros de rango superior: las lagartijas, por ejemplo, depredan insectos pero son cazadas por numerosas aves o pequeños mamíferos.



La depredación es el tipo de relación más frecuente y aunque tiende a relacionarse con los “grandes cazadores” se produce en todos los grupos faunísticos.

Foto: petirrojo (*Erithacus rubecula*) capturando una lombriz en la isla de Sao Miguel (Azores, Portugal).

En la predación se produce una transferencia de materia y de energía desde las presas, que salen perjudicadas por este tipo de relación, a los depredadores, que se benefician de la misma. No obstante, ambos grupos de especies son interdependientes ya que el número de individuos de cualquiera de ellas ejerce un fuerte control sobre la otra.

Un aumento excesivo del número de depredadores supone una rápida disminución del de las presas lo que, inevitablemente, causará una situación de escasez y de elevada mortalidad entre los primeros... que permitirá la inmediata recuperación de las segundas volviéndose al punto de partida. De este modo, se ha documentado la existencia de ciclos demográficos perfectamente sincronizados entre un buen número de predadores y presas (en particular en el caso de los pequeños roedores, cuya capacidad de recuperación es muy rápida).

Este control recíproco de las poblaciones de predadores y presas es esencial para el equilibrio de los ecosistemas (en particular para que el número de animales sea proporcional a la productividad vegetal de cada lugar). La reducción del número de grandes depredadores, los más afectados por la caza y por la presión humana, implica

un aumento de los herbívoros que, inevitablemente, repercute sobre el conjunto de la vegetación y del ecosistema.

La depredación desempeña un papel muy importante en la selección natural y es uno de los principales motores de la evolución.



La depredación no es exclusiva de los animales ya que numerosas plantas, hongos y microorganismos han desarrollado sistemas propios para “cazar” ciertas presas. Las llamadas “plantas carnívoras” capturan insectos, que quedan adheridos o aprisionados sobre ellas o dentro de órganos especiales. Posteriormente disuelven sus partes blandas segregando ácidos digestivos antes de absorber los compuestos resultantes.

Foto: grasilla (*Pinguicula grandiflora*), valle de Hecho (Huesca, España).

Normalmente, las presas han desarrollado diversos sistemas de defensa para dificultar su detección y captura por los depredadores. Los más primitivos consisten, simplemente, en ser más rápidos que los cazadores para poder ponerse a salvo de ellos o en protegerse con corazas, púas u otros elementos disuasorios de carácter “pasivo”. Sin embargo, con el tiempo, muchos grupos han desarrollado métodos “más agresivos” como acumular o sintetizar sustancias tóxicas (en cuyo caso, los animales adoptan también tonalidades llamativas, frecuentemente rojas o negras, que sirven de aviso a los depredadores potenciales).



La depredación es uno de los principales motores de la evolución tanto para los cazadores, que perfeccionan más y más sus técnicas y herramientas, como para las presas, que desarrollan venenos o sustancias defensivas y que adoptan diversos sistemas para pasar desapercibidas.

Foto: *Callima inachus*, mariposa con forma de hoja (Pokhara, Nepal).

Por fin, es habitual la adopción de formas y colores crípticos que permitan a la potencial presa camuflarse en el entorno. Sin embargo, esta última estrategia también es utilizada por los depredadores con lo que la ventaja relativa desaparece.

Parasitismo

Es un tipo de relación en la que uno de los actores (el “parásito”) se alimenta o reproduce a costa de otro (el “hospedador”) o vive en el interior de su organismo.



Existen numerosas plantas parásitas que extienden sus raíces en el interior de las raíces, tronco o ramas de sus hospedadores y que succionan su savia. Al poder vivir gracias a los recursos generados por la planta que las alberga, algunas parásitas prescinden incluso de la clorofila y “pierden” el color verde típico de los vegetales.

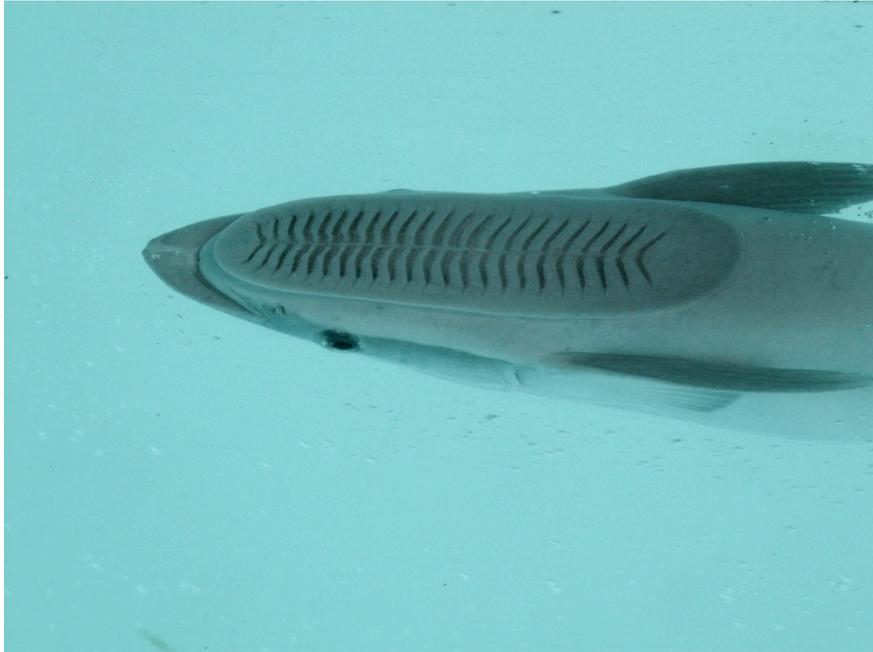
Foto: *Orobanche rapum-genistae*, planta parásita de las genistas en Casavegas (Palencia, España).

El parasitismo existe entre casi todos los animales y plantas aunque, si se exceptúa el grupo de los peces, los vertebrados parásitos son muy poco frecuentes.

Los parásitos desempeñan un papel importante en la selección natural y coevolucionan con sus anfitriones que intentan deshacerse de ellos mediante toxinas o a través del sistema inmunitario. De este modo, la historia evolutiva de los parásitos está siempre asociada a la de sus hospedadores lo que hace de los primeros unos organismos muy especializados que, en muchos casos, dependen de una única especie.

Explotación

Se habla de explotación cuando, en una interacción, una especie obtiene beneficio a costa de otra que no recibe nada a cambio. Es el caso de los insectos o aves que roban el néctar de las plantas sin contribuir a su polinización o del cuco, que pone sus huevos en los nidos de otras especies para que sean ellas quienes encubren y alimenten a sus crías.



Algunos animales se aprovechan el esfuerzo de otros a los que explotan de diversas maneras. La rémora dispone de un “disco de succión” que le permite adherirse a otros animales y aprovechar sus desplazamientos. Algunas no se desprenden de ellos más que para alimentarse pudiendo restarles mucha capacidad de movimiento. Curiosamente, este comportamiento ha sido aprovechado por los pescadores de las islas del Pacífico que ataban una cuerda a la cola de rémoras, las soltaban y esperaban a que se fijaran en tortugas u otros animales a los que capturaban tirando del cabo.

Foto: rémora común (*Echeneis naucrates*) en la Gran Barrera de Coral (Australia).

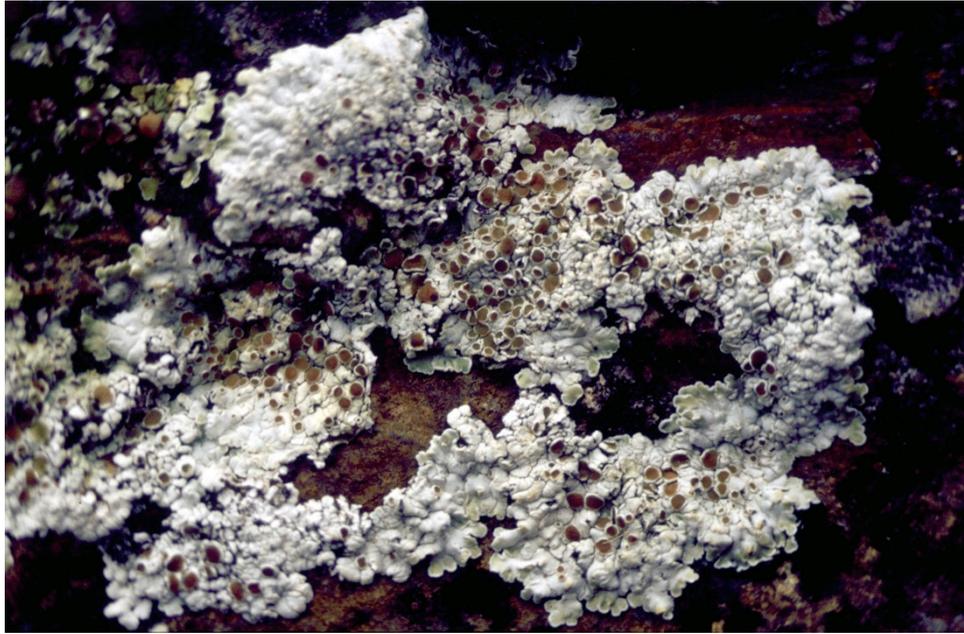
Mutualismo

Es un tipo de interacción en el que los individuos de las dos o más especies implicadas obtienen beneficio. A veces se trata de una relación simbiótica (ver más adelante), aunque no siempre es así.

Existen relaciones mutualistas relativamente simples que se limitan a explotar una posible complementariedad entre dos tipos de organismos o que se produce en una etapa concreta de sus vidas (como ocurre entre las plantas angiospermas y los insectos polinizadores). Otras, sin embargo, alcanzan una extraordinaria complejidad y son permanentes.

Un buen ejemplo de ello es la relación existente entre las hormigas del género *Pseudomyrmex* y la *Acacia cornígera* de América Central. Las hormigas anidan en el interior de las espinas ahuecadas de la acacia a la que protegen de los demás animales (no solo insectos sino, incluso, herbívoros, a los que atacan con saña). Además, impiden la aparición de parásitos o el crecimiento de otras plantas que podrían competir con la acacia. A cambio, el arbusto proporciona al insecto un buen refugio y alimento en forma de glucógeno secretado por las hojas y del que sólo se beneficia él.

Las relaciones de mutualismo tienen un papel muy importante en Biogeografía y contribuyen a incrementar la biodiversidad. Así, la coevolución entre las plantas con flor y los insectos ha favorecido una rápida diversificación de ambos tipos de organismos a lo largo del Cenozoico y, en la actualidad, no puede entenderse el área de distribución de numerosas plantas sin tener en cuenta la de los insectos que las polinizan (y a la inversa).



Los líquenes son organismos resultantes de la unión de un alga, que posee clorofila y sintetiza materia orgánica, y de un hongo que la obtiene de la descomposición de restos muertos y que “da volumen” al simbiote. Ambas partes son complementarias, están muy integradas y se benefician mutuamente dando lugar a un grupo de organismos que ha tenido un gran éxito.

Foto: *Diploschistes ocellatus* en Cornatel (León, España).

Simbiosis

Consiste en la existencia de una relación permanente y muy estrecha entre individuos de distintas especies (“simbiontes”) que, en los casos más avanzados, llegan a fundirse en un organismo único. La simbiosis, considerada a veces como una forma de mutualismo, suele ser favorable para las dos partes aunque en algunos casos existe un “ganador” y un “perdedor”.

La integración de los simbiontes puede alcanzar grados muy diversos desde una simple “relación de comportamiento” hasta la fusión orgánica de los dos individuos con intercambio genético entre ambos.

En tal caso, el material genético de uno de los simbiontes pasa a integrarse en el genoma del otro originando un nuevo organismo que integra los caracteres de ambos. Un proceso de este tipo permitió la aparición de los eucariotas (células con núcleo) y la diferenciación de los animales primero y de las plantas después. Las mitocondrias y los cloroplastos fueron bacterias de vida libre (cuyos descendientes aún existen) antes de pasar a formar parte del interior de las células animales o vegetales respectivamente. .

De hecho, la simbiosis es un mecanismo esencial de aparición de nuevas especies y de diversificación del mundo viviente.

Comensalismo

Es un tipo de interacción beneficiosa para uno de los intervinientes pero indiferente para el otro. Puede adquirir diversas formas y en ocasiones es próximo a la explotación: aprovechamiento de los restos de comida abandonados por un depredador (como es el caso de los buitres que esperan a que el cazador deje de comer), fijación sobre otro animal para dejarse transportar o, incluso, utilización de los restos de un organismo muerto por parte de otro (tal como hacen los cangrejos ermitaños, que se hospedan en la concha de caracoles para proteger su cuerpo).



El comensalismo es un tipo de relación que beneficia a una de las partes implicadas pero que resulta indiferente a la otra. Los babuinos (*Papio cynocephalus*) desmenuzan los excrementos de los elefantes en los que localizan semillas intactas que les sirven de alimento.

Inquilinismo

Se produce cuando un organismo se instala para vivir en la madriguera o refugio de otro. En general, los inquilinos pertenecen a especies de pequeñas dimensiones y se benefician de esta interacción mientras que a los hospedadores les resulta indiferente.

Los inquilinos más habituales son insectos o pequeños invertebrados que viven en las madrigueras de roedores o en los nidos de aves (que contribuyen involuntariamente a su diseminación). Sin embargo, también las colonias de insectos sociales, como los hormigueros o termiteros, albergan inquilinos “gorriones” que aprovechan el calor y los restos de alimentos sin molestar a los propietarios del lugar.

Competencia

Es un tipo de interacción que se produce entre taxones de requerimientos similares y que causa un esfuerzo, un enfrentamiento o un reparto de recursos perjudicial para todas las partes implicadas. Puede producirse entre individuos de una misma especie o entre especies distintas y puede adquirir formas muy diversas.

Las relaciones de competencia afectan mucho a la estructura de las comunidades vivientes ya que son excluyentes: normalmente una especie acaba imponiéndose sobre las demás y las “perdedoras” no tienen más remedio que adaptarse para poder sobrevivir o se ven obligadas a abandonar la región en la que se produce tal tipo de relación desfavorable. Ello convierte a los fenómenos de competencia interespecífica en un importante estímulo para la selección natural y la evolución y en un factor que explica las áreas de distribución de numerosas especies.

2.2.2 Las nociones de clímax y de equilibrio biogeográfico

Como se ha podido ver hasta ahora, los seres vivos que colonizan la tierra no sólo mantienen estrechas relaciones entre sí sino que son interdependientes con el clima, el sustrato geológico y edáfico y el marco geográfico en general. Dentro del cual no se puede soslayar la acción humana.

Esta interdependencia expresa una **combinación biogeográfica** que ni es fruto del azar ni puede establecerse de forma inmediata ya que requiere la formación previa de suelo a costa de la roca madre y la instalación de vegetación gracias a la llegada de semillas desde las áreas contiguas.

El conocimiento de las modalidades de ésta **colonización** por parte de los seres vivos y de sus fases sucesivas hasta llegar a una combinación en equilibrio con el medio, es de vital importancia en Biogeografía.

Cualquier superficie desprovista de vegetación o donde ésta ha sido degradada tiende a ser colonizada espontáneamente y pasa por una serie de etapas características hasta generar ambientes similares a los existentes en su entorno.



La vegetación tiende a colonizar de forma natural las superficies vacías o transformadas y, en sucesivas etapas, a evolucionar hacia formaciones maduras similares a las originales. En la imagen se observa un área ocupada por prados (primer plano) y cómo el abandono de éstos favorece la colonización del terreno por herbáceas espontáneas (izquierda), posteriormente por matorral (derecha) y, por fin, por arbolado (esquina inferior derecha). Si la presión humana desapareciera en toda la superficie y la gestión del monte fuera la misma, en el plazo aproximado de un par de décadas toda la superficie estaría ocupada por matorral o arbolado joven.

Foto: collado de Arritxulegi (Guipúzcoa-Navarra, España)

Esta evolución puede observarse en muchos lugares aunque su ritmo es muy variable dependiendo de las condiciones:

Así, los depósitos de ladera, los que se forman en los medios fluviales o las escombreras son medios que favorecen la colonización ya que abundan en partículas finas que facilitan

la circulación del agua y del aire a su través y proporcionan elementos asimilables por las plantas.

Frente a ellos, la roca desnuda de un acantilado o de un cantil rocoso, las superficies pulidas y recién abandonadas por un glaciar o las coladas de basalto resultan difíciles de colonizar.

Los primeros organismos capaces de colonizar un entorno vacío reciben el nombre de “**pioneros**”. Normalmente se trata de taxones muy elementales como algas, líquenes, hongos y diversos microorganismos, que obtienen los nutrientes necesarios a través de la meteorización de la superficie rocosa producida por sus propias secreciones o por el agua de lluvia.

El polvo depositado por el viento, la capa de roca alterada por la acción de estos organismos y sus propios restos muertos forman una incipiente capa de humus. Con el paso del tiempo, ésta irá engrosándose permitiendo la instalación de especies más exigentes que, poco a poco, terminarán por recubrir la totalidad de la roca acelerando el proceso y permitiendo la aparición de un primer suelo.



Los primeros organismos que se instalan en un entorno vacío son los “pioneros”, frecuentemente líquenes, musgos, algas o, más raramente, hierbas. Su evolución es muy lenta ya que se enfrentan a un entorno hostil y suelen crecer muy lentamente. Esta etapa, sin embargo, es muy importante ya que prepara el terreno para la llegada de otras especies más exigentes.

Foto: líquenes colonizando las lavas del malpaís de Mancha Blanca (Lanzarote-Canarias, España) que se formó tras la erupción de 1730-36. Obsérvese cómo el lado izquierdo de la senda, orientado de cara al mar y a los vientos dominantes, tiene un recubrimiento mucho mayor que el de la derecha, orientado hacia el interior.

Es entonces cuando empiezan a instalarse los vegetales superiores. Estos tienen raíces más fuertes que se abren paso a mayor profundidad intensificándose las acciones de tipo químico. Además, poseen mayor biomasa por lo que aportan más materia orgánica y favorecen la proliferación de microorganismos en el suelo facilitando la edafogénesis... el proceso, de hecho, se autoalimenta y se acelera a medida que va avanzando.

El mayor o menor éxito de la colonización no siempre es fácil de predecir y depende de una

multitud de factores:

- De las exigencias ecológicas de las plantas respecto al pH, a la relación C/N, a la permeabilidad y aireación del suelo...
- De la competencia que se establezca entre ellas (y que en gran medida depende de sus ritmos biológicos) a veces intensificada por medio de una auténtica "guerra química" mediante la secreción de diversas sustancias.
- De la eficacia en la diseminación de las semillas o esporas.

Cuando el contacto con las áreas circundantes es fácil, la colonización puede ser relativamente rápida. Es lo que ocurre en el caso de las canteras, parcelas abandonadas, áreas incendiadas u otras pequeñas superficies rodeadas de vegetación.

Durante los meses que siguen al abandono de una parcela cultivada suelen aparecer numerosas hierbas y plantas anuales. En las temporadas siguientes hacen su aparición las especies arbustivas (jaras, retamas, brezos, rosales...) que tras 4 o 5 años logran recubrir toda la superficie desplazando a las pioneras. Por fin, al cabo de unos decenios formaciones arbóreas terminan por adueñarse del espacio.

No obstante, es preciso señalar que numerosos paisajes agrarios, consecuencia de una prolongada evolución "in situ", mantienen un cierto equilibrio con el medio y constituyen auténticos "ecosistemas antrópicos". Por ello, el abandono de prados y pastos puede dar paso a diversos procesos de degradación.



La estructura y composición de la jungla que ocupa el emplazamiento de Angkor Vat, asentamiento khmer que quedó abandonado en el siglo XV y que fue recolonizado por el bosque, aún presenta importantes diferencias respecto a la de los alrededores. Aunque el rápido crecimiento de las plantas y la exuberancia del bosque pueden dar una falsa imagen de naturalidad, la recuperación del equilibrio del bosque requiere bastantes siglos.

Foto: Angkor, jungla desde Phnom Bakheng.

Lógicamente, la evolución es más lenta y selectiva en el caso de superficies extensas y, sobre todo, de las islas.

En Krakatau, isla que quedó arrasada por una erupción volcánica, en 1883 no quedaba rastro de ninguna especie.

En 1886 se inventariaron 26; en 1897, 64; en 1908, 115; en 1937, 271; etc.

En la actualidad, la diversidad florística de la isla apenas alcanza el 10% de la existente en la selva de las islas vecinas y es posible que el tiempo necesario para la reconstitución de la vegetación inicial se cifre en milenios.

A medida que la agrupación vegetal va evolucionando muchas de las especies que se instalaron en un primer momento son sustituidas por otras, más exigentes, que van llegando a continuación. No obstante, el ritmo de aparición de nuevas especies, rápido en un primer momento, tiende a ralentizarse a medida que las formaciones son más complejas y maduras.

La cubierta vegetal evoluciona de acuerdo con una secuencia que supone una cada vez mayor especialización y adaptación al medio: “**progresiva**”. La última etapa de esta progresión es el denominado “**clímax**” que se alcanza cuando la vegetación (“vegetación climática”) está en perfecto equilibrio con el clima y con los suelos y, por esta razón, tiende a permanecer estable.



Recolonización espontánea de una ladera de montaña por parte del bosque favorecida por la disminución de la presión ganadera, la desaparición de los incendios y el calentamiento global.

Foto: cabecera del Aragón Subordán (Huesca, España).

El conjunto de las comunidades vegetales que se van sucediendo y que se van dando paso las unas a las otras constituye una “**serie** de vegetación”, progresiva si avanza hacia el clímax, regresiva si se aleja de él.

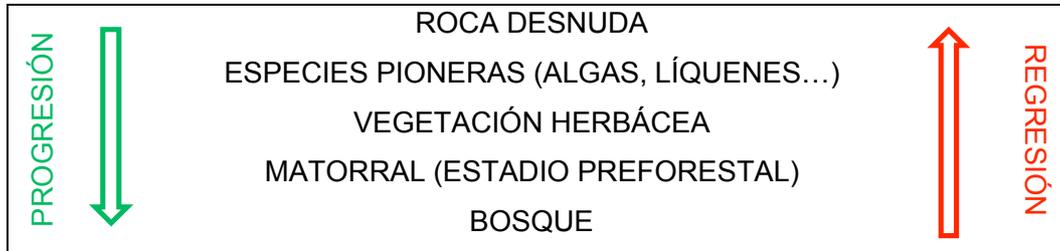
El concepto de clímax se emplea habitualmente en los trabajos relacionados con el medioambiente y resulta muy popular. Sin embargo, debe utilizarse con prudencia ya que se basa en una concepción estática de la naturaleza que ha quedado superada y que resulta inadmisibles a la luz de los conocimientos actuales.

El término “clímax” hace referencia a una situación teórica de estabilidad a la que supuestamente deberían llegar las comunidades vivientes “al final” de un periodo más o menos largo de progresión. Es como la meta de una carrera tras la cual ya no se sigue corriendo. Sin embargo, hoy sabemos que todos los medios se encuentran en permanente evolución y deben readaptarse continuamente a los cambios o ciclos que experimentan sus distintos componentes tanto bióticos como abióticos (el relieve evoluciona, el clima varía y

los acontecimientos catastróficos, que destruyen el clímax, forman parte de la dinámica natural). Es, por otra parte, un concepto que ignora, o pretende hacerlo, la acción humana lo que, en la actualidad, supone partir de presupuestos ficticios.

Por eso, resulta preferible hablar de “formaciones maduras” o, simplemente, hacer referencia a la sucesión o a las series de vegetación de cada lugar.

Una sucesión característica presenta etapas del estilo de las siguientes:



Sin embargo, esta secuencia puede ser reemplazada por cualquier otra: puede haber varias etapas de plantas herbáceas o de bosque, existen árboles de carácter pionero que pueden instalarse antes que las hierbas y matorrales... los ejemplos conocidos son variadísimos y lo anterior no es más que un esquema ideal.

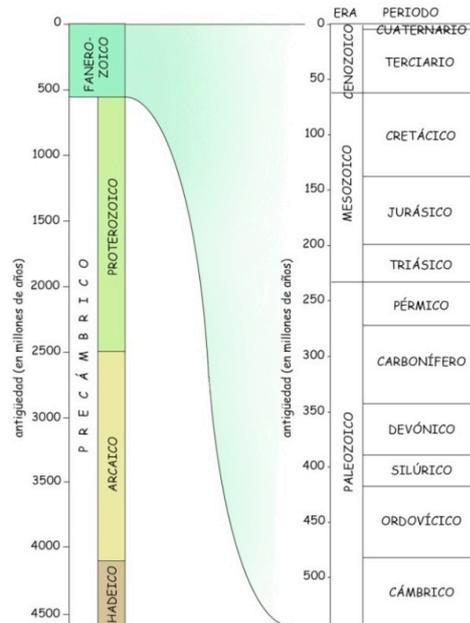
Aunque no es siempre fácil distinguir sobre el terreno entre una situación regresiva y otra progresiva, la acción humana suele ser responsable de las primeras mientras que la naturaleza, por si sola, tiende a establecer las segundas.

2.3 Los cambios de distribución en el tiempo: de la escala geológica a la escala humana

La comprensión de la distribución actual de los seres vivos exige conocer la influencia del conjunto de factores climáticos o ecológicos comentados más arriba. Sin embargo, no se puede ignorar el hecho de que la incidencia de cada uno de ellos varía a lo largo del tiempo en respuesta a las fluctuaciones del clima, a los cambios que experimentan el relieve y la posición de los continentes o a la propia evolución de las especies y de los ecosistemas.

Por otra parte, es preciso tener en cuenta que algunos de estos factores varían relativamente deprisa y que, dada su capacidad de resiliencia, la cubierta vegetal presenta una importante inercia y necesita bastante más tiempo para adaptarse a los cambios. Eso explica la presencia de especies que parecen “fuera de contexto” o en lugares que supuestamente no les corresponden en las circunstancias actuales.

De ahí que una buena comprensión de las áreas de distribución de las especies no sea posible si no se aborda también desde una perspectiva diacrónica y sin conocer la historia biogeográfica reciente de la región en la que se encuentran.



El periodo Cuaternario es extremadamente breve a la escala geológica y resulta insignificante desde el punto de vista de la evolución de los grandes grupos biológicos. Sin embargo, es el que más nos interesa por contener la totalidad de la historia humana y porque durante el mismo tuvieron lugar una serie de grandes fluctuaciones climáticas que explican muchas peculiaridades de los biomas actuales de latitudes medias y altas.

Fuente: elaboración propia.

La evolución de los paisajes vegetales europeos durante el Cuaternario

La evolución de los paisajes vegetales durante el Cuaternario ha sido diferente en cada región del mundo ya que tanto las especies presentes como las circunstancias con las que se han enfrentado han sido distintas. Por eso, y a modo de ejemplo, el presente capítulo centrará su atención en la mitad occidental de Europa, la región sobre la que existe más información, y, para las épocas más recientes, en el Norte de la Península Ibérica. No obstante, si se hace abstracción de las fechas precisas, de las especies y del contexto

cultural aludidos, los principales acontecimientos descritos son comparables a los que se han registrado en otras regiones del mundo que, por razones de espacio, no es posible tratar aquí.

Hasta el inicio del Plioceno las condiciones climáticas reinantes en Europa permitieron la existencia de una cubierta vegetal muy variada y aparentemente estable propia de entornos cálidos. Sin embargo, a pesar de su brevedad, el Cuaternario fue testigo de importantes transformaciones ambientales causadas por la fuerte inestabilidad climática que registró todo ese periodo.

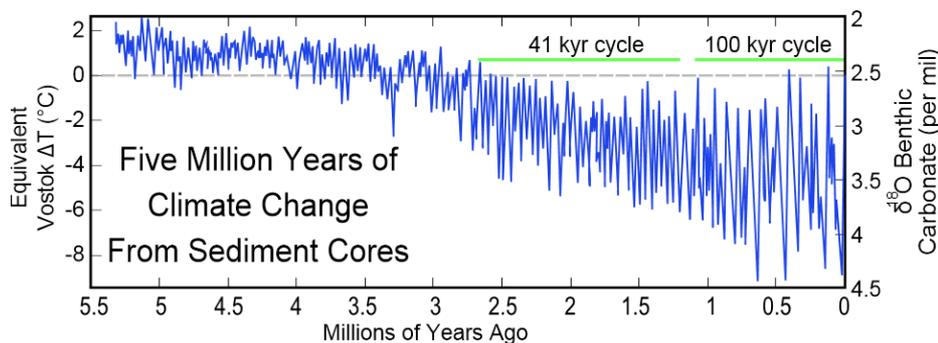
Durante el Plioceno la vegetación europea era mucho más variada que en la actualidad ya que combinaba

- especies que hoy asociamos con los entornos templados o fríos de nuestro continente: sauces, alisos (entre otros el *Alnus viridis*, hoy acantonado en las zonas culminantes de los Alpes, en Siberia y Canadá), robles, hayas, olmos, abedules, fresnos y numerosas coníferas, pinos, alerces, abetos...
- taxones mediterráneos, que aparecían en toda la fachada atlántica
- plantas hoy inexistentes en el contexto europeo como son diversas palmeras, los pinos americanos, sequoia, el cedro japonés... De la misma manera, han aparecido pólenes o evidencias de la presencia de robinia, magnolia y otras especies que hoy conocemos por jardinería.

La información disponible sobre el Plioceno demuestra la riqueza y complejidad de una cubierta vegetal que incluía taxones que hoy asociamos a la montaña y al llano, a entornos cálidos y fríos, a medios húmedos y xéricos... y que, aparentemente, convivían (como aún hoy lo hacen en otras regiones de latitudes medias de todo el mundo) en medio de unas condiciones de clima cálido y húmedo con inviernos suaves.

De hecho, la extrema fragmentación y la hiperespecialización del mosaico vegetal que hoy conocemos en Europa no aparecieron hasta el Cuaternario y son caracteres relativamente originales en el contexto mundial.

En la mayor parte de Europa los bosques, sin ser estrictamente monoespecíficos, están dominados por una única especie arbórea que ocupa la mayor parte de la superficie. Eso es lo que nos permite hablar de “hayedos”, “encinares”, “robleales”, “abetales”, etc. Sin embargo, en los demás continentes, los bosques suelen presentar una composición mucho más variada y aunque a veces existe una especie dominante (que puede utilizarse para designar al conjunto), lo normal es que varias especies de árboles coexistan y tengan que competir por el espacio.



A lo largo de los últimos 3×10^6 de años las temperaturas medias terrestres han descendido considerablemente y los ciclos de calentamiento/enfriamiento se han ido agudizando progresivamente hasta alcanzar su máxima intensidad en el último periodo. En apariencia, la relativa estabilidad y benignidad climática del Terciario ha dado paso a un periodo más frío y mucho más inestable lo que ha tenido una fuerte repercusión biogeográfica.

Fuente: documento de dominio público disponible en:

http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/f7/Five_Myr_Climate_Change.svg.

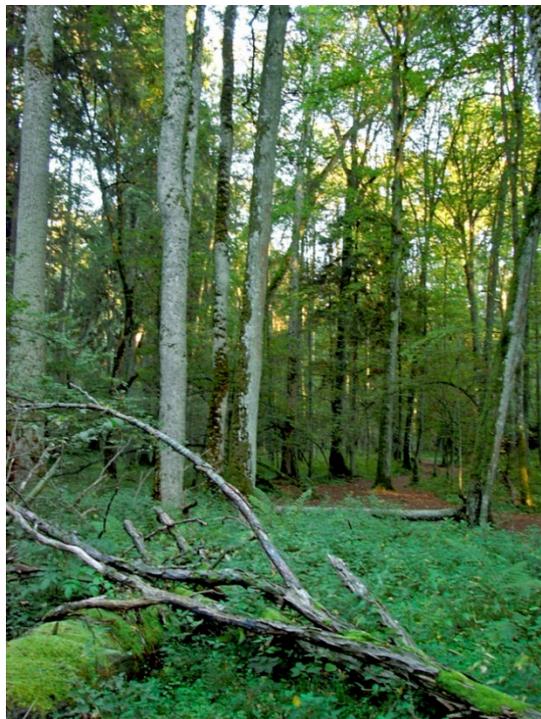
Desde el final del Pleistoceno y a lo largo de todo el Cuaternario se han ido alternando una veintena de etapas frías ("glaciaciones") y cálidas ("periodos interglaciares") de acuerdo con ciclos de unos 100.000 años de duración. En las regiones de latitudes medias estas oscilaciones han supuesto en cada caso cambios de temperatura del orden de una decena de grados centígrados, una redistribución de las precipitaciones y otros tantos periodos de avance o retroceso de los hielos polares sobre gran parte de las superficies continentales.

Estos grandes ciclos climáticos han producido continuos cambios en la vegetación del Noroeste de la Península Ibérica que, una y otra vez, ha tenido que adaptarse a los mismos. De este modo, y según las etapas, la cubierta vegetal ha mostrado rasgos totalmente distintos que, sin embargo, se han ido repitiendo de manera cíclica en cuanto a sus características generales.

En esquema,

* Durante los periodos glaciares, el manto vegetal sufrió un importante empobrecimiento mostrando los rasgos propios de los entornos fríos. En las áreas de montaña se formaron glaciares que ocuparon las cabeceras de numerosos valles mientras que las cumbres y áreas no cubiertas por el hielo estuvieron sometidos a un intenso periglacialismo.

La vegetación de las zonas altas adquirió rasgos próximos a los de la tundra aunque en las más bajas existían amplios bosques de coníferas parecidos a la taiga. Por fin, las regiones costeras y algunos enclaves con condiciones particularmente benignas albergaban bosques mixtos o predominantemente caducifolios. Estas áreas "refugio" permitieron la supervivencia de bastantes taxones termófilos que hoy consideramos como mediterráneos (*Laurus*, *Prunus*, *Quercus ilex*, *Arbutus*...) junto a abedulares y numerosas coníferas, favorecidas por el frío.



Durante los periodos glaciares las posiciones más bajas y protegidas actuaron de áreas refugio para muchas especies. En ellas debió haber un bosque mixto de coníferas y caducifolios parecido al que hoy existe en las regiones próximas al Báltico aunque con presencia de un buen número de taxones termófilos.

Foto: bosque de Bialowieza (Polonia)

* Durante los interglaciares (los periodos cálidos) la región ha estado siempre dominada por bosques caducifolios de especies termófilas tales como el roble. No obstante, la presencia de coníferas ha sido también habitual tanto sobre las arenas del litoral como en montaña. En estas etapas las formaciones herbáceas han sido poco extensas y el estrato herbáceo de los bosques muy pobre.

Durante algunos de los periodos cálidos las temperaturas pudieron ser más altas que en la actualidad permitiendo a la hiedra (*Hedera helix*), boj (*Buxus sp*), arce de Montpellier (*Acer monspessulanum*) u otras especies termófilas o subtropicales alcanzar regiones tan septentrionales como las Islas Británicas o Jutlandia.

En la Meseta Septentrional y cabecera del Ebro, muy próximas y con las que siempre existió una buena comunicación natural, la alternancia de periodos fríos y cálidos estuvo acompañada por importantes fluctuaciones pluviométricas que favorecieron la extensión del bosque caducifolio durante las etapas cálidas y húmedas y de ambientes esteparios con presencia de *Juniperus* durante las más secas y frías.

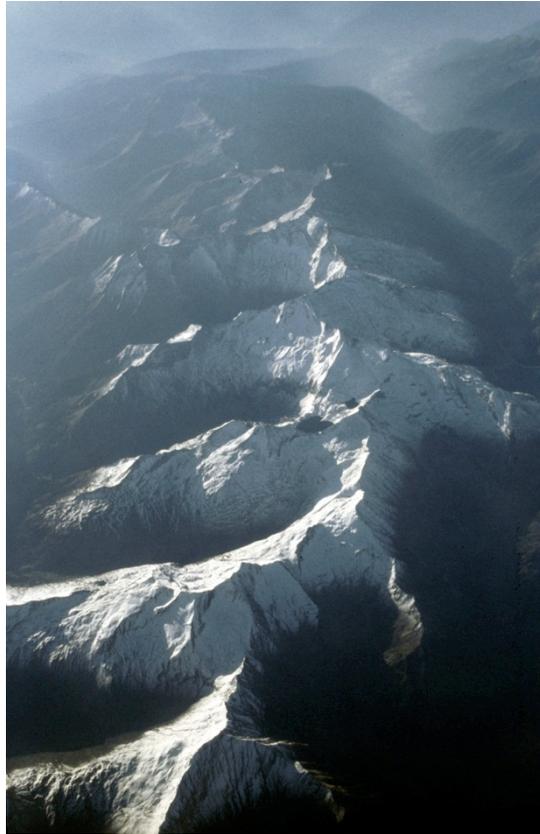


La vegetación de los periodos fríos suele compararse con la de las formaciones árticas actuales, y en particular con la tundra. Sin embargo presentaba importantes diferencias ya que la insolación y el fotoperiodo en latitudes medias y altas son muy distintos a lo largo del año permitiendo la existencia en Europa meridional de especies heliófilas resistentes al frío (como el espino amarillo *Hippophae rhamnoides* (foto) que aparecía en los arenales cantábricos pero que no es capaz de instalarse hoy en el Ártico) o, incluso, algunas especies mediterráneas.

Durante todo el Pleistoceno la alternancia de fases de clima más o menos extremado dio lugar a grandes movimientos migratorios en sentido Norte-Sur. En las épocas frías las plantas, animales y, en general, los ecosistemas, se desplazaron hacia el Sur buscando condiciones más clementes mientras que en las cálidas el movimiento, a la inversa, se producía hacia el Norte. Esas migraciones masivas son las que permitieron que en una determinada región se produjera la alternancia descrita de los tipos de vegetación.

Sin embargo, estas migraciones son difíciles, no todos los taxones tienen la misma aptitud para realizarlas o adaptarse a los cambios que se iban produciendo y muchos de ellos, incapaces de soportar el estrés inducido por los cambios, se terminaron extinguiendo. Como consecuencia de ello el número de especies existentes fue disminuyendo en cada episodio causando un empobrecimiento progresivo de la cubierta vegetal.

Contrariamente a lo que ocurre en otros continentes, las costas europeas son recortadas e incluyen numerosos estrechos, islas y brazos de mar dispuestos de Este a Oeste. De manera complementaria, los principales sistemas montañosos del continente, desde la Cordillera Cantábrica hasta los Balcanes, pasando por los Pirineos, Alpes o Cárpatos, tienen esa misma disposición zonal.



Las cordilleras, que en Europa presentan generalmente una orientación E-W son obstáculos que muchas especies no lograron atravesar durante las migraciones originadas por los grandes cambios climáticos del Cuaternario.

Foto: Alpes (Austria).

Tanto los brazos de mar como las cordilleras constituyen serios obstáculos que las diferentes especies tuvieron que franquear una y otra vez en sus migraciones N-S. Hay que tener en cuenta que durante las épocas frías el nivel del mar descendía, grandes superficies emergían y numerosas islas quedaban unidas al continente facilitando la migración hacia el Sur de los seres vivos. Sin embargo, en las cálidas, el nivel del mar subía y todos estos pasos quedaban cortados por lo que la “vuelta al punto de partida” se hacía mucho más difícil.

En cuanto a las montañas, son mucho más frías que la llanura con lo que detienen el avance hacia el Sur de los taxones necesitados de calor o, por el contrario, frenan su avance hacia el Norte de los adaptados al frío durante los calentamientos.

Estos hechos, unidos a las relaciones de competencia que se establecían entre las especies (y que quedaban desequilibradas tras cada cambio climático) explican la progresiva desaparición de los taxones con menos capacidad de adaptación, la especialización adquirida por otros y la fragmentación de algunas áreas de distribución (especialmente evidente en el caso de las plantas y animales de montaña).

El abeto, por ejemplo, es un árbol que colonizaba la mayor parte de Europa durante el Cuaternario inicial y que mostraba su mayor dinamismo durante los episodios cálidos. Sin embargo, ha acabado relegado a las regiones frías y de montaña y ha

desaparecido prácticamente de las mediterráneas (en las que sin embargo conserva algunas manchas relicticas de gran interés).

En general, los árboles más exigentes y de mayor porte fueron sustituidos por otros más ubícuos y pequeños (por ejemplo, *Liquidambar* dio paso a *Alnus*, *Tsuga* a *Taxus*, *Sequoia* a *Pinus*...) aunque, al mismo tiempo, la flora de las áreas de alta montaña se enriqueció gracias a la llegada de numerosos taxones árticos.

En América del Norte y del Sur, Australia y Asia Oriental las principales cordilleras presentan una orientación N-S coincidente con la dirección de los desplazamientos de los animales y plantas. Ello facilitó las migraciones y ha evitado un buen número de extinciones lo que explica la mayor biodiversidad actual de los bosques de aquellas regiones y la menor especialización de sus componentes.

La evolución postglaciar de la vegetación

La vegetación que hoy conocemos es fruto de un largo proceso evolutivo que no finalizó con la última glaciación sino que se prolongó hasta la actualidad a lo largo de todo el Holoceno en respuesta a la evolución del clima pero también, y cada vez más, a la presencia humana.



A lo largo del Holoceno el clima, el trazado del litoral y la cubierta vegetal adquirieron los caracteres que hoy conocemos. Durante esa época los grandes biomas se aproximaron a los polos, aparecieron los ambientes de tipo mediterráneo y el Norte de África sufrió una aridificación que desembocó en la aparición del Sahara.

Foto: grabados rupestres de jirafas, especies propias de los ambientes de sabana, en el desierto de Libia (imagen cedida por Leonor de la Puente).

Tras la última glaciación el clima se suavizó considerablemente permitiendo un fuerte retroceso de las masas de hielo, la subida de un centenar de metros del nivel del mar y la aparición de las actuales condiciones ambientales. Aunque desde el punto de vista geológico esta época resulta insignificante por su brevedad y ausencia de grandes hechos diferenciadores, para nosotros es fundamental ya que contiene lo esencial de nuestra historia y es el periodo en el que se conforman los paisajes vegetales actuales.

La totalidad del Holoceno corresponde a un periodo interglacial (que, tarde o temprano, dará paso a una nueva glaciación) y a lo largo del mismo no se han producido sobresaltos climáticos importantes. No obstante, las condiciones no han sido homogéneas a lo largo de toda esta época y ello ha permitido diferenciar una serie de fases (o “cronozonas”) representativas, al menos en Europa occidental, desde los puntos de vista climático y paleobotánico:

Preboreal (11.600- 10.600 BP),

Boreal (10.600- 9.200 BP),

Atlántico (9.200- 5.700 BP),

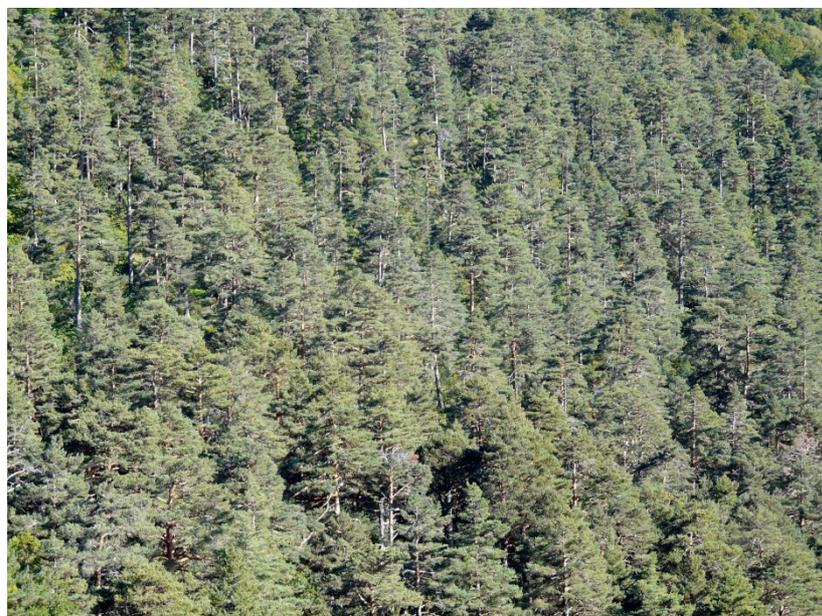
Subboreal (5.700- 2.500 BP)

Subatlántico (2.500 BP hasta la actualidad).

Recientemente se ha acuñado el término “Antropoceno” (del griego *anthropos*: hombre y *kainos*: nuevo) para designar la época actual. Popularizado por el Nobel de Química Paul Crutzen en el año 2000, se justifica por la interferencia generalizada y creciente de las acciones humanas en los procesos naturales desde, al menos, la Revolución Industrial (o, según algunos, desde la aparición de la agricultura). Pese a su relativa novedad, el término está adquiriendo popularidad y es probable que durante los próximos años se incorpore totalmente al lenguaje científico.

Preboreal y Boreal (11.600- 9.200 BP)

Son fases de transición que coinciden con un rápido calentamiento de las regiones de latitudes medias y altas. Durante ese tiempo el bosque avanzó rápidamente hacia el Norte recubriendo espacios anteriormente ocupados por tundra. El género mejor representado era el pino (sobre todo el *P.sylvestris*) que competía ventajosamente con otras pioneras como los abedules (*Betula pubescens*, *B. pendula*), el serbal (*Sorbus aucuparia*), el álamo temblón (*Populus tremula*) y el avellano (*Corylus avellana*).



Al inicio del Holoceno los bosques más importantes en Europa Occidental eran los de coníferas, muy adaptados al frío. A medida que las temperaturas fueron aumentando estos bosques fueron desapareciendo y dieron paso a los caducifolios (robleales y, luego, hayedos). Sin embargo, algunas áreas de montaña aún conservan pinares testimonio de aquella época y prueba de la antigua extensión del bosque boreal de coníferas.

Foto: pinar relicto de *Pinus sylvestris* en Lillo (León, España).

Estas últimas, sobrias y muy resistentes al frío, producen abundante biomasa en forma de hojarasca y contribuyen a enriquecer el suelo preparando el terreno a los caducifolios más exigentes. A medida que el pinar se fue afianzando fueron perdiendo protagonismo las especies árticas (*Betula nana*, *Salix reticulata*...) así como, en general, las hierbas y especies heliófilas, muy necesitadas de luz y que se acomodan mal a un medio forestal.

A medida que las condiciones climáticas iban mejorando fueron haciendo su aparición diversas especies termófilas tales como los robles (*Quercus* sp), olmos (*Ulmus* sp), tilos (*Tilia* sp) o alisos (*Alnus* sp) que, al final del Boreal, desplazaron a los pinares y se convirtieron en los taxones dominantes de los bosques de la fachada atlántica.

Atlántico (9.200- 5.700 BP),

Coincide con una época cálida y húmeda que, desde la arqueología, ha sido a veces designada como el "óptimo climático" por su carácter favorable para las actividades humanas. Durante esta etapa desaparecen los últimos restos de los inlandsis que recubrieron parte de Eurasia y Norteamérica en el Pleistoceno y el nivel del mar asciende hasta una posición próxima a la actual.

Las condiciones mencionadas facilitaron una gran extensión de la vegetación termófila que permitió a numerosas especies instalarse en latitudes y altitudes sin precedentes (y de las que posteriormente desaparecerán definitivamente).



Las favorables condiciones que se produjeron en el Atlántico permitieron al alcornoque (*Quercus suber*), un árbol típicamente mediterráneo, extenderse por todo el Cantábrico. Aunque posteriormente desapareció de la mayor parte de esta superficie, subsisten algunas poblaciones de gran interés en varios enclaves repartidos desde el Medoc hasta Galicia (siendo los más notables los situados en Liébana y en la costa vizcaína).

Foto: alcornocal de Tolibes (Cantabria, España).

Todas estas circunstancias favorecieron a los bosques caducifolios que, en el Norte de la Península, eran básicamente robledales con presencia importante de olmos, tilos, fresnos y alisos. Los pinares-abedulares debieron quedar relegados a las áreas culminantes de las montañas y a algunos arenales costeros.

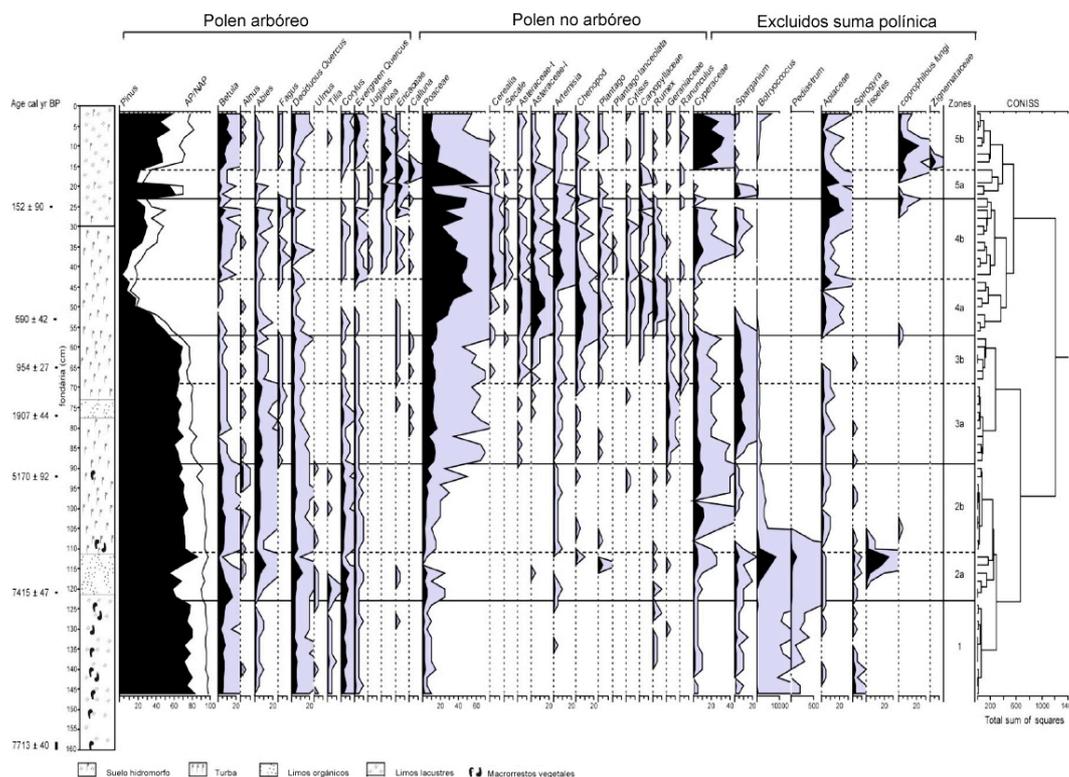
El Subboreal (5.700- 2.500 BP)

La degradación de las condiciones climáticas anteriores asociada a una reducción de las precipitaciones y un refrescamiento de los veranos define el Subboreal. Los cambios fueron moderados y su impacto en la distribución de los seres vivos poco importante. Sin embargo, en el entorno cantábrico, se produjeron dos hechos del máximo interés: el retroceso del olmo y la aparición de los primeros bosques de hayas (*Fagus sylvatica*).

También en esta época aparecen las primeras evidencias de transformaciones ambientales inducidas por el ser humano: los primeros neolíticos fueron anteriores pero el impacto que produjeron fue insignificante. Sin embargo, a partir del Subboreal, las roturaciones e incendios parecen multiplicarse y la distribución de las especies empieza a distorsionarse por efecto de las actividades agrarias.

Las consecuencias más evidentes de las actividades agrarias en la cubierta vegetal fueron las siguientes:

- * Disminución de la cubierta arbórea y fuerte aumento de las herbáceas.
- * La composición relativa de la cubierta arbórea cambia favoreciendo las especies heliófilas y pioneras como el avellano, el abedul y el pino.
- * Incremento de la proporción de las herbáceas heliófilas (ericáceas, *Artemisia*, *Rumex*, *Plantago*) así como de las leguminosas, compuestas, crucíferas, gramíneas y helechos (además, por supuesto, de las especies cultivadas).



Los registros paleobotánicos demuestran como a partir del subboreal la vegetación no arbórea fue aumentando a costa de la arbórea como consecuencia de las roturaciones y del progresivo aumento de la presión humana. Esta tendencia no se ha invertido hasta la época contemporánea.

Nota: cronología BP en el eje izquierdo (más antigüedad de arriba hacia abajo)

Fuente: diagrama polínico del estany de Estanilles (Lleida, España). Material cedido por Raquel Cunill Artigas.

El Subatlántico y el Antropoceno (a partir de 2.500 BP)

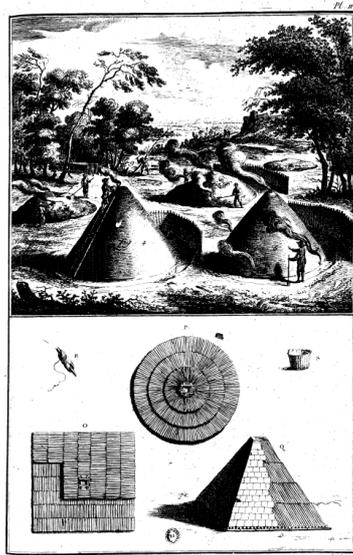
Más húmedo, aparentemente, que el anterior, fue testigo de la gran expansión de los hayedos desde las áreas-refugio del Sur de Europa que le habían permitido soportar los rigores del periodo glacial hacia el Oeste y Noroeste del continente (llegando entonces hasta el límite con Galicia).

Las condiciones climáticas son las que propiciaron la instalación y afianzamiento progresivo de la cubierta vegetal que hoy conocemos (o que conoceríamos de no haberse producido la casi total transformación del medio por la acción humana) así como la desaparición de la mayoría de los taxones árticos y alpinos. Sin embargo, el Subatlántico es también un periodo en el que la evolución natural de la vegetación queda cada vez más eclipsada por la importancia creciente de las transformaciones humanas.

El bosque constituye el medio en el que se desarrollaron los primeros pobladores de la región y ha sido durante siglos su principal fuente de recursos, a la vez que, en muchos sentidos, el principal obstáculo con el que han tenido que enfrentarse cotidianamente para lograr un terrazgo cultivable, unos pastos permanentes, unas vías de comunicación o, simplemente, un espacio abierto para crear un asentamiento permanente.

Para los habitantes de las ciudades el bosque fue durante mucho tiempo un espacio no cultivado (y, por tanto, no controlado) que se contemplaba con recelo. Pero, por otra parte, el bosque era fuente de riqueza ya que proporcionaba caza, frutos, plantas medicinales y diversas materias primas insustituibles a la vez que constituía una reserva de espacio que tras la correspondiente roturación, permitía la progresiva ampliación del terrazgo de cada comunidad.

La madera fue el recurso que mayores beneficios reportó a la sociedad tradicional. A este respecto, es ilustrativo el hecho de que los términos madera y “materia” (“materia prima” decimos hoy) proceden de la misma raíz latina: la madera ha sido durante mucho tiempo aquello de lo que estaban hechas las cosas.



l'Economie Rustique, Charbon de Bois

Hasta hace muy poco tiempo la madera ha sido la materia prima por antonomasia y los bosques de todo el mundo han sufrido una intensísima presión que los ha alterado gravemente.

Foto: Duhamel de Monceau, Encyclopédie. Grabado ilustrando la fabricación de carbón vegetal en el siglo XVIII. Documento de dominio público.

De ahí que los bosques, extensísimos en un primer momento, se explotaran sin miramientos. El recurso parecía inagotable y resultaba inconcebible la idea de no aprovechar al máximo todos y cada uno de sus elementos.

Esta situación fue posible a lo largo de la Edad Media, época en la que cristalizó la red de asentamientos en las montañas de la región. Sin embargo, con el tiempo, la progresiva privatización de los montes y el rápido retroceso de los bosques como consecuencia de la sobreexplotación de la madera y del aumento de los pastos hicieron imposible mantener tal ritmo de explotación y empezaron a aparecer situaciones de escasez.

Los problemas se manifestaron sobre todo en las áreas de influencia de los principales núcleos urbanos y de algunas fábricas, como los astilleros, las fundiciones o las grandes minas, que se convirtieron en voraces consumidoras de madera:

El funcionamiento de las Reales fábricas de cañones de Liérganes y La Cavada, en Cantabria, requirió en poco más de dos siglos la madera de 10 millones de árboles y supuso la destrucción de 50.000 Ha de bosque.

Por supuesto, junto a estas grandes fábricas, que gozaban de diversas prerrogativas y desde las que prácticamente se dictaban las ordenanzas referentes a la explotación de la madera, subsistían las demandas procedentes de una multitud de pequeñas factorías o actividades productivas repartidas por todo el territorio...

* en las minas de Cabezón de la Sal, la producción de 1 Tm de sal exigía 2,5 Tm de madera

* para curtir 1000 cueros mayores se necesitaban 46 Tm de corteza, y tan sólo en la fábrica de Campuzano, una de las ocho existentes antes de la Guerra de la Independencia, se trabajaban anualmente entre 5000 y 7000 cueros.

...y, sobre todo, las de los propios vecinos de los pueblos que veían como les era cada vez más difícil acceder, sin entrar en dura competencia con otras partes interesadas o con los habitantes de las aldeas circundantes, a un recurso cada vez más menguado, que siempre habían considerado como propio y del que no podían prescindir.

Tal situación degeneró en una multitud de conflictos y en un distanciamiento progresivo entre las instancias oficiales y "urbanas" y la población rural, separados, en lo relativo a la gestión del monte, por una incomprensión y una desconfianza mutuas que a quien más perjudicó fue al bosque mismo, considerado ya como mero recurso económico, que al principio del siglo XX había perdido más del 80% de su extensión inicial.

Esta problemática, preludio de la que generaría la verdadera industrialización de la región, es la que aceleró durante los últimos dos siglos la mayor transformación que haya sufrido el paisaje natural del norte de España a lo largo de la historia. Los montes, despojados en gran parte de sus árboles, fueron transformados en pastos y permitieron una espectacular dispersión del hábitat a la vez que una intensificación sin precedentes de los usos del suelo.

Seguiría, ya en época reciente, la introducción de los cultivos arbóreos, pino y eucalipto, en las zonas bajas de la región y, por fin, en los últimos años, el rápido abandono de la agricultura y de la ganadería como consecuencia de la quiebra del sistema económico ancestral y de la terciarización del mundo rural.

Los seres vivos y sus diversas comunidades no han dejado de evolucionar durante todo este tiempo, se han ido adaptando, mejor o peor, a la progresiva artificialización del ambiente y, siempre que han podido, han intentado "recuperar" el espacio perdido de acuerdo con unas reglas dictadas por la naturaleza y que permanecen inmutables en el tiempo. Con todo, no podemos ignorar que lo que hoy podemos ver y estudiamos como "natural" no dejan de ser más que pequeños retazos, muy alterados y en ocasiones marginales, de los ambientes que hace muy poco tiempo ocupaban la totalidad de la región y que la mayoría del territorio en el que hoy residen las especies salvajes tiene una fuerte componente artificial.



En la actualidad el manto vegetal sigue experimentando cambios importantes aunque el ritmo de esta evolución es muy lento a escala humana y no siempre resulta fácil de observar. En la Cordillera Cantábrica, por ejemplo, se está produciendo un avance del hayedo a costa del robledal mientras que en el litoral los encinares tienden a sustituir al bosque caducifolio. No es fácil determinar el carácter natural o antropoinducido de muchos de esos cambios.

Foto: restos de un viejo roble en un bosque ocupado hoy exclusivamente por hayas. Ventanilla, Palencia (España).