

# Biogeografía

© Juan Carlos García Codron

## Tema 4. Los biomas de las latitudes medias



- 4.1 Diversidad climática y ambiental de las regiones templadas.**
- 4.2 El bosque planocaducifolio de latitudes medias.**
- 4.3. Los ambientes mediterráneos.**
- 4.4 Los bosques laurifolios subtropicales.**
- 4.5 Las estepas, praderas y pampas de las latitudes medias.**
- 4.6 Unos entornos muy transformados: los rasgos naturales de un paisaje cultural.**

## 4. LOS BIOMAS DE LAS LATITUDES MEDIAS



### 4.1 Diversidad climática y ambiental de las regiones “templadas”

En la literatura científica, igual que en el habla coloquial, es frecuente asociar las latitudes medias a una franja de “climas templados”. Al hacerlo, se está repitiendo un antiguo convencionalismo eurocéntrico que no es del todo correcto tanto por lo imprecisa que es la idea de “lo templado” como porque las latitudes medias incluyen regiones en las que registran temperaturas extremadamente bajas en invierno y otras que se encuentran entre las de veranos más cálidos del mundo (aunque las medias anuales puedan considerarse como “templadas”).

No se debe olvidar que algunas regiones de Siberia o de Mongolia registran temperaturas medias invernales inferiores a  $-20^{\circ}\text{C}$  en la misma latitud que Francia (y muy lejos del Círculo Polar), mientras que el Valle de la Muerte americano supera fácilmente  $50^{\circ}\text{C}$  pese a encontrarse más lejos del trópico que Buenos Aires o Santiago de Chile.

De ahí que, adoptando un criterio estrictamente biogeográfico, no se van a incluir en este capítulo más que cuatro grandes biomas:

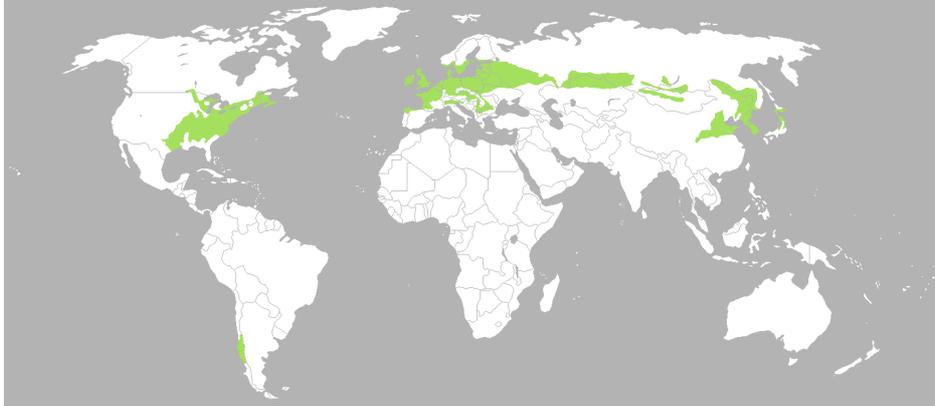
- los bosques planocaducifolios de latitudes medias,
- los ambientes mediterráneos,
- los bosques laurifolios subtropicales y
- las estepas y praderas.

Todos ellos son propios de las latitudes medias y están perfectamente diferenciados de los que caracterizan a las regiones frías de altas latitudes o a las regiones cálidas tropicales. Por tanto, serán excluidos los desiertos, ambientes azonales que se tratan en un capítulo especial, y las extensiones ocupadas por bosque boreal que por sus características pertenecen a los dominios fríos.



## 4.2 EL BOSQUE PLANOCADUCIFOLIO DE LATITUDES MEDIAS

Extensiones importantes del Hemisferio Norte y algunas áreas del Sur están ocupadas por bosques planocaducifolios. Los árboles dominantes pertenecen a las angiospermas, especies con flor y fruto, y tienen hojas planas que pierden durante la estación desfavorable para evitar sufrir daños.



El bosque planocaducifolio caracteriza a las regiones templadas y húmedas de latitudes medias.

Fuente: Reelaboración a partir de Porse (2008). The main biomes of the world, en <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7b/Vegetation-no-legend.PNG>.

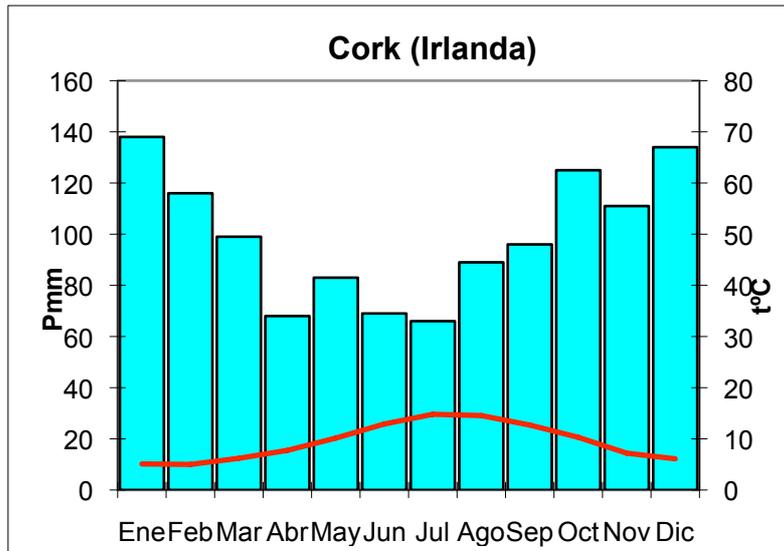
Estos bosques se localizan

- en las fachadas occidentales de Europa y América del Sur, coincidiendo con las regiones de clima oceánico, donde suelen ser conocidos, precisamente, como “bosques oceánicos” (o “bosque atlántico” en el caso de Europa)
- en el Este de los EEUU y amplios sectores de China, Japón y Corea, encontrando su óptimo en las regiones de “clima chino” o de fachada oriental de los continentes.
- En Eurasia central, formando una franja discontinua que une las dos zonas anteriores atravesando regiones continentales bastante secas pero cuyas precipitaciones se producen en verano haciendo posible la existencia de este tipo de bosque.

Los bosques planocaducifolios necesitan disponer de abundante agua por lo que se instalan en regiones húmedas con precipitaciones importantes (generalmente superiores a 1000 mm anuales) y que se van produciendo a lo largo de muchos días al año. Estas precipitaciones permiten al suelo acumular reservas hídricas que los árboles, intolerantes a la sequía, utilizan durante las temporadas más secas.

La elevada humedad atmosférica y la abundante nubosidad dificultan la evaporación y reducen la amplitud térmica diaria contribuyendo a crear un ambiente que favorece a las plantas.

Los veranos de estas áreas son prolongados y templados a moderadamente cálidos aunque sin alcanzar temperaturas estresantes para las plantas por lo que resultan muy favorables al desarrollo de la vida. Los inviernos, en cambio, son frescos en las regiones de clima oceánico pero fríos o incluso muy fríos en las fachadas orientales y en el centro de los continentes obligando a las plantas a detener su actividad vegetativa y a adoptar medidas de defensa para protegerse de las heladas.

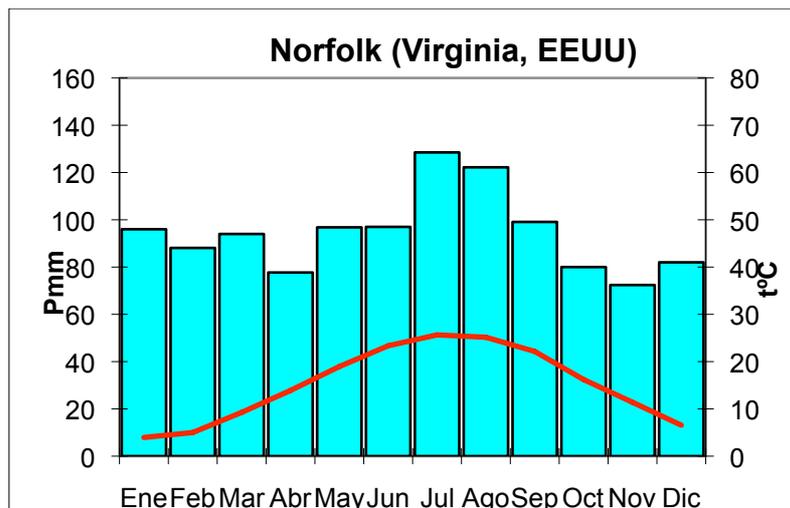


Climodiagrama de Cork (Irlanda), localidad que presenta un clima típicamente oceánico con temperaturas suaves, escasa amplitud térmica y precipitaciones durante todo el año.

Fuente: Elaboración propia a partir de datos de dominio público.

El bosque caducifolio de latitudes medias sólo es posible allí donde coinciden abundantes recursos hídricos y buenas temperaturas durante varios meses seguidos. En general, las temperaturas son cada vez más favorables cuanto más baja es la latitud pero la disponibilidad de agua aumenta cuanto mayor es ésta por lo que el límite polar de estos bosques depende de las temperaturas (más precisamente de la duración del verano) mientras que el límite ecuatorial lo marca la falta de agua.

Por eso, cuando el verano es demasiado corto, el bosque planocaducifolio deja paso al boreal de coníferas tras una franja de transición ocupada por bosques mixtos. En Eurasia la separación entre ambos biomas coincide aproximadamente con la línea de los 120 días con temperaturas superiores a 10°C: cuando esa temperatura se supera durante más de cuatro meses, aparece el bosque caducifolio. En caso contrario, las coníferas son las que se hacen dueñas del territorio.



Climodiagrama de Norfolk (VA, EEUU), representativo de las regiones de fachada Este de los continentes. Sus precipitaciones son abundantes y sus temperaturas medias, siempre positivas, presentan una amplitud relativamente importante.

Fuente: Elaboración propia a partir de datos de dominio público.

En dirección opuesta los veranos son cada vez más calurosos y los árboles caducifolios necesitan más agua para compensar su fuerte transpiración. Cuando las plantas no son capaces de absorber agua suficiente a través de sus raíces, el bosque caducifolio da paso a otro perennifolio de hoja esclerófila, mucho más ahorrador y, por tanto, mejor adaptado a la sequía: el bosque mediterráneo en las fachadas occidentales de los continentes y el bosque pluvial subtropical en las orientales. En el centro de los continentes, donde las precipitaciones son muy escasas, el bosque puede dar paso directamente a praderas o estepas.

## LOS SUELOS

Las regiones ocupadas por el bosque planocaducifolio de latitudes medias son muy favorables a la edafogénesis:

- + los árboles aportan mucha materia vegetal en forma de hojarasca que se humifica y mineraliza fácilmente proporcionando abundante materia orgánica y nutrientes,
- + la suavidad de las temperaturas permite que el suelo sea muy rico en fauna, hongos y microorganismos descomponedores que aceleran los procesos de mineralización de la materia orgánica y airean y enriquecen el suelo
- + la abundancia de agua, unida a las temperaturas, facilita las reacciones químicas necesarias para la formación del suelo.

De ahí que los suelos característicos de las regiones ocupadas por bosque planocaducifolio pertenezcan al grupo de las tierras pardas, suelos evolucionados, ricos en materia orgánica y de alta productividad. Estos suelos son neutros o moderadamente ácidos y presentan un perfil A/(B)/C. Tienen un característico color pardo y pueden ser más o menos arcillosos.

Sin embargo, estos suelos son relativamente frágiles ya que, una vez que el bosque desaparece, los componentes de los que depende su riqueza son rápidamente arrastrados por el agua de lluvia produciéndose un rápido empobrecimiento que, a escala humana, puede considerarse irreversible.

## LA VEGETACIÓN DEL BOSQUE PLANOCADUCIFOLIO

La característica más original de este tipo de bosque es la fuerte estacionalidad de sus ciclos biológicos marcada por la caída otoñal de la hoja de gran parte de los árboles y arbustos.



Los árboles del bosque planocaducifolio pierden la hoja durante el invierno para defenderse de los efectos del frío. Durante ese periodo la actividad biológica se reduce a lo mínimo imprescindible y el bosque parece muerto.

Foto: aspecto invernal de un hayedo en la montaña palentina (España)

La pérdida de la hoja evita a los árboles el riesgo de sufrir daños por efecto del hielo a la vez que reduce sus pérdidas de agua en una época en la que ésta puede estar helada y, por tanto, su absorción a través de las raíces no es posible. Está regulada genéticamente de forma que las especies caducifolias no pueden evitarla (ni siquiera cuando son transportadas a lugares en los que no existe el invierno aunque en tales casos sus calendarios biológicos pueden irse desfasando).

El mecanismo que regula la perfecta estacionalidad del amarilleo y caída de la hoja (el "reloj biológico" de los árboles) está controlado mediante enzimas, por el fotoperiodo y las temperaturas lo que permite que estos acontecimientos se produzcan de forma sincronizada y con gran regularidad de un año a otro.

La senescencia de la hoja se inicia en su parte distal (en su punta) y culmina con la formación de una capa de corcho, llamada de "abscisión", en la base del peciolo. Ésta permite la separación de la hoja y, una vez que ésta se ha producido, protege los tejidos internos del agua, del hielo y del ataque de hongos o microorganismos.

La formación de la capa de abscisión y, con ella, la caída de la hoja, están controladas hormonalmente:

\* una fuerte concentración de auxina, hormona del crecimiento que la planta sintetiza cuando está expuesta a la luz (y, por tanto, durante el verano, cuando los días son largos) impide su aparición

mientras que

\* la presencia de etileno, que se forma en las células envejecidas o senescentes de las hojas, la aceleran.

De este modo, se puede alterar artificialmente el momento de la caída de las hojas: las que están expuestas a un suplemento de luz (por ejemplo, junto a una farola) producen más auxina y ésta contrarresta durante más tiempo la acción del etileno (lo que permite a esas hojas durar más que las que permanecen a oscuras). A la inversa, se puede utilizar etileno u otras sustancias similares para provocar la caída de la hoja (principio utilizado por los defoliantes).



La caída de la hoja está regulada por el fotoperiodo lo que permite a todos los árboles sincronizar el proceso. Cuando se inicia, las hojas sustituyen su color verde habitual por tonos vivos, diferentes en cada especie, dando al bosque un aspecto característico.

Foto: colorido otoñal del bosque en Campoo (Cantabria-España).

En estos bosques las especies que conservan la hoja durante todo el año son muy pocas y, normalmente, se concentran en las áreas costeras, las de inviernos más suaves, desapareciendo rápidamente en las regiones interiores.



Los árboles que conservan la hoja durante el invierno son muy pocos pero resultan esenciales ya que proporcionan alimento y refugio a muchos animales. En Europa uno de los más representativos es el acebo.

Foto: acebo (*Ilex aquifolium*) en Piedrasluengas (Palencia- España).

La estrategia de desprenderse de la hoja sólo es posible en el caso de que los veranos sean suficientemente largos, húmedos y cálidos para permitir al árbol reponerlas cada

año, desarrollar tallos leñosos y acumular las reservas necesarias para fructificar y poder superar el invierno siguiente.

Aunque los árboles se defienden muy eficazmente con la caída de las hojas, los inviernos les resultan muy estresantes: el frío puede dañar sus partes más indefensas y las pérdidas de agua siguen produciéndose ya que la transpiración a través de las ramas no desaparece creando un riesgo de deshidratación.

Por eso, igual que hacen los de las regiones frías, los árboles concentran sus jugos celulares aumentando su contenido en azúcares y logrando un efecto anticongelante y el endurecimiento de sus ramas. Sin embargo estos hechos ralentizan la circulación de la savia y dificultan el crecimiento de la planta por lo que se convierten en un inconveniente a partir de la primavera momento en el cual los árboles optan por el “desendurecimiento” y la recuperación de la fluidez de la savia. Ello explica que una especie capaz de soportar temperaturas muy bajas en invierno pueda sufrir graves daños si se produce una helada tardía, cuando ya no dispone de defensas, siendo éste un importante factor limitante para un buen número de taxones.

La desigual resistencia al frío de las distintas especies así como sus diferentes exigencias de calor en verano explican que el haya (*Fagus sylvatica*) domine en las regiones de clima oceánico de Europa Occidental, que el roble (*Quercus* spp) lo haga en las áreas de transición de Europa Central y Oriental y que, pasados los Urales, los bosques planifolios del centro de Asia estén presididos por abedules (*Betula* sp.), serbales (*Sorbus aucuparia*) y álamos temblones (*Populus tremula*) entre los que se intercalan algunas coníferas.



La resistencia al frío determina el límite continental de muchas especies y explica que la composición del bosque caducifolio vaya cambiando desde las áreas oceánicas hacia las interiores.

Foto: daños producidos por el hielo en el tronco de un roble en Bialowieza (Polonia).

El bosque planocaducifolio es bastante productivo, contiene mucha biomasa y la densidad de la vegetación es alta aunque está muy concentrada en el estrato arbóreo.

Se trata de un bosque pluriestratificado que consta de uno (a veces dos) estratos de árboles, otro de matorral y uno último de hierbas. Normalmente los arbustos son escasos (aunque el estrato arbóreo cuenta con un cierto número de individuos de pequeño porte

que, si nos atuviéramos al estricto criterio de la altura, podrían considerarse como tales) y suelen faltar los musgos.



El haya (*Fagus sylvatica*) es uno de los árboles mejor adaptados al clima oceánico y forma densos bosques prácticamente monoespecíficos.

Foto: hojas de haya (*Fagus sylvatica*) en Cantabria (España).

En verano, cuando los árboles tienen hojas, la densidad de las copas es tal que el interior del bosque permanece en penumbra: frecuentemente la proporción de luz solar que llega hasta el suelo no supera el 1% de la que reciben las copas aunque esta cifra varía mucho dependiendo de las especies dominantes.

Este hecho dificulta el desarrollo de las plantas de los estratos inferiores y explica la escasez de arbustos y hierbas. Entre estas últimas casi no hay terófitas, que requieren mucha luz, dominando las criptófitas y las hemicriptófitas que, al disponer de buenas reservas en sus raíces, pueden desarrollar gran parte de sus ciclos anuales muy deprisa, antes de que los árboles empiecen a producir sombra.



En el bosque caducifolio hay pocas herbáceas ya que los árboles interceptan la mayor parte de la luz y absorben casi toda el agua dificultando la vida de las plantas de pequeñas dimensiones. Por eso, muchas de ellas desarrollan sus ciclos anuales muy deprisa, antes de que los árboles produzcan sus hojas y empiecen a hacer sombra y sus floraciones son muy tempranas.

Foto: anémona del bosque, *Anemone nemorosa*, planta típica de los hayedos que florece muy tempranamente.

Por otra parte, el bosque influye mucho en el balance hídrico local:

- + Las copas de los árboles interceptan entre 10 y 15% del agua de lluvia que, desde aquí, se volverá a evaporar sin tocar el suelo.
- + Gran parte del agua que llega al suelo es absorbida por las potentes raíces de los árboles.
- + Los árboles, con su transpiración, están continuamente devolviendo agua a la atmósfera en forma de vapor.

El resultado de lo anterior es que en el bosque planocaducifolio la mayor parte del agua es absorbida o interceptada por los árboles y es rápidamente devuelta a la atmósfera sin llegar a incorporarse a la escorrentía. Por eso, los ríos procedentes de áreas forestales son menos caudalosos que los que vienen de áreas desprovistas de vegetación a pesar de que el bosque genera un ambiente permanentemente húmedo que puede inducir a pensar lo contrario

La capacidad del bosque para retener la radiación solar, su influencia en el ciclo hidrológico y su gran eficacia para frenar la fuerza del viento tienen por efecto la aparición de un peculiar microclima forestal que es al mismo tiempo causa y efecto de las propias características del bosque.



Las temperaturas y el ciclo hidrológico se ven muy influidos por el bosque caducifolio que intercepta o absorbe gran parte del agua disponible y la devuelve rápidamente a la atmósfera manteniéndola siempre húmeda.

Foto: formación de niebla favorecida por la vegetación en Cantabria (España).

De este modo, las condiciones que reinan a la altura de las copas (donde se sitúa lo que algunos denominan "capa activa" del bosque y donde la mayor parte de la energía incidente es transformada en calor) son muy diferentes de las que se registran al mismo tiempo al nivel del suelo donde reinan una penumbra y una humedad semipermanentes.

Por eso, los árboles del bosque planocaducifolio suelen tener en sus partes más altas hojas de sol, adaptadas para lograr rendimientos muy altos gracias a una elevada insolación, mientras que en los inferiores presentan hojas de sombra, especializadas en medios poco luminosos, con caracteres anatómicos y ecológicos diferentes.

Las hojas de sol son más pequeñas, gruesas y nerviadas que las de sombra y tienen un mayor número de estomas en el envés (es decir, son más xeromorfas).

Además, en algunas especies la disposición de las hojas varía:

+ Las de sol suelen estar en posición vertical (con lo cual dejan pasar hacia niveles inferiores el máximo posible de luz y de agua).

+ Las de sombra se disponen horizontalmente para interceptar el máximo posible de luz.

La cantidad de luz que los árboles dejan llegar al suelo es un factor de la mayor importancia para explicar la composición del sotobosque en el que las plantas esciófilas son las únicas capaces de sobrevivir. Sin embargo, en cuanto se produce un claro (por tala, muerte natural de árboles u otras causas) el equilibrio preexistente desaparece y las plantas heliófilas se instalan durante algunos años hasta que la regeneración del arbolado permite una vuelta a las condiciones iniciales.



Los robles, de los que existen numerosas especies, son los principales competidores de las hayas en las regiones litorales. Sin embargo, se convierten en los grandes protagonistas del bosque en las zonas interiores ya que soportan mejor que ellas el frío y toleran cierto nivel de sequedad en verano.

Foto: roble, *Quercus robur*, en Liébana (Cantabria)

Esto es muy importante ya que en la actualidad prácticamente no quedan bosques planocaducifolios en estado virgen y tanto la composición como la biodiversidad de los que hoy conocemos están muy alteradas. Así, cuando han sido explotados, los hayedos suelen convertirse, en masas monoespecíficas en cuyo sotobosque no se encuentran más que algunas escasas hierbas mientras que los robledales, en cambio, permiten la proliferación de arbustos y de otras especies de más rápido crecimiento.

En los bosques planocaducifolios europeos los árboles más frecuentes pertenecen a la familia de las fagáceas, principalmente hayas (*Fagus sylvatica*), que ocupan las zonas más húmedas, y robles (*Quercus robur*, *Q. petraea*...). Estos árboles dominan sus bosques respectivos ("hayedos", "robledales"...) dejando poco sitio a las demás especies entre las que figuran abedules (*Betula* spp), fresnos (*Fraxinus* spp), arces (*Acer* sp), sauces (*Salix* spp), serbales (*Sorbus aucuparia*), manzanos (*Malus* sp) y un número reducido de árboles o arbustos de hoja perenne como el tejo (*Taxus baccata*) o el acebo (*Ilex aquifolium*).

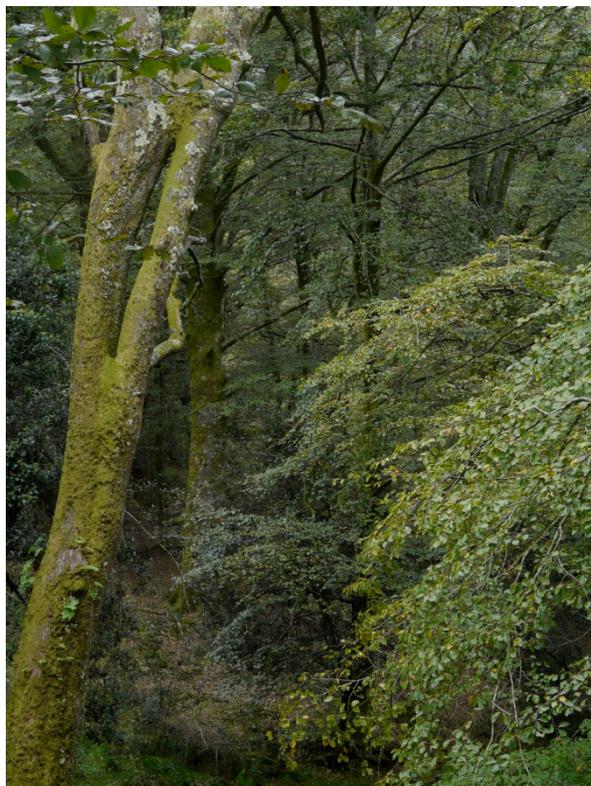
En las fachadas orientales de los continentes, en América del Norte y, sobre todo, en Asia, la biodiversidad de los bosques planocaducifolios es mayor. En Asia se han descrito frondosas pertenecientes a 50 géneros distintos que incluyen *Quercus*, *Castanea*, *Sorbus*, *Magnolia*... aunque también otros muchos exclusivos de la región. Por otra parte, los límites con las formaciones de las regiones vecinas son mucho más difusos permitiendo no sólo la existencia de amplias franjas de transición formadas por



Numerosas especies de frutales, hoy cultivadas, proceden del bosque caducifolio y aún pueden observarse en estado silvestre formando parte del cortejo del haya o del roble. Muchas proceden de la familia de las rosáceas, como es el caso del cerezo, ciruelo, manzano o peral.

Foto: peral silvestre, *Pyrus communis*, en Campoo (Cantabria)

bosques mixtos sino también la presencia un buen número de coníferas, perennifolias y lianas (*Vitis*, *Clematis*, *Ampelopsis*...) repartidas por toda su superficie. No obstante, grandes extensiones de China se encuentran entre las más transformadas del mundo y carecen totalmente de bosques por lo que existen muchas dudas sobre las características de la vegetación que pudo haber en ellas.



La oscuridad del interior del bosque determina las estrategias vitales de las especies de los estratos herbáceo y arbustivo que, en general, son bastante pobres.

Foto: hayedo-robleal de Uceda (Cantabria)

El suelo forestal recibe muy poca luz, está expuesto a una escasa amplitud térmica y su humedad es siempre elevada. Por eso, el estrato herbáceo está siempre compuesto por plantas esciófilas a la vez que higrófilas siendo su biomasa proporcional a la intensidad de la luz incidente.

No obstante, la iluminación varía mucho ya que parte de la radiación solar siempre consigue “colarse” entre las ramas y formar pequeñas manchas de luz sobre el suelo de los bosques. Estas manchas de luz cambian constantemente de sitio en función del desplazamiento aparente del sol y del movimiento de las ramas por lo que la intensidad de luz que recibe una hierba puede sufrir oscilaciones bruscas del orden de 1 a 30 que tienen una gran incidencia en la fotosíntesis.

Por otra parte, la iluminación varía en la misma proporción a lo largo del año: en invierno y durante gran parte de la primavera, antes de la salida de la hoja, el estrato herbáceo recibe bastante luz permitiendo el desarrollo de las especies tempranas. Al final de esa etapa, la temperatura de la superficie del suelo puede alcanzar 25-30°C favoreciendo la rápida floración y fructificación de los geófitos. Gracias a ello, cuando los árboles se recubren de hojas las herbáceas de este grupo ya han concluido lo esencial de su ciclo anual pudiendo entrar en una fase de reposo a partir de ese momento.

Sin embargo, las plantas pertenecientes a otros grupos, como las hemicriptófitas, inician más tarde su periodo de crecimiento por lo que no tienen más remedio que desarrollarse a la sombra de los árboles. En general son esciófilas a las que no beneficia una luz intensa (aunque tampoco pueden crecer en los puntos más oscuros del bosque donde las plantas desaparecen y sólo permanecen los hongos).

En conjunto, se trata de bosques bastante productivos con valores que varían entre 1 y 2,5 kg de fitomasa por m<sup>2</sup> y año



Aunque el bosque está dominado por especies fanerógamas y caducifolias, contiene también algunas coníferas perennifolias como los tejos (*Taxus baccata*), verdaderos fósiles vivos extremadamente longevos que aparecen en algunos hayedos.

Foto: tejos en Tosande (Palencia- España).

## LA FAUNA DEL BOSQUE PLANOCADUCIFOLIO

La densidad y elevada productividad del bosque caducifolio implican que la fauna dispone de gran cantidad de recursos tróficos. Gracias a ello, la zoomasa es importante aunque la diversidad de especies se mantiene dentro de unos límites moderados. Por otra parte, la mayor parte de esta zoomasa se encuentra en el suelo y en la materia en descomposición por lo que resulta muy discreta y suele pasar desapercibida.

Las cadenas alimentarias empiezan con la materia vegetal: hojas, raíces, frutos (hayuco, bellota...) que sirve de alimento a los fitófagos. Estos son muy abundantes aunque la mayoría (y los que desempeñan un papel más importante para el equilibrio del bosque), son ácaros, insectos u otros animales de pequeñas dimensiones y son mucho peor conocidos que los mamíferos, en los que siempre se piensa. Entre ellos se pueden observar numerosos roedores, ungulados como el corzo (*Capreolus capreolus*) o ciervo (*Cervus elaphus*), todo tipo de aves granívoras o fructívoras o, incluso, varios grandes omnívoros como el jabalí (*Sus scrofa*) que sin ser estrictamente vegetarianos devoran un gran número de bellotas, hayucos o raíces.



La abundante fitomasa del bosque oceánico proporciona alimento a muchos animales aunque la mayoría de ellos se encuentran en el suelo o son de pequeñas dimensiones por lo que pasan desapercibidos.

Foto: orugas alimentándose de las hojas de una rosácea.

Los zoófagos se alimentan de los anteriores e incluyen artrópodos (insectos, arácnidos...), pequeños carnívoros y aves. Hasta hace poco tiempo, los mayores depredadores eran el oso (*Ursus arctos*), lobo (*Canis lupus*), varios félidos (*Felis sp*) y grandes rapaces que se situaban en los niveles superiores de las pirámides alimentarias y contribuían eficazmente a regular las poblaciones de los demás grupos. Sin embargo, en la actualidad, la mayoría de ellos han desaparecido o sus poblaciones son residuales de forma que los grandes herbívoros, que ya no tienen

depredadores naturales, tienden a incrementar excesivamente su población generando problemas al conjunto del bosque.

Por fin los saprófagos son, tal como ya se ha dicho, el grupo de animales más importante para estos ecosistemas en competencia con los hongos y bacterias. Se alimentan de materia en descomposición (hojas, madera, restos animales) y pasan bastante desapercibidos.



En la mayor parte de los bosques los grandes depredadores han desaparecido o mantienen poblaciones residuales lo que ha alterado el equilibrio entre los distintos grupos de especies.

Foto: lobo (*Canis lupus*).

Para sobrevivir en el bosque caducifolio, los animales tienen que ser capaces de adaptarse a sus ciclos estacionales. La estación más difícil es el invierno ya que la disponibilidad de recursos es muy reducida y las temperaturas son excesivamente bajas para muchas especies.

Ante estas circunstancias, algunas como los ratones y topillos (*Mus musculus*, *Apodemus* spp, *Microtus* spp...), el hámster (*Cricetus cricetus*) la ardilla (*Sciurus vulgaris*) o, entre las aves, el arrendajo (*Garrulus glandarius*), optan por esconder reservas de alimentos en sus madrigueras o en escondites para poder consumirlos en invierno. Al hacerlo, contribuyen a la dispersión de las semillas ya que muchas bellotas, avellanas u otros frutos quedan olvidados o sin consumir y, llegada la primavera, pueden germinar a bastante distancia de su lugar de origen

Otros animales hibernan manteniéndose gracias a sus reservas de grasa (oso pardo, lirón...) o permanecen más o menos aletargados alimentándose de vez en cuando gracias a los alimentos almacenados con anterioridad, como hace la ardilla.

Por fin, un tercer grupo se mantiene activo durante la estación fría buscando alimento bajo la nieve o nutriéndose de las hojas y tallos tiernos de los arbustos. Ello permite entender la gran importancia que tienen las escasas especies perennifolias presentes en este bosque así como aquellas que fructifican o mantienen su fruto durante el invierno. Una de las más significativas, el acebo (*Ilex aquifolium*), proporciona alimento a numerosas aves, roedores y ungulados a la vez que cobijo, bajo su densa maraña de ramas y hojas, cuando el frío, el viento o la nieve son excesivos.

## LAS LANDAS

Las regiones oceánicas de latitudes medias están muy alteradas por la actividad humana y presentan hoy paisajes muy diferentes de los originarios. En algunos lugares la destrucción del bosque ha dado lugar a formaciones abiertas seminaturales, las landas.



En las áreas más húmedas y con suelos más pobres el bosque es sustituido por formaciones herbáceas: las landas. Estas pueden ser naturales aunque es más habitual que su origen se deba a la presión humana.

Foto: paisaje de landas con arandaneras y espino albar (*Crataegus monogyna*) en Snowdonia (Reino Unido).

En algunos casos las landas son formaciones zonales propias de áreas hiperhúmedas con suelos ácidos y se deben a las condiciones del sustrato (el suelo es tan pobre que no puede soportar más que ese tipo de vegetación). Sin embargo, es mucho más frecuente que representen estadios regresivos de los bosques planifolios y que las limitaciones del suelo sean consecuencia de su paulatino empobrecimiento tras la deforestación: desaparecidos los árboles, la abundante pluviosidad permite un rápido lavado de nutrientes y la fitomasa aérea, muy empobrecida, es incapaz de restituirlos. Si el suelo es explotado y la vegetación se quema repetidamente, la regeneración del bosque se vuelve rápidamente imposible y la landa se convierte en la cubierta vegetal dominante.



Los brezos son muy abundantes en las landas de las regiones con inviernos más suaves.

Foto: *Daboecia cantábrica* en Asturias (España).

Esta evolución es la que se ha producido en amplias regiones de Europa donde las landas se han utilizado durante siglos como pasto para ovejas impidiéndose la regeneración del bosque mediante fuegos periódicos: gran parte de Escocia, Gales,

Irlanda y litoral Báltico meridional está cubierta de landas de origen inequívocamente antrópico (y que constituyen sin embargo el rasgo más típico del paisaje de estas regiones).

El proceso se ha repetido recientemente en otras regiones oceánicas del mundo donde la destrucción del bosque mediante incendios y el uso ganadero de la superficie resultante han dado lugar a amplias superficies de landas en áreas en las que éstas eran totalmente desconocidas hace poco más de un siglo.

En Europa, la landa generalmente ocupa antiguas superficies de robledal o, hacia el Norte, de abedular (apareciendo a veces como sotobosque de esas formaciones) y está dominada por tojos y retamas (*Ulex europaeus*, *Genista* sp., *Sarothamnus scoparius*) acompañadas por brezos para, hacia el norte, ir disminuyendo las retamas y aumentando los brezos (que ganan en variedad y en volumen). Los más característicos son *Erica cinerea*, *E.tetralix* y, sobre todo, *Calluna vulgaris*. Sólo al norte de Europa aparecen en las landas los mirtillos y otras especies.

En la costa pacífica de Sudamérica se ha extendido a costa de bosques de *Nothofagus* y, junto a diversas especies locales, también incorpora el “espinillo”, *Ulex europaeus*, que fue transportado por su interés ganadero y que se ha convertido en una plaga imparable que hoy afecta a toda la región.

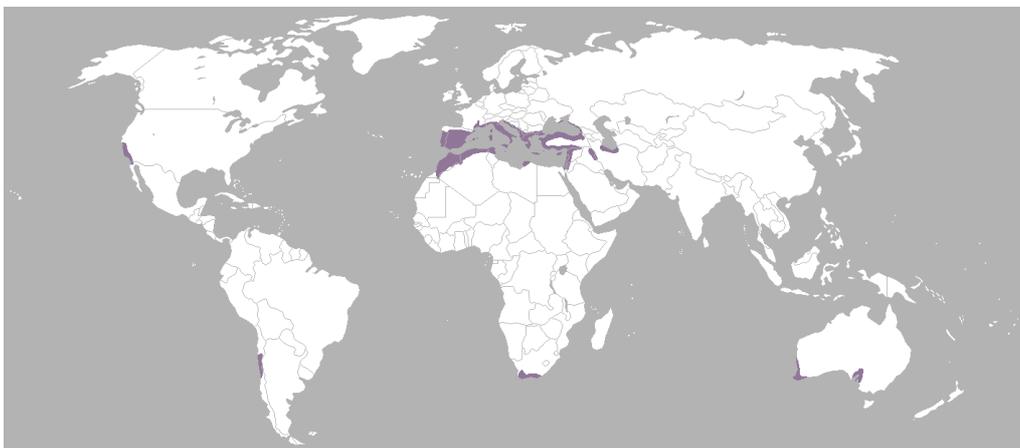


La extensión a otros continentes de ciertas formas europeas de explotación del territorio ha dado lugar en ellos a la aparición de landas con una composición vegetal propia pero con una estructura y ecología muy parecidas.

Foto: landa con *Ulex europaeus* en Ancud (Chiloé-Chile).

### 4.3 LOS AMBIENTES MEDITERRÁNEOS

Los ambientes mediterráneos constituyen entornos de transición entre las regiones templadas y las tropicales a la vez que entre las húmedas y las áridas. Aparecen alrededor del mar que les da nombre, donde fueron descritas en primer lugar y alcanzan su mayor extensión, pero también en el Sur y el Suroeste de Australia, en California, Chile y África del Sur, siempre entre 30 y 40° de latitud (44° en Europa) en la fachada occidental de los continentes y coincidiendo estrictamente con el clima del mismo nombre.



Los ambientes mediterráneos marcan la transición hacia las regiones tropicales y son característicos de las fachadas occidentales de los continentes.

Fuente: Reelaboración a partir de Porse (2008). The main biomes of the world, en <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7b/Vegetation-no-legend.PNG>.

Dada su situación y carácter de transición, coexisten en los entornos mediterráneos especies tropicales y de zonas templadas junto con otras exclusivas del área y que son fruto de la evolución holocena: el entorno y la vegetación mediterráneos son el resultado de una presión humana que se remonta a 5-10.000 años y no pueden entenderse sin tener en cuenta ese hecho.

El factor más determinante de la originalidad de los medios mediterráneos es el clima que se caracteriza por tener una estacionalidad muy marcada:

- Durante el invierno la región se ve habitualmente afectada por los vientos del Oeste propios de las latitudes medias y es recorrida por numerosas perturbaciones portadoras de inestabilidad, vientos y lluvia
- En cambio, durante el verano, las regiones mediterráneas quedan dentro del radio de acción de los anticiclones tropicales y subtropicales por lo que el aire es cálido y seco y las precipitaciones desaparecen casi totalmente.

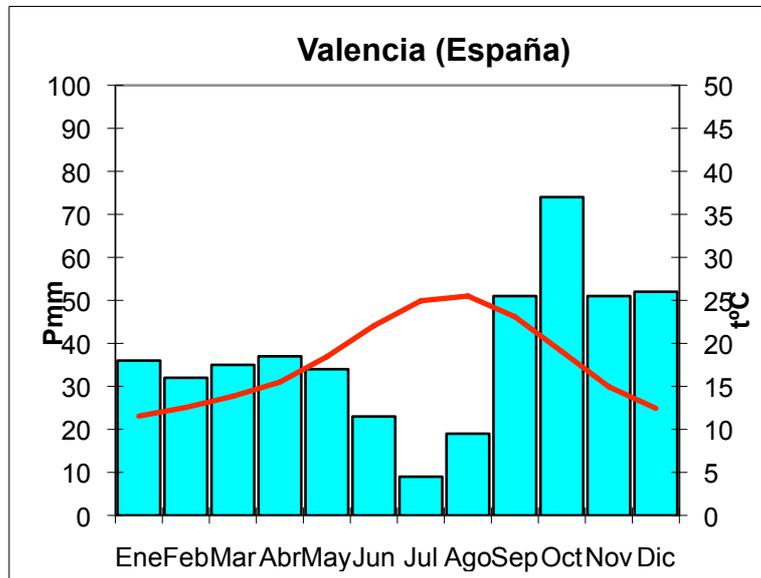
Las regiones costeras mediterráneas disfrutan de veranos cálidos e inviernos muy tibios, con temperaturas medias superiores a 10° durante el mes más frío y muy pocos días de helada al año.

Sin embargo, hacia el interior la sequedad de la atmósfera permite que se produzca una rápida continentalización y la amplitud térmica aumenta mucho. Ello se traduce en la existencia de inviernos relativamente fríos y veranos muy calurosos separados por estaciones intermedias de corta duración.

Las precipitaciones anuales varían mucho y pueden ir desde 200- 250 mm en los límites del desierto hasta más de 3000 mm en las áreas de montaña más expuestas a los vientos húmedos. No obstante, la mayor parte de las regiones mediterráneas presentan totales que se sitúan entre los 400 y los 800 mm pudiendo considerarse por ello como “poco lluviosas”. Estas precipitaciones se producen durante un escaso

número de días al año que, según los lugares, pueden concentrarse en invierno, otoño o primavera pero son prácticamente inexistentes durante el verano lo que, unido al calor y a las elevadas tasas de evapotranspiración, genera un intenso déficit hídrico que causa un fuerte estrés en los seres vivos.

Por último, se trata de climas con una atmósfera seca y una insolación, sobre todo estival, muy importante.



Climodiagrama de Valencia (España), representativo del clima mediterráneo. Las temperaturas son suaves en invierno (permitiendo el mantenimiento de la actividad vegetal) pero altas en verano, estación en la que se produce un fuerte déficit hídrico.

Fuente: Elaboración propia a partir de datos de dominio público.

## LOS SUELOS MEDITERRÁNEOS

Los entornos mediterráneos son muy diversos en cuanto a sustrato geológico, agua disponible y biomasa por lo que sus suelos presentan una notable variedad y complejidad. Además, se trata de una región especialmente vulnerable frente a los procesos erosivos en la que la presión humana ha sido muy importante a lo largo de la historia y que, por esta razón, carece prácticamente de bosques intactos y donde gran parte de los suelos presenta evidencias de una alteración o degradación más o menos importante.

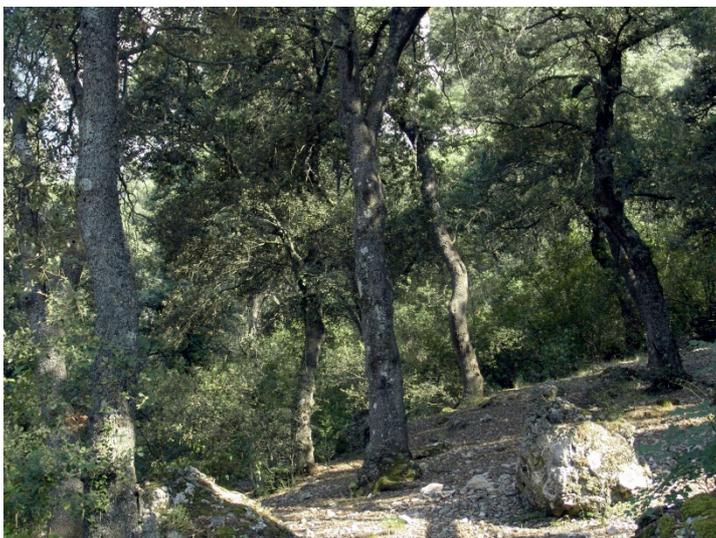
La edafogénesis es menos eficaz que en otras áreas ya que además de ralentizarse mucho durante el invierno a causa de las bajas temperaturas, se detiene casi totalmente en verano como consecuencia de la falta de agua. Por otra parte, los aportes de materia orgánica que suministran las plantas a través de las hojas muertas son mucho más reducidos que los de la mayoría de los demás bosques. En tales condiciones los organismos descomponedores son escasos y la humificación y posterior mineralización de la materia orgánica se producen lentamente.

Entre los suelos más habituales de los medios mediterráneos pueden destacarse dos grupos:

- Tierras pardas mediterráneas, son suelos parecidos a los de las regiones oceánicas, de los que son una variante, aunque presentan menor riqueza y desarrollo que ellos. Frecuentes sobre sustrato silíceo, presentan un perfil A/(B)/C y están genéticamente asociados a los encinares u otros bosques mediterráneos.
- Suelos rojos (frecuentemente designados con el nombre italiano de “terra rossa”). Se forman sobre sustratos tanto calizos como silíceos y por su formación pueden considerarse como subtropicales. Presentan un horizonte superior con humus mull, rico en nutrientes, bajo el que se forma otro de acumulación de arcillas que explica el color rojo intenso característico del conjunto. Su perfil es A/B/C, están bien evolucionados y son muy fértiles aunque bastante frágiles una vez que se degrada la cubierta vegetal.

## ADAPTACIÓN DE LA VEGETACIÓN

El clima mediterráneo ha sido muy idealizado a lo largo del último siglo por su luminosidad y supuesta benignidad y ha dado pie a una potentísima industria turística que contribuye a que, inconscientemente, se asocien las regiones mediterráneas a las ideas de bienestar o, incluso, de “vida fácil”. La realidad, sin embargo, es muy diferente para la mayor parte de las plantas y animales que se ven obligados a enfrentarse a un medio difícil, pautado por una implacable estacionalidad y sometido con cierta frecuencia a situaciones extremas y violentas.



Los bosques mediterráneos están dominados por plantas esclerófilas, capaces de soportar la sequía y el calor, y son más abiertos y luminosos que los planocaducifolios.

Foto: encinar de *Quercus ilex rotundifolia* en el carrascal de la Font Roja (Alicante- España).

En las áreas mediterráneas los ciclos biológicos anuales presentan cuatro etapas diferenciadas que corresponden, más o menos, a las cuatro estaciones astronómicas. Los veranos son más largos y extremos cuanto más baja es la latitud y los inviernos se alargan, en consecuencia, en dirección hacia los polos pero, en esquema, el ciclo es el mismo en todas las regiones mediterráneas de ambos hemisferios. En el Hemisferio Norte el calendario “típico” es el siguiente (en el Hemisferio Austral es simétrico):

- El periodo comprendido entre abril y junio corresponde a la primavera. Sus temperaturas son benignas, la iluminación intensa y las precipitaciones relativamente abundantes (aparte de que los suelos aún contienen buenas reservas de agua tras el invierno). Gracias a ello, es la época más favorable y es cuando se producen la floración y el máximo desarrollo de los vegetales.
- El verano hace coincidir las mayores temperaturas (que en estas regiones pueden llegar a ser muy altas) con la falta de lluvia. Ambos factores determinan condiciones negativas para la vegetación que se ve obligada a detener toda su actividad hasta la llegada de las lluvias otoñales.
- El otoño es breve (octubre-noviembre) aunque, de nuevo, resulta favorable a la vegetación gracias a sus suaves temperaturas y a la reaparición de las precipitaciones. Las plantas disponen de un nuevo periodo de crecimiento e incluso, en algunas especies, es posible una segunda floración anual.
- El invierno, por fin, registra temperaturas relativamente bajas que obligan a las plantas a adoptar un segundo periodo anual de reposo. Sólo en las áreas costeras más tibias el invierno puede llegar a desaparecer permitiendo a bastantes plantas eliminar este paréntesis y mantener su actividad de forma ininterrumpida desde el otoño hasta el final de la primavera.



La reducción del tamaño de la hoja, su carácter coriáceo, la adopción de formas encurvadas y la aparición de pinchos o espinas son otros tantos mecanismos de defensa contra la deshidratación muy habituales en las plantas de las regiones mediterráneas.

Foto: coscoja (*Quercus coccifera*) típico arbusto de las zonas más secas del Mediterráneo en Teruel (España).

La mayor dificultad que debe superar la vegetación mediterránea es la falta de agua durante gran parte del año. Por eso, la mayor parte de las plantas de esta región han adoptado una serie de mecanismos para limitar al máximo la transpiración manteniendo activa la fotosíntesis y para soportar lo mejor posible las condiciones adversas a las que se ven expuestas. Esto es lo que les da su aspecto característico ya que las plantas mediterráneas son “esclerófilas”: sus dimensiones son reducidas, así como las de sus hojas (que a veces se reducen a simples escamas o a espinas o, incluso, llegan a desaparecer por completo) y su cutícula es gruesa dando a la hoja un carácter coriáceo. Adicionalmente, las hojas pueden estar recubiertas de gomas o de resinas que la impermeabilizan (caso del madroño, *Arbutus unedo*), de aceites que protegen de la radiación solar (como la jara pringosa, *Cistus ladaniferus*), o de una pelusilla blanca, sobre todo en el envés, que aumenta el albedo y protege los estomas creando una capa de aire aislante.

En muchos casos las hojas están encurvadas limitando la exposición al sol y protegiendo parte de su superficie (casos de la encina y de la coscoja) o, incluso, son capaces de orientar la superficie de sus hojas de forma que se mantengan paralelas a la dirección de los rayos (caso del almez, *Celtis australis*, oriundo de toda el área mediterránea).

Numerosas especies aumentan además la concentración de sus líquidos celulares para favorecer la absorción por las raíces y limitar las pérdidas por los órganos aéreos (es el caso de los tomillos, jaras y viburnos).

Sin embargo, muchas veces lo anterior no es suficiente por lo que cuando el agua empieza a escasear las plantas cierran sus estomas reduciendo drásticamente sus intercambios gaseosos.

Otras especies presentan dimorfismo foliar y cuentan con dos tipos de hojas. Unas son caedizas y sólo permanecen durante la estación húmeda. Son anchas y transpiran normalmente facilitando el crecimiento de la planta. Otras son persistentes y aguantan

durante todo el año. Sus dimensiones son muy reducidas pero bastan para mantener la respiración.



Algunas plantas recubren sus hojas con sustancias que permiten limitar las pérdidas de líquido y filtrar la radiación. Una de las más características es la jara pringosa (*Cistus ladanifer*) que durante los meses más calurosos del año se recubre con un aceite protector.

Foto: jara pringosa (*Cistus ladanifer*) en Sierra Morena (España).

Todo ello, unido a diversos mecanismos fisiológicos de defensa les permite adaptar sus ritmos a los de las estaciones y superar largos periodos de sequía sin por ello sufrir una deshidratación excesiva. Y si la esclerofilia y la panoplia de medidas descritas implican una ralentización del desarrollo vegetal, los árboles y arbustos compensan parcialmente este inconveniente conservando la hoja durante todo el año (la planta no necesita perder tiempo produciendo hojas nuevas cada año). Pese a ello, la producción de biomasa de los bosques mediterráneos no es muy elevada situándose normalmente en torno a 1 kg de fitomasa/m<sup>2</sup>/año.



Las labiadas (o lamiáceas) son una familia de herbáceas muy frecuente en la región mediterránea que incluye tomillos, romeros, orégano, lavandas y otras plantas olorosas. Esos olores provienen de las sustancias que las plantas segregan para protegerse de la aridez y defender su territorio. La morfología de la mayoría de ellas está muy adaptada al medio (hojas pequeñas y coriáceas, tallos leñosos...)

Foto: romero (*Rosmarinus officinalis*) en Cuevas de Vinroma (Castellón- España).

Entre las herbáceas abundan las terófitas y las geófitas, plantas capaces de completar sus ciclos vitales antes de la llegada del verano y que, gracias a ello, se acomodan bien al calendario mediterráneo. Las primeras mueren al empezar el verano, quedando sus semillas listas para germinar pasada esa estación, mientras que las segundas ralentizan su actividad y superan la estación desfavorable viviendo de las reservas acumuladas en sus bulbos.

En cambio, en los lugares donde el suministro de agua está garantizado y desaparecen los inconvenientes de la sequía estival (en las riberas fluviales por ejemplo) los recursos anteriores dejan de ser una ventaja y las especies descritas anteriormente son sustituidas por caducifolios como los chopos (*Populus* sp.), alisos (*Alnus* sp.), olmos (*Ulmus* sp.) o fresnos (*Fraxinus* sp.) de crecimiento mucho más rápido y que se imponen fácilmente. Sólo en aquellos cursos en los que el agua desaparece por completo en verano aparecen formaciones de ribera dominadas por especies esclerófilas como la adelfa (*Nerium oleander*).



La esclerofilia ralentiza el desarrollo de las plantas por lo que deja de ser una ventaja en los lugares en los que abunda el agua (como las riberas fluviales). En estos sitios, el bosque perennifolio es sustituido por el de especies caducifolias.

Foto: valle del Gardon (Francia). Las laderas aparecen ocupadas por encinas mientras que el fondo del valle está ocupado por un bosque galería caducifolio.

## LA VEGETACIÓN MEDITERRÁNEA

Las regiones mediterráneas están recubiertas por una vegetación muy característica dominada por un bosque siempre verde de hoja esclerófila que presenta rasgos bastante similares en todas las regiones del mundo. En el Hemisferio Norte los árboles más representativos pertenecen a la familia de las fagáceas mientras que en el Sur la diversidad es mayor y coexisten lauráceas, anacardiáceas y otras familias.

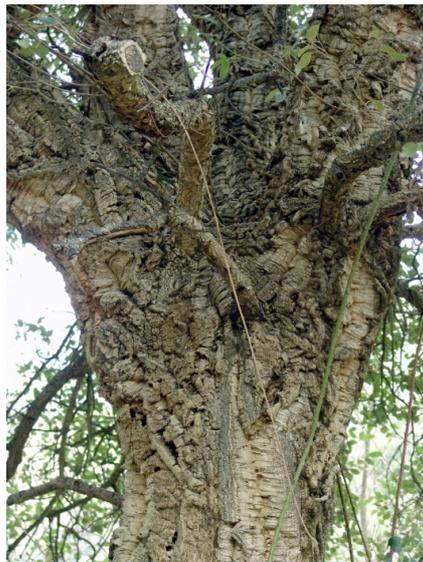
En Europa la especie más extendida es la encina (*Quercus ilex rotundifolia*) cuya área de distribución natural que coincide casi exactamente con la superficie ocupada por el clima mediterráneo y que, por esta razón, ha sido utilizada algunas veces como criterio para delimitar la región.



La encina es la especie más representativa de la vegetación mediterránea y presenta los caracteres típicos de las plantas de esta región.

Foto: encina (*Quercus ilex rotundifolia*) en floración en Sierra Morena (España).

No obstante, en algunos lugares la encina cede ante otras especies más o menos emparentadas a ella como, en el Mediterráneo Occidental, el alcornoque (*Q. suber*), que se impone en regiones subhúmedas de inviernos suaves y sustrato silíceo, o la coscoja (*Q. coccifera*) que, a la inversa, compite ventajosamente en las áreas más secas.



El alcornoque se parece a la encina pero su tronco se recubre de una gruesa corteza aislante: el corcho .

Foto: alcornoque (*Quercus suber*).

Por fin, las áreas con suelos más pobres o los sustratos arenosos dan paso a varios tipos de pinos muy resistentes y típicamente mediterráneos como el carrasco (*Pinus halepensis*) o el piñonero (*P. pinea*).



Sobre sustratos muy pobres o arenosos y bajo clima frío el bosque esclerófilo es sustituido por coníferas de varios tipos: cipreses, enebros, pinos...

Foto: pinos y cipreses ocupando una ladera caliza en Kotor (Montenegro).

El encinar típico consta de

+ un estrato arbóreo prácticamente monoespecífico con individuos que no suelen superar 10 metros de altura pero que en condiciones óptimas pueden alcanzar 25 (la pequeña talla es una respuesta a la falta de agua),

+ un estrato arbustivo (o subarbóreo, puesto que en la práctica la diferenciación es difícil) con, entre otros, boj (*Buxus sempervirens*), lentisco (*Pistacia lentiscus*, *P. terebinthus*), algarrobo (*Ceratonia siliqua*), madroño (*Arbutus unedo*), aladierno (*Rhamnus alaternus*), acebuche (*Olea europaea*), rosal (*Rosa* sp.),

+ y un estrato herbáceo, poco denso, con *Ruscus acculeatus*, *Rubia peregrina*, *Asplenium*, *Asparagus*, *Carex*, etc. Normalmente el estrato muscinal no existe.



En contraste con el estrato arbóreo, muy poco variado, el sotobosque mediterráneo es muy rico en especies, muchas de las cuales tienen o han tenido un aprovechamiento agrario.

Foto: lentisco (*Pistacia lentiscus*) en Cerdeña (Italia).

Denotando su carácter transicional hacia los dominios tropicales, las regiones mediterráneas incluyen en los lugares más cálidos un buen número de taxones pertenecientes a grupos propios de latitudes bajas. Por ejemplo, en la cuenca mediterránea aparecen dos especies de palmeras, el palmito (*Chamaerops humilis*) y la palmera cretense (*Phoenix theophrasti*) mientras que, de forma simétrica, en Chile aparece la palma chilena (*Jubaea chilensis*) marcando respectivamente los límites septentrional y meridional de las palmáceas.



Las regiones mediterráneas marcan el límite latitudinal natural para un buen número de taxones tropicales tales como las palmáceas.

Foto: palmeral de palma cretense (*Phoenix theophrasti*) en Voi (Creta- Grecia).

Pero a pesar de su aparente homogeneidad, las regiones mediterráneas presentan una gran variedad de paisajes: el relieve, abrupto y compartimentado, determina la existencia de numerosos y muy marcados microclimas que, a su vez, permiten la aparición de facies "secas" y de facies húmedas o de montaña en la vegetación.

En la cuenca mediterránea las montañas situadas al Norte introducen un factor de enfriamiento a la vez que, favoreciendo los movimientos convectivos y reteniendo la humedad, reducen la duración y la intensidad de la estación seca. En ellas, por encima del piso del encinar aparece otro caducifolio o semicaducifolio a base de rebollo (*Quercus pyrenaica*), quejigo (*Q. faginea*), u otras especies de requerimientos similares. A una altitud superior se pasa frecuentemente al bosque planocaducifolio que aprovecha las frecuentes nieblas y el óptimo pluviométrico de montaña. Así, hacen su aparición las hayas y robles o las coníferas propias de los climas fríos. De este modo, el último piso forestal está ocupado por pinos en los Pirineos (*Pinus sylvestris*, *P. uncinata*) o por abetos en los Alpes Marítimos (*Abies alba*, *Picea abies*).

Las montañas meridionales son mucho más secas ya que no logran hacer desaparecer la aridez estival. Por esta razón el piso planocaducifolio no aparece y del bosque esclerófilo se pasa directamente al de coníferas: en las Béticas reaparece el abeto (*Abies pinsapo*), en el Atlas o Mte Líbano los cedros (*Cedrus atlantica*, *C. libani*) y en otros lugares diversas especies de pinos. Frecuentemente aislados desde el Pleistoceno, estos poblamientos de coníferas constituyen muchas veces enclaves botánicos de gran valor que albergan los últimos cientos de individuos de algunas especies endémicas.

El pinsapo, por ejemplo, no crece más que en tres puntos de la serranía de Ronda y en otro del Rif -aunque se ha introducido en Centroeuropa para producir madera-.



Las montañas mediterráneas albergan algunas poblaciones de coníferas endémicas de gran interés resultado de la evolución “in situ” de especies que llegaron durante los periodos más fríos del Cuaternario.

Foto: bosque de cedros (*Cedrus libani*) en El Arz (Libano).

A veces, cuando la aridez es marcada, la vegetación arbórea se limita a una discontinua cubierta de enebros y sabinas, coníferas muy sobrias y resistentes tanto al frío como a la sequía.

En América del Sur los bosques mediterráneos, muy menguados también por la presión humana, presentan rasgos similares a los descritos. Están conformados por árboles esclerófilos de mediano porte pertenecientes a varias especies entre los que se encuentran el quillay (*Quillaja saponaria*), boldo (*Peumus boldus*) y litre (*Lithraea caustica*) aunque, tal como ocurre en Europa, presentan una gran diversidad de microambientes que facilita la entrada de taxones procedentes de las regiones vecinas tanto áridas como oceánicas (palmáceas, cactáceas, Nothofagus...)



En América tanto los bosques como las especies existentes en ellos están sometidos al mismo tipo de factores de factores de estrés y presentan una morfología y una ecología muy similares a los de la cuenca mediterránea.

Foto: a la izquierda, bosque mediterráneo en el valle del Mapocho (Chile). A la derecha, *Quercus agrifolia* en California (EEUU).

Por último, en determinados valles, posiciones de abrigo y altiplanos interiores aparecen formaciones esteparias. En estos lugares se suman los inconvenientes de una larga sequía estival (acentuada por los citados efectos de abrigo) y de un invierno tanto más frío cuanto mayores sean la altitud y la distancia al mar. La amplitud térmica es importante, las mínimas invernales bastante bajas y el total anual de precipitaciones suele oscilar entre los 250 y los 400 mm., lo que implica un fuerte déficit hídrico. Tanto en el centro de la Península Ibérica como en Anatolia o en el interior de California, lugares en los que el fenómeno es muy patente, estas circunstancias son responsables de la aparición de semidesiertos bastante originales.

En la región mediterránea es difícil discernir entre las formaciones esteparias naturales y las de origen antrópico y la interpretación de la vegetación de algunas zonas plantea grandes interrogantes. La mayor parte de los tomillares, espartales y estepas de gramíneas circummediterráneas han sido objeto, y en gran medida son consecuencia, de una explotación humana muy antigua y su pobreza debe atribuirse muchas veces al resultado de una prolongada erosión del suelo. Es sintomático que muchas de estas regiones coincidan con los lugares donde se desarrollaron algunas de las más antiguas culturas agrarias de la humanidad: el trigo, la cabra o la oveja se domesticaron en lugares hoy cubiertos de cárcavas.

Del mismo modo, al hacerse el clima más árido en dirección hacia los trópicos, los entornos mediterráneos van empobreciéndose de manera gradual hasta convertirse en estepas que, muy deprisa, dan paso al desierto. Tanto en el Norte de África como en California, Chile, Australia u Oriente Medio la transición es muy rápida y la frontera resultante bastante permeable lo que permite a las regiones mediterráneas y desérticas vecinas compartir un buen número de especies y rasgos paisajísticos.



En algunos valles y sobre sustratos adversos (por ejemplo, sobre yesos) aparecen en la región mediterránea formaciones esteparias o semidesérticas de gran interés.

Foto: vegetación esteparia en los Monegros (Zaragoza- España).

Como puede verse a partir de lo anterior, el mosaico de biotopos que existe en las regiones mediterráneas es muy complejo. Además, al estar la región situada en una posición de transición entre los biomas tropicales y los de latitudes altas, muchos taxones procedentes de estas áreas coinciden de una u otra forma en el mediterráneo (como ocurre, por ejemplo, con los abetos y las palmeras) convirtiéndolo en una de las áreas más importantes del mundo por su biodiversidad.

## LAS FORMACIONES SECUNDARIAS Y DE ORIGEN ARTIFICIAL

La cuenca mediterránea es una de las regiones más transformadas de la tierra y se puede considerar que en ella no existen bosques primarios. En cambio, la mayor parte del territorio está ocupada por formaciones de sustitución que, pese a su origen más o menos artificial, son las que caracterizan los paisajes mediterráneos, contienen una notable biodiversidad y revisten un gran valor para la conservación por lo que no pueden dejar de incluirse en este capítulo.

A ello hay que añadir que las masas forestales que hoy observamos y que se han descrito más arriba están relegadas a las zonas menos favorables por lo que sus caracteres podrían no ser estrictamente los mismos que los del bosque primitivo, asentado sobre mejores suelos y emplazamientos.

El caso es que fuera de algunos raros puntos, el encinar está adherido o ha dado paso a masas mixtas (con mezcla de especies) o formaciones de sustitución tales como las maquias, las garrigas o incluso, en los casos más extremos, a estepas.



Las maquias son formaciones arbustivas densas resultado de la degradación de los bosques y en la actualidad recubren mayor superficie que ellos.

Foto: maquia en la Sierra de Capoterra (Cerdeña- Italia).

La maquia es una formación de matorrales y arbustos compuesta por las mismas especies del encinar aunque con una mayor representación relativa de las especies típicas del estrato arbustivo. Carece de verdaderos árboles y es muy impenetrable pese a contener algunos claros intercalados. De forma general las maquias son consecuencia de talas e incendios repetidos y suelen considerarse normalmente como antrópicas pese a constituir las masas vegetales más extendidas.

No obstante, el concepto mismo de "naturalidad" y el papel mismo del fuego en estos medios se prestan a discusión y el tema no está totalmente resuelto. Formaciones con fisionomías y dinámicas sorprendentemente parecidas a las de las maquias de la cuenca mediterránea aparecen en las demás regiones "mediterráneas" de la tierra. Así, se estima que el chaparral californiano (ya descrito en el siglo XIX antes de que la presión humana fuera importante) es consecuencia de incendios que se repiten de forma natural, como promedio, cada 25 ó 30 años. Su conservación actual exige incluso a los gestores de los espacios naturales realizar quemadas controladas de forma periódica.

Si las talas o quemadas son muy frecuentes y las superficies son además pastoreadas, las maquias pueden dar paso a formaciones abiertas, sin árboles ni, a la larga, especies leñosas: las garrigas que, a su vez, pueden terminar convirtiéndose en tomillares y

espartales, ambientes esteparios de transición hacia los paisajes de climas áridos (aunque, en este caso, su origen no sea estrictamente climático).

Estas formaciones están dominadas por un escaso número de especies: coscoja (*Quercus coccifera*), enebros y sabinas (*Juniperus* sp.), jaras (*Cistus* sp.), romeros (*Rosmarinus officinalis*), tomillos (*Thymus* sp.), lavandas (*Lavandula* sp.), etc. presentando una cierta variedad en relación con el sustrato y con las condiciones climáticas locales.



En la garriga las especies arbóreas y los arbustos desaparecen quedando sólo una cubierta herbácea y de matorral que, sin embargo, puede albergar una notable biodiversidad vegetal..

Foto: garriga en el occidente de Creta (Grecia).

El uso de los nombres "maquia" y "garriga" es, pese a su popularidad, bastante problemático. El término "maquia", de origen italiano, hace alusión en su lugar de origen a formaciones que prosperan sobre sustrato silíceo mientras que la palabra "garriga", originaria de Provenza, sirve en aquella región para designar formaciones calcícolas. Por esa razón, hay autores que les otorgan una componente litológica y edáfica mientras que otros no tienen en cuenta este factor:

Lacoste y Salanon, por ejemplo, las consideran formaciones litológicas y edáficas (para ellos la maquia se asocia a rankers y la garriga a rendsinas). Sin embargo, Demangeot, Braun Blanquet, Walter y otros las consideran como etapas sucesivas de degradación, interpretación que se adopta en este documento.

## LA FAUNA DE LAS REGIONES MEDITERRÁNEAS

Las regiones mediterráneas proporcionan a la fauna una fitomasa moderadamente abundante de origen y características muy diversas. Dado el carácter perennifolio de gran parte de las especies, ello significa que los animales fitófagos disponen de recursos alimentarios a lo largo de todo el año a la vez que de una gran variedad de hábitats

Por otra parte, el verano resulta estresante para la fauna a causa del calor y de la sequía pero, contrariamente a las plantas, los animales pueden desplazarse en busca de agua por lo que, siempre que existan ríos, humedales u otros lugares adecuados para aprovisionarse de ella, el clima no suele ser un factor excesivamente limitante para la mayor parte de las especies.

Todo lo anterior hace que la región pueda considerarse como favorable a la fauna y permite que, del mismo modo que ocurría con las plantas, coexistan taxones tropicales y de latitudes altas permitiendo la existencia de una elevada zoodiversidad.

Además, durante los periodos fríos del Cuaternario la región mediterránea sirvió de refugio a numerosas plantas y animales de los que poblaciones más o menos importantes permanecieron en la región tras el calentamiento postglaciar en lugar de volver a sus regiones de origen como hicieron la mayor parte de sus congéneres. Aisladas, estas poblaciones evolucionaron in situ adaptándose a las condiciones mediterráneas y generando nuevas especies lo que se traduce hoy en una elevada tasa de endemividad. De este modo, cerca del 60% de los anfibios y reptiles de la cuenca mediterránea son exclusivos de ella.



Los reptiles se acomodan muy bien a las condiciones mediterráneas gracias a la suavidad de los inviernos y a su capacidad para soportar la sequía y son muy abundantes en la región.

Foto: culera de herradura (*Coluber hippocrepis*) en Extremadura (España).

En el caso de los mamíferos, más tolerantes y que en general son capaces de desplazarse a mayores distancias, son más frecuentes las especies “compartidas” con las áreas vecinas tanto de bosque caducifolio como de los ambientes tropicales. Así, junto al ciervo (*Cervus elaphus*) o el lince (*Lynx* sp), animales característicos de los bosques del Centro y Norte de Europa, aparecen macacos (*Macaca sylvanus*) o, hasta hace un siglo, leones (*Panthera leo leo*). Sin embargo, aunque las especies o géneros sean los mismos, el comportamiento o ciertos aspectos de su morfología, talla o pelaje pueden variar ligeramente. Por ejemplo, es normal que muchos animales sean más pequeños o adopten una piel moteada, mucho más mimética en el bosque

mediterráneo que las de colores lisos habituales en el Norte de Europa (gamo, lince ibérico...).

Por fin, las regiones mediterráneas son muy ricas en aves ya que a las residentes habituales se une un enorme contingente de migratorias que atraviesan la zona en sus desplazamientos estacionales o que pasan temporadas más o menos prolongadas en ella. Se ha estimado que unos 2000 millones de aves migratorias pertenecientes a 150 especies diferentes se detienen a descansar o a invernar en los humedales mediterráneos.



Los ambientes mediterráneos son muy ricos en aves abundando tanto las migratorias, que invernan o descansan en la región en muy gran número, como las residentes permanentes especializadas en los medios abiertos o forestales.

Foto: perdiz en Cabo Sounion (Grecia).

#### 4.4 LOS BOSQUES LAURIFOLIOS SUBTROPICALES

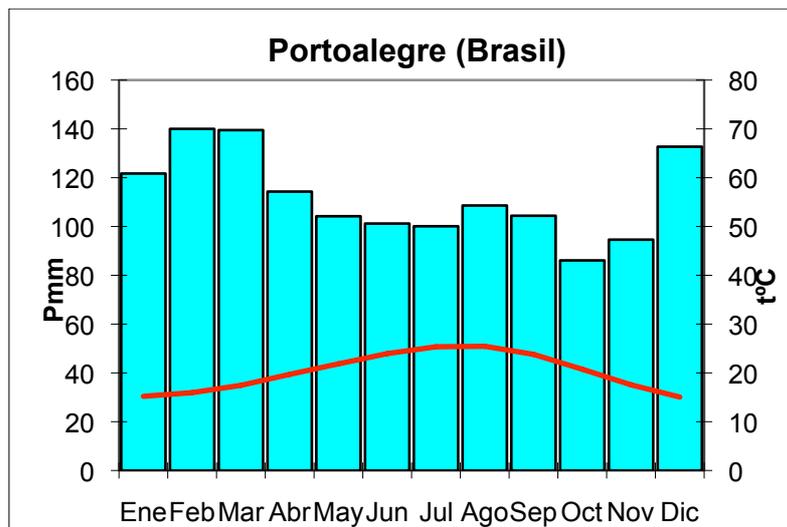
Aparecen en las fachadas orientales de los continentes entre 30°/35° y 22°/25° de latitud coincidiendo con regiones cálidas y lluviosas que guardan cierta similitud con las mediterráneas pero carentes de estación seca. Asimismo, y reforzando esa idea de proximidad, existen bosques laurifolios en las áreas más lluviosas de las regiones mediterráneas y en varios archipiélagos situados en esas franjas de latitud, como el canario.



Los bosques laurifolios son ambientes subtropicales que alcanzan su máxima extensión en las fachadas orientales de los continentes y que comparten un buen número de características tanto con las regiones mediterráneas como con los bosques tropicales con los que limitan.

Fuente: Reelaboración a partir de Porse (2008). The main biomes of the world, en <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7b/Vegetation-no-legend.PNG>.

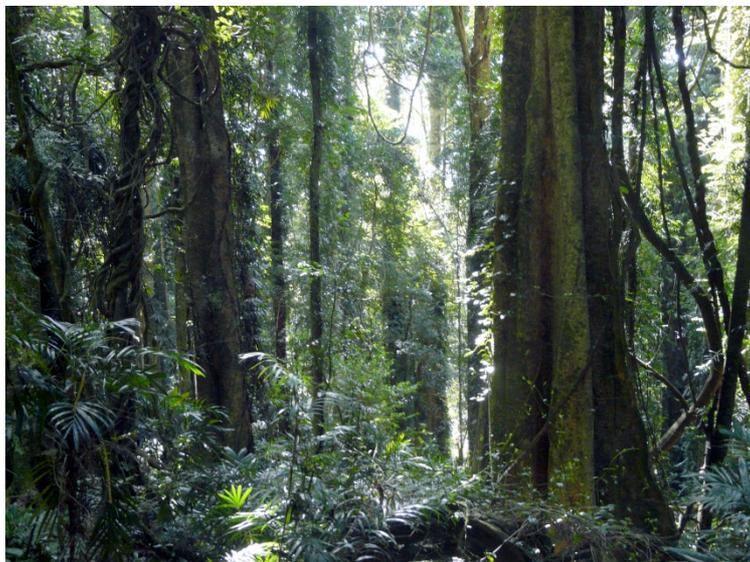
En todos los casos se trata de bosques esclerófilos dominados por árboles de hoja lauroide (“parecida a la del laurel”) aunque su composición es muy variada e incluyen también otro tipo de formas. Son muy densos y suelen presentar una buena estratificación con presencia de arbustos, hierbas y musgos además de una gran cantidad de lianas y epifitas que evocan los bosques intertropicales.



Climodiagrama de Portoalegre (Brasil). Las temperaturas son cálidas todo el año, con un invierno muy benigno, y las precipitaciones son abundantes y bien repartidas generando un ambiente muy favorable a la vegetación.

Fuente: Elaboración propia a partir de datos de dominio público.

Los bosques laurifolios subtropicales dan paso a los planocaducifolios en dirección hacia los Polos mientras que hacia latitudes más bajas conectan directamente con los bosques monzónicos o con sabanas aunque las transiciones entre unos y otros son bastante progresivas y sus límites respectivos muy difusos. En este sentido, la principal diferencia respecto a las formaciones mediterráneas es que, al no limitar con desiertos, los bosques laurifolios incorporan una gran cantidad de elementos tropicales y presentan una morfología mucho más próxima a la de las pluvisilvas de bajas latitudes que a la de los demás bosques de las regiones templadas o frías.



Algunos bosques laurifolios son extraordinariamente frondosos y contienen una importantísima biodiversidad aunque, lamentablemente, este tipo de formaciones están muy amenazadas y, en muchos casos, los bosques que nos han llegado están muy menguados o alterados.

Foto: bosque laurifolio de Dorrigo (Australia).

Los bosques presentes en el Hemisferio Norte presentan bastantes puntos en común y comparten un buen número de taxones. Ello permite pensar que en un pasado no demasiado lejano pudieron ocupar una superficie mucho más importante y ocupar, al menos, una parte de las actuales regiones mediterráneas y del Cáucaso. En América del Norte estos bosques contienen *Ilex*, *Persea*, *Myrica*, *Quercus* y otros géneros existentes en el Mediterráneo y en los archipiélagos macaronésicos pero también *Magnolia*, *Taxodium disticum*, el inconfundible ciprés de los pantanos en los lugares más húmedos, u otras numerosas especies endémicas. En Asia son aún más diversos en cuanto a composición e incluyen algunas caducifolias y coníferas. Están muy extendidos varios tipos de fagáceas caducifolias (como *Quercus acuta*, muy parecida a la encina), las magnolias (*Magnolia* spp), camelias (*Camellia* spp) o alcanforeros (*Cinnamomum camphora*) pero, junto a ellos, aunque abundan numerosas especies mucho más escasas y exclusivas de aquella región del mundo como el *Ginkgo biloba*. Los bosques laurifolios asiáticos tuvieron una gran extensión aunque las regiones que ocupan soportan una densidad de población muy elevada desde hace varios milenios, su masa se encuentra muy fragmentada y su superficie total tremendamente mermada por lo que es probable que su aspecto y composición actuales sean muy diferentes de las originales.

Los bosques laurifolios del Hemisferio Sur presentan mayores diferencias entre sí. Los más importantes se encuentran en la fachada atlántica de América del Sur y en Australia pero existen manchas de menor superficie en otros lugares que también pueden asimilarse a esta categoría. En América merece destacarse que junto a las características plantas lauroides, como la “yerba” mate (*Ilex paraguariensis*) o *Cinnamomum porosum*, adquieren gran protagonismo algunas coníferas como la

peculiar *Araucaria angustifolia* o varios *Podocarpus*. De Australia, por fin, merece destacarse la extraordinaria biodiversidad y frondosidad de estos bosques que aparecen dominados por varios tipos de eucaliptos gigantes (*Eucalyptus regnans*, *E.gigantea*...) y que contienen abundantes epifitas y lianas.



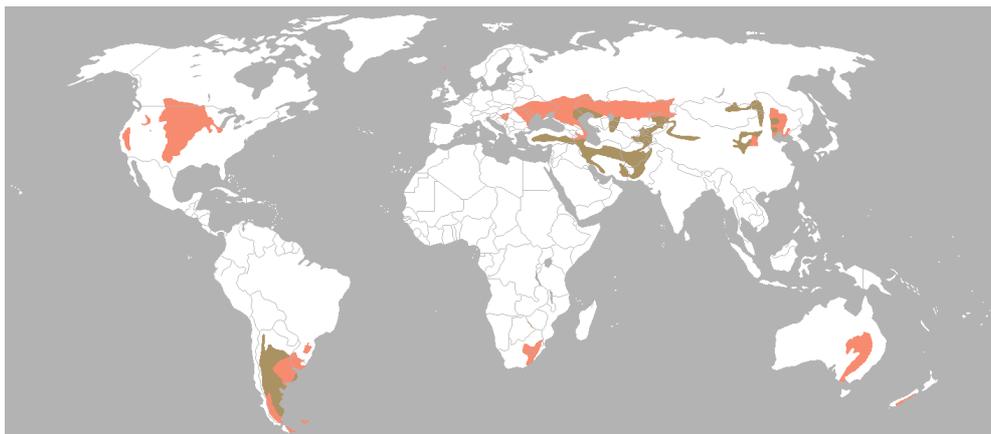
Junto a los árboles y arbustos lauroides, pertenecientes al grupo de las fanerógamas, existen en los bosques laurifolios subtropicales algunas coníferas y “rarezas” botánicas como el ginkgo, fósil viviente que se creía extinto y que, tras su redescubrimiento, ha adquirido una gran popularidad en jardinería.

Foto: a la izquierda, *Araucaria angustifolia* en Paraná (Brasil). A la derecha, *Ginkgo biloba* en Seul (Corea).

#### 4.5 LAS ESTEPAS, PRADERAS Y PAMPAS DE LAS LATITUDES MEDIAS

Las estepas son formaciones características de las áreas continentales de latitudes medias donde las precipitaciones resultan insuficientes para permitir la existencia de bosques. Las más representativas se localizan en América del Norte y Eurasia donde ocupan una posición intermedia entre los bosques boreales, situados más al Norte, y los desiertos continentales, más al Sur.

Entre uno y otro extremo, las estepas van perdiendo biomasa progresivamente de manera que mientras que en su límite con el bosque son áreas con una densa cubierta herbácea salpicadas, en los enclaves más favorables, por matorral y árboles, en el extremo opuesto son ya extensiones semidesérticas donde las plantas no llegan a recubrir totalmente el suelo.



Las estepas y praderas ocupan amplias superficies de las regiones más continentales de latitudes medias de ambos hemisferios aunque el término también designa la vegetación habitual en las márgenes de los desiertos tropicales o en los enclaves más secos de las regiones mediterráneas (no representadas en el mapa).

Fuente: Reelaboración a partir de Porse (2008). The main biomes of the world, en <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7b/Vegetation-no-legend.PNG>.

El término “estepa” es de origen ruso y, en origen, designa una extensión cubierta de hierba. Es el que se utiliza habitualmente en Eurasia –y en español- para nombrar todas estas extensiones con independencia de que presenten una cubierta vegetal más o menos rica. Sin embargo, en América del Norte –y, por extensión, entre los autores anglosajones-, es más habitual hablar de “pradera” (“prairie”) en el caso de las áreas con vegetación más densa e incluir a las más pobres dentro de los desiertos. En América del Sur, por fin, es habitual utilizar la palabra “pampa” que designa, de forma general, una gran extensión sin árboles.

Desde el punto de vista biogeográfico, las estepas, praderas y pampas de latitudes medias pueden considerarse como una misma cosa.

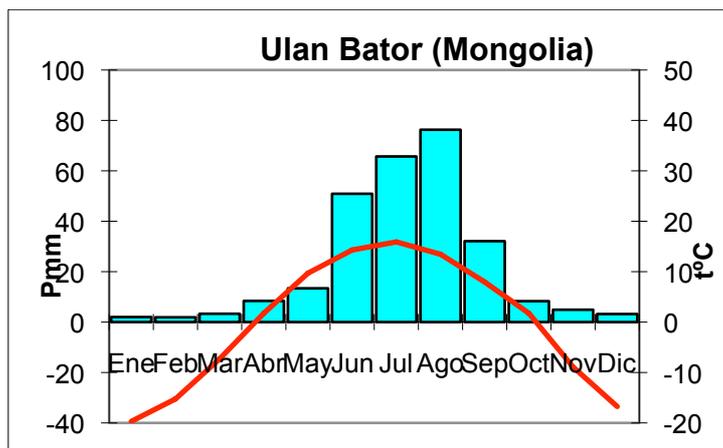
Además, entendidas éstas en un sentido amplio como formaciones herbáceas asociadas a medios semiáridos, existen estepas en otros lugares del mundo frecuentemente de transición hacia los desiertos, tanto en las regiones frías como en las cálidas.

Las estepas son propias de regiones de clima continental donde los veranos son cálidos, con temperaturas superiores a 20°C, mientras que los inviernos son fríos o muy fríos permaneciendo el termómetro por debajo de 0°C durante varios meses. Por tanto, la amplitud térmica muy grande. Por otra parte, como la distancia al mar es importante, la influencia climática de éste es prácticamente nula permitiendo que la atmósfera se mantenga seca y transparente durante la mayor parte del tiempo. Las precipitaciones son normalmente inferiores a 450 mm y se producen preferentemente

en verano. Entre el final del otoño y la primavera son en forma de nieve por lo que no suponen un verdadero aporte de agua hasta el momento del deshielo primaveral.

Este clima implica la existencia de dos estaciones muy marcadas para las plantas:

- entre la primavera y el final del verano se produce la etapa de crecimiento, reproducción y acumulación de reservas gracias a unas temperaturas favorables y a la existencia de suficiente agua para el desarrollo de los ciclos vitales
- en cambio, entre el final del verano y la primavera las plantas tienen que detener su actividad ya que las condiciones les son excesivamente desfavorables: al final del verano a causa de la falta de agua y a partir del otoño como consecuencia del frío y de la nieve.



Climodiagrama de Ulan Bator (Mongolia), representativo de las condiciones de la estepa fría. En invierno las temperaturas son extremadamente bajas y la actividad vegetal queda totalmente paralizada. Las precipitaciones anuales son demasiado bajas para permitir la existencia de bosques pero el verano es muy favorable a la vegetación y las herbáceas crecen rápidamente produciendo mucha biomasa.

Fuente: Elaboración propia a partir de datos de dominio público.

## LOS SUELOS

En las regiones de estepa la aridez tiende a agudizarse cuanto más baja sea la latitud ya que a medida que aumentan las temperaturas, mayores serán también la evaporación y las demandas de agua de los organismos. De ahí que en el Hemisferio Boreal se sucedan de Norte a Sur

- una estepa de hierba densa con algunos árboles,
- una franja de hierba rala pero continua,
- la estepa subdesértica

La producción de biomasa, el balance hídrico y las temperaturas del suelo son diferentes en cada una de estas franjas lo que da lugar a suelos con características diferenciadas.

En las áreas con más vegetación, se forman “chernozems”. La materia orgánica que se acumula cada año en forma de hierba muerta es muy abundante pero su descomposición resulta difícil ya que la falta de agua y bajas temperaturas lo impiden durante gran parte del año. Por eso, se produce una acumulación de humus que da al horizonte superior del suelo un característico color negro. Como es habitual en las regiones sometidas a una fuerte evaporación, se produce una acumulación de carbonatos en superficie que dan una reacción alcalina. Por lo demás, se trata de suelos espesos y productivos.

En las zonas con menor productividad la acumulación de humus es menor y éste se mineraliza más deprisa gracias a que las temperaturas resultan favorables durante más meses al año. Este hecho se traduce en la aparición de unos suelos de color más rojizo, los “castanozems” que denotan una menor riqueza en humus y un alto contenido en óxidos de hierro. Son alcalinos y también presentan una buena productividad (supeditada, en todo caso, a la existencia de agua).

Por fin, en las áreas de estepa subdesértica, los aportes vegetales son reducidos por lo que los suelos son ricos en minerales pero muy escasos en humus y materia orgánica. Suelen tener un color pardo a blancuzco revelando la existencia de acumulaciones de sal asociadas a un balance hídrico muy deficitario. Fuertemente alcalinos, se trata de suelos pobres y bastante frágiles.

## LA ECOLOGÍA DE LAS ESTEPAS

### La vegetación

El periodo vegetativo está limitado por los fríos invernales y por la sequía del final de verano y otoño de forma que las plantas esteparias no cuentan, en la práctica, más que con unos cuatro meses favorables. Durante ese tiempo deben desarrollar sus hojas y frutos y acumular las reservas necesarias para superar el invierno por lo que la reducción del tamaño se convierte en un mecanismo muy útil. Como la vegetación tiene que utilizar la totalidad del tiempo disponible, la producción de fitomasa fluctúa cada año dependiendo de la meteorología en una proporción que puede ser de 1 a 6 (se han medido oscilaciones de 710 a 4500 kg/ha en una estepa pobre meridional).

El paso del bosque a la pradera o a la estepa es gradual y se produce a través de una franja en la que aparece un mosaico de formaciones arbóreas y herbáceas. Al principio dominan los árboles (entre los cuales aparecen claros, cada vez más amplios, ocupados por gramíneas) mientras que, en el límite del desierto, los árboles no constituyen más que pequeñas islas rodeadas de inmensas extensiones herbáceas.



La transición del bosque a la estepa es gradual y pasa por una franja en la que ambos tipos de ambientes forman un mosaico en el que se alternan superficies forestales y herbáceas.

Foto: mosaico de bosques y áreas esteparias en el Sureste de Polonia.

Los bosques ocupan los emplazamientos más favorables, normalmente en laderas suaves con buen drenaje y suelos permeables mientras que las superficies más llanas suelen presentar suelos pesados y mal drenados y están cubiertas por hierba, principalmente gramíneas.

Las plantas más representativas de la estepa son las gramíneas. Soportan bien su clima y sus raíces forman una densa maraña muy superficial que les permite absorber eficazmente el agua disponible. Sus hojas se disponen verticalmente favoreciendo un rápido crecimiento de forma que cuando el tallo y las hojas se secan al llegar la estación seca, la planta ya ha finalizado su ciclo anual acumulando reservas en sus raíces y diseminando sus semillas.

La polinización se efectúa gracias al viento por lo que no necesitan desarrollar flores vistosas y su reproducción, además de por semillas, también es posible mediante regeneración vegetativa desde sus rizomas.



La vegetación de la estepa es casi exclusivamente herbácea aunque incluye grupos de especies con estrategias distintas (terófitos, geófitos, etc) lo que permite que la floración y fructificación se escalonen en el tiempo.

Foto: vegetación esteparia en el área de Mono Lake (California, EEUU).

Junto a las gramíneas existen otras herbáceas bien adaptadas a las condiciones de la estepa. Además de las terófitas, que cubren muy deprisa sus ciclos vitales y liberan sus semillas al comienzo de la estación seca, destacan las geófitas que superan el periodo desfavorable gracias a las reservas acumuladas en sus bulbos.

Las relaciones que se establecen entre los árboles y las hierbas son de competencia y el equilibrio que existe entre ellos, muy precario, se altera fácilmente como respuesta a cualquier cambio ambiental o nuevo factor de presión. De este modo, la estepa, tal y como ha llegado hasta época reciente, no se entiende sin tener en cuenta los incendios y el pastoreo.

En aquellos lugares en los que el ser humano lo permite, los árboles tienden en ocasiones a invadir el espacio ocupado por las hierbas (aunque sin llegar nunca a sustituirlas).

El total de precipitaciones es similar en toda la región pero como el consumo de árboles y hierbas es distinto, los suelos forestales presentan una fuerte sequía al final del verano mientras que los de estepa o pradera aún conservan algo de su humedad. Ello tiene importantes consecuencias tanto para la edafogénesis como para la distribución de las especies más exigentes por lo que, en la práctica, a cada tipo de suelo corresponde una comunidad vegetal determinada (y viceversa).

Por otra parte, el consumo de agua por el bosque aumenta con su edad: los árboles jóvenes se desarrollan muy bien pero al crecer, empiezan a tener problemas y parte de las copas pueden llegar a secarse. Los árboles se encuentran en el límite de sus posibilidades biológicas.

Por lo que respecta a la estructura, la estepa es una formación predominantemente herbácea, con una biodiversidad escasa y una cobertura y biomasa muy variables en función del suelo y de la disponibilidad de agua. La productividad anual se sitúa en valores próximos a 1 kg de materia vegetal seca/m<sup>2</sup>.

Pese a sus evidentes rasgos comunes, las estepas y praderas de cada continente presentan sus propias peculiaridades.

En **Europa Oriental** y **Rusia** las estepas inician su ciclo anual con la fusión de la nieve y el descongelamiento del suelo. Estos hechos permiten el rápido desarrollo de una rica flora que florece muy tempranamente en primavera. Destacan plantas de los géneros *Carex*, *Pulsatilla*, *Adonis*, *Hyacinthus*, *Iris*, *Tulipa*, generalmente geófitas que disponen de buenas reservas en sus raíces y pueden desarrollarse muy deprisa llegado el momento favorable.



Aspecto característico de la estepa eurasiática en Pasargard (Irán).

Hacia mediados de mayo la estepa adquiere su característico color verde gracias al crecimiento de las gramíneas, uniformidad que en junio vuelve a desaparecer al producirse una nueva y explosiva floración de plantas como *Senecio*, *Myosotis*, *Campanula*, *Echium* o *Ranunculus* que necesitan más tiempo para desarrollarse que las anteriores y dando lugar a un segundo periodo de floración.

Sin embargo, a partir de junio, las flores desaparecen definitivamente y la estepa, totalmente recubierta de altas hierbas, vuelve a adquirir un tono uniforme que va cambiando a medida que transcurre la temporada: la hierba, al principio verde, va agostándose para quedar totalmente seca hasta la caída de las primeras nieves.

La masa de las hierbas que mueren cada año se acumula y descompone rápidamente sobre el suelo hasta el punto de constituir un inconveniente ya que el exceso de mantillo hace perder competitividad a las gramíneas y permite la existencia de otras familias vegetales o, incluso, la aparición de calveros. Sólo un extenso ramoneo por parte de las gacelas, équidos salvajes y roedores que poblaban las antiguas estepas (o por parte de los rebaños de los antiguos pobladores) reduce el aporte de materia seca cada año hasta niveles de equilibrio para su propio mantenimiento y hace posible la pervivencia del propio paisaje estepario.

De hecho, dada la práctica desaparición de gran parte de la fauna fitófaga, en muchos de los espacios protegidos actuales es necesario segar periódicamente la hierba para evitar la desaparición (o desfiguración) de la pradera.

A medida que se avanza hacia el sur, la estepa es más seca y la vegetación va empobreciéndose. Sólo algunas gramíneas, como *Stipa* o *Festuca* siguen resultando competitivas junto a algunas otras plantas de raíces profundas. La aparición, por fin, de la artemisia o de diversas plantas halófilas marca la transición hacia los desiertos continentales.

En **América del Norte** las formaciones abiertas, las "praderas", ocupaban una gran superficie entre los paralelos 55 y 30 enlazando al sur con formaciones tropicales de sabana. El gradiente climático es aquí doble: térmico en sentido N-S y pluviométrico

en el E-W aunque las condiciones, en general, son menos severas que en Eurasia y la productividad y diversidad son mayores aunque ambas comparten sus rasgos más esenciales.



La Pampa argentina es una amplia extensión ocupada por diversos tipos de estepa que se van sucediendo desde las regiones tropicales situadas al Norte hasta las subantárticas en el Sur. Gran parte de su superficie es objeto de una explotación ganadera extensiva que permite una buena conservación de estos ambientes.

Foto: estepa en el área de Santiago del Estero (Argentina).

En las regiones más favorables aparece una pradera de hierbas altas con islas de árboles que, cuando las condiciones lo permiten, tienden a ganar terreno sobre las gramíneas (lo que, de nuevo, justifica las dudas existentes sobre su origen y sobre el carácter maduro o no de esta formación).

Sin embargo, otros hechos parecen abogar por el origen natural de las praderas. Por ejemplo, cada año se incendian a causa de tormentas grandes extensiones de pradera beneficiando a las hierbas en su competencia con los árboles y demostrando que los incendios desempeñan un papel importante en su existencia.

Por otra parte, las sequías extremas que sufre la región con un periodo de recurrencia secular y la propia fauna herbívora que habita en ella parecen jugar en la misma dirección favoreciendo a las gramíneas. Éstas resisten tanto al fuego como al pastoreo ya que sus hojas crecen desde la base (a diferencia de la mayoría del resto de las plantas, cuyas hojas se renuevan en las puntas de las ramas). Por eso, mientras la base de las hojas permanezca intacta, el crecimiento no se interrumpe aunque la planta haya sufrido los efectos del fuego o las puntas de sus hojas hayan servido de alimento a los animales.

Las praderas americanas muestran una estacionalidad similar a la de las estepas eurasiáticas y, si cabe, una riqueza aún mayor: en junio florecen simultáneamente unas 70 especies y las hierbas, que miden fácilmente hasta un metro, llevan sus flores hasta 2 metros de altura.

A medida que la aridez es mayor (o que la sobreexplotación se hace sentir más) las hierbas van siendo de menor porte y los suelos se van empobreciendo con aparición de acumulaciones de cal y pérdida de potencia del horizonte húmico.

En el **Hemisferio Sur** las estepas ocupan extensiones mucho más reducidas que en el Norte. La superficie más importante es la de la Pampa argentina situada entre los semidesiertos andinos y de Patagonia y las formaciones tropicales sabanoides o de bosque al norte.



En las regiones situadas en latitudes más altas la estepa puede ser una prolongación de la tundra y presentar rasgos en común con los biomas de las regiones frías.

Foto: estepa patagónica en el Seno Otway (Chile).

### **Los animales de la estepa**

La diversidad animal, del mismo modo que ocurre con la vegetal, es reducida no aumentando significativamente más que en el entorno de los ríos o humedales. Sólo en el Hemisferio Sur, donde las praderas limitan con ambientes tropicales, existe una riqueza algo más importante.

Entre la fauna más abundante destacan los grandes herbívoros (bisontes, caballos, antílopes saigas...), roedores (marmotas, perritos de las praderas, hámsteres, vizcachas...) y, sobre todo, muchas aves (avutardas, perdices, calandrias, alondras, estorninos o, incluso, grandes corredoras como el ñandú sudamericano).

Numerosos animales se adaptan a este medio a través de pautas peculiares de comportamiento. Así, muchas especies migran estacionalmente para huir del frío o de la falta de agua siendo capaces de recorrer grandes distancias. Para ello, suelen formar grandes manadas que les permiten realizar sus desplazamientos con más seguridad a la vez que defenderse mejor de sus depredadores. Frente a éstos, algunos son capaces de huir gracias a su gran fortaleza y velocidad (como el berrendo norteamericano que alcanza 80 kmh) aunque son más frecuentes los animales que optan por ocultarse o pasar desapercibidos gracias a una buena mimetización con el entorno. De ahí la frecuencia de las pieles y plumajes ocres, grisáceos o moteados.

Sin embargo, los roedores no son capaces de desplazarse a grandes distancias por lo que suelen hibernar y pasar la estación fría protegidos en madrigueras subterráneas

Como ya se ha dicho, la fauna de las estepas y praderas desempeña un papel muy importante en el equilibrio de estos ambientes removiendo el suelo al excavar sus madrigueras, fertilizándolo con sus deyecciones o favoreciendo a unos grupos vegetales frente a otros (como es el caso de las gramíneas). Sin embargo, al tratarse de animales que necesitan desplazarse en manada a través de amplios espacios, su presencia es difícilmente compatible con la agricultura y la mayoría de las grandes especies ha desaparecido o mantiene una población residual poniendo en peligro la conservación de este tipo de paisaje. Sin los grandes herbívoros, la estepa cambia rápidamente de composición y su conservación requiere la adopción de diversas medidas artificiales más o menos “duras”.

#### 4.6. UNOS ENTORNOS MUY TRANSFORMADOS: LOS RASGOS NATURALES DE UN PAISAJE CULTURAL

Aunque abarquen extensiones muy amplias y todo lo que se diga a esta escala no son más que generalizaciones, las regiones de latitudes medias son, en general, las más favorables a la presencia y a las actividades humanas gracias a su clima moderado y a la fertilidad de sus suelos. En ellas aparecieron y se desarrollaron algunas de las más importantes culturas de la historia y en ellas se encuentran la mayoría de los países más ricos y avanzados tecnológicamente. No es extraño por eso que se trate de áreas con densidades de población elevadas y con un medio natural muy transformado desde antiguo.

Tanto es así que en Europa, Oriente Medio, regiones orientales de China o gran parte de los Estados Unidos no existen en la actualidad formaciones vegetales primarias o que puedan considerarse verdaderamente “intactas”: la vegetación de todas estas regiones ha sufrido los efectos de una prolongada presión humana y sólo las especies capaces de soportar dicha presión (o que, incluso, se han beneficiado de ella), han logrado pervivir ocupando el nicho de las que se iban extinguiendo y dando lugar a nuevos ambientes.



En las regiones oceánicas la mayor parte de la superficie forestal ha desaparecido y ha sido sustituida por parcelas cultivadas o de pasto. En las áreas montañosas o de colonización más antigua, la propiedad está muy fragmentada y suelen quedar pequeñas parcelas forestales intercaladas entre los campos lo que diversifica los hábitats y favorece el mantenimiento de bastantes especies.

Foto: Hunsrück (Renania-Palatinado, Alemania).

La transformación ha sido tan importante y tan generalizada que en algunas regiones ni siquiera se tiene la seguridad de cómo pudo ser la cubierta vegetal “originaria” y la totalidad del territorio presenta paisajes con una fuerte componente cultural (generalmente agraria).

En las regiones oceánicas la presión agraria ha supuesto la sustitución del bosque por cultivos y prados, en ocasiones rodeados con setos vivos compuestos por especies autóctonas, formaciones de sustitución como las landas o, más recientemente, plantaciones forestales con árboles de crecimiento rápido (eucaliptos, pinos u otros). Generalmente la propiedad está muy fragmentada, las parcelas son pequeñas y se conservan retazos de arbolado autóctono lo que da lugar a una cierta diversidad de

ambientes. Este hecho, unido a la elevada productividad y gran capacidad de recuperación de estos medios (que aparecen “siempre verdes”), ha facilitado la supervivencia de muchas especies que se han adaptado a la transformación del paisaje y a la presencia humana. Por eso, y aun siendo una creación humana, los prados y pastizales de muchas regiones oceánicas constituyen hoy auténticos ecosistemas de gran valor para la conservación.



Los paisajes actuales de las áreas mediterráneas son el resultado de una prolongada presencia humana sobre el territorio y no existen bosques primarios. Sin embargo, existe una gran diversidad de ambientes y la región, pese a su intensa transformación, aún alberga una notable biodiversidad.

Foto: Psiloritis y Monte Ida (Creta, Grecia).

En condiciones naturales el aprovechamiento agrario de las regiones mediterráneas es más difícil y los rendimientos resultan siempre inciertos a causa de la irregularidad de la lluvia y de la limitada productividad de estos ambientes. Sin embargo, la producción se vuelve muy importante cuando la agricultura se practica intensivamente sobre buenos suelos y mediante regadío lo que requiere no solo un gran esfuerzo humano sino también, inevitablemente, una total artificialización del medio. Ello explica que los valles, las llanuras y las comarcas litorales hayan sido totalmente transformados desde la antigüedad y que los paisajes de todos estos lugares, dominados por elementos culturales, dejen muy poco sitio a la naturaleza.

Las zonas de monte son más valiosas ambientalmente aunque tampoco conservan bosques primarios. Éstos han sido objeto de una intensa explotación a lo largo de la historia y han dado paso a formaciones de sustitución (maquias, garrigas...) o a masas arboladas más o menos densas en las que los caracteres naturales y los resultantes de la acción humana aparecen muy imbricados. El caso más interesante es el de las dehesas, creadas mediante el aclareo de encinares, alcornocales u otros bosques con objeto de hacer posible un aprovechamiento ganadero, forestal y cinegético, y que ofrecen un refugio adecuado a un gran número de especies de fauna.

Los incendios son muy frecuentes en las regiones mediterráneas debido a la conjunción de sequedad y altas temperaturas. Su repetición a lo largo del tiempo (y su cada vez mayor frecuencia a medida que aumentaba la presencia humana) explica algunas de las características de la vegetación, que aparece dominada por especies pirófitas (tolerantes al fuego). Así, el alcornoque está protegido por su gruesa corteza de corcho mientras que la encina y la coscoja rebrotan bien de raíz y la semilla de las jaras se dispersa gracias al fuego. De hecho, el protagonismo de algunos tipos de

plantas sólo puede explicarse en relación con los incendios: algunos pinares, por ejemplo, no se regeneran si las semillas de sus árboles caen a la sombra de un estrato arbustivo denso y, por esta razón, los pinos suelen verse favorecidos por los incendios que, destruyendo el matorral, eliminan competidores y favorecen comparativamente la propagación de sus semillas, muy resistentes al fuego.



Los incendios han tenido un gran protagonismo en la construcción de los actuales paisajes de latitudes medias (en particular de los mediterráneos) y han sido un importantísimo factor de selección natural. Con el tiempo, las especies intolerantes al fuego han acabado desapareciendo al ser incapaces de competir con las que sí lo soportan (plantas “pirófitas”).

Foto: rebrotes de pino canario (*Pinus canariensis*) tras un incendio (La Palma- España).

No obstante, es importante distinguir entre los incendios naturales, que siempre han existido, y los provocados, mucho más frecuentes hoy que los primeros, cuya consecuencia es un rápido empobrecimiento de la vegetación y la erosión irreversible del suelo. Si el ritmo con el que se repiten los fuegos da tiempo a la regeneración del bosque, los incendios contribuyen a la diversidad de estadios sucesionales de las masas vegetales sin poner en peligro la conservación de las especies y, por lo tanto, son un factor de biodiversidad. Sin embargo, si los incendios se repiten con excesiva frecuencia, no hay tiempo suficiente para que las masas vegetales alcancen las etapas de madurez y el conjunto, poco a poco, se irá empobreciendo.

Las estepas y praderas han mantenido a lo largo del tiempo densidades de población muy bajas y eso ha permitido que amplias extensiones de las mismas hayan llegado en un estado próximo al natural hasta una época muy reciente. Sin embargo, se trata de espacios abiertos en los que numerosas hierbas encuentran condiciones ideales y que, por esa misma razón, resultan muy apropiados para el cultivo de cereales (maíz, trigo, cebada...) y oleaginosas (girasol, soja). Por eso, a lo largo del último siglo grandes extensiones de las praderas templadas han sido modificadas para la siembra de granos.

Por otra parte, las estepas son muy aptas para el pastoreo actividad que, si bien se viene practicando desde hace milenios, se ha intensificado mucho y que hoy ejerce una presión mucho más intensa que la que producían los ungulados nativos. Además, se ha comprobado que la ganadería de estas regiones contribuye a modificar la composición de la cubierta vegetal ya los animales son selectivos y la presión que ejercen sobre las diferentes especies es desigual.

Las especies de estas formaciones herbáceas son heliófilas, se desarrollan muy deprisa en cada primavera (o tras cada incendio) y tienen una gran capacidad de

dispersión y colonización por lo que cuando son introducidas en otros continentes, se convierten fácilmente en invasoras, ocupando rápidamente los lugares alterados y compitiendo con las especies nativas. Esto, junto al pastoreo, ha sido la causa de importantes cambios en la composición de las praderas de numerosas regiones, especialmente en América del Norte y Europa, por lo que, en la práctica, las verdaderamente “naturales” son hoy muy escasas.



Las estepas son muy favorables para los cultivos herbáceos (cereales, girasol...) lo que ha supuesto la casi total transformación de amplísimas extensiones de América del Norte y de Eurasia Occidental donde la práctica totalidad del territorio está hoy parcelado y ocupado por una agricultura intensiva que deja muy pocas posibilidades a las especies autóctonas.

Foto: cultivos ocupando la antigua estepa en Ucrania.

La transformación de las regiones de latitudes medias ha supuesto la desaparición de algunas formaciones, una alteración más o menos grave de las restantes así como la extinción de buen número de especies (al menos en su estado natural). Ello afecta a todos los grupos biológicos pero resulta especialmente patente en el caso de los animales ya que los cambios han alterado el conjunto de las redes tróficas rompiendo el equilibrio preexistente entre las especies.

El lince ibérico (*Lynx pardinus*), por ejemplo, se alimenta casi exclusivamente de conejos, que también sirven de alimento al zorro, gato montés, meloncillo u otros predadores. La presencia del lince limita el número de conejos y, de este modo, impide la proliferación de sus competidores en las áreas donde vive. Por eso, la desaparición del lince permite un rápido aumento del número de los demás carnívoros (lo que, a su vez, incrementará la presión sobre otros animales...).

Del mismo modo, la desaparición o enrarecimiento de grandes rapaces como las águilas imperial, real o perdicera favorece la multiplicación de los córvidos...

Pero en las latitudes medias también se encuentran los países en los que la ciudadanía tiene una mayor conciencia ambiental y donde la conservación de los espacios naturales, de las especies y, más recientemente, de los paisajes propios de cada región se ha convertido en una verdadera exigencia social.

Las actuaciones para la conservación, muy complicada siempre dado el elevado grado de alteración del entorno, se iniciaron con la creación de parques nacionales u otros espacios protegidos (el primero de los cuales, el de Yellowstone, data de 1872). Estos han permitido salvar en un estado más o menos primigenio algunas áreas de gran

interés y gracias a ellos se han obtenido algunos éxitos notables. Sin embargo, en el último tercio del siglo XX se fue comprobando que, demasiadas veces, los parques nacionales se habían convertido en islas de naturaleza mantenidas artificialmente en medio de territorios en los que se podía hacer cualquier cosa lo que comprometía la viabilidad a medio plazo no sólo de los propios espacios sino también de numerosas especies que dependen de ellos. Esta situación impulsó la creación de redes transnacionales y de corredores destinados a coordinar criterios de actuación y conectar los diferentes espacios protegidos (Red Natura 2000, Corredor Biológico Mesoamericano...). Además, empezaron a multiplicarse los acuerdos internacionales (Directiva de Aves, acuerdos Ramsar...) y las normas destinadas a proteger especies concretas con independencia de que éstas se encuentren dentro o fuera de los espacios protegidos.

Por fin, durante las dos últimas décadas, se ha ido asumiendo la idea de que en muchas regiones no existen espacios estrictamente naturales y de que las actuaciones y normas de conservación deben extenderse a la totalidad del territorio. Lo que hoy consideramos “natural” o “bien conservado” es siempre el resultado de un equilibrio entre las componentes natural y social del territorio. Los animales y plantas se han adaptado a la presencia humana y a la artificialización del territorio y cualquier cambio brusco, por desaparición de cultivos o abandono de pastos, por ejemplo, no implica necesariamente una “vuelta a la naturalidad” sino que, paradójicamente, puede suponer a veces una pérdida de diversidad.