

## ESTRATEGIAS DE VIDA EN PLANTAS VASCULARES.

Durante el desarrollo de este tema se reconocerán las principales estrategias adaptativas que se encuentran en las plantas vasculares, tanto terrestres como acuáticas, y la relación de estas estrategias con los procesos que determinan la estructura y la composición específica de la vegetación. Para definir las estrategias es necesario considerar las diferentes fases del ciclo de vida en un organismo. **En el caso de las plantas es imprescindible analizar las estrategias en dos fases diferentes de su ciclo de vida, la fase de establecimiento (madura) y la fase regenerativa (inmadura).** La fase regenerativa consiste en una serie de etapas (liberación de semillas, dispersión, dormancia, germinación y establecimiento de la plántula). La fase de establecimiento incluye la captura de recursos, mantenimiento, reemplazo, crecimiento de raíces y tallos, sobrevivencia al estrés y el daño, y producción de semillas.

### ESTRATEGIAS PRIMARIAS EN LA FASE DE ESTABLECIMIENTO

Los factores externos que limitan la cantidad de material vivo y muerto presente en un ambiente determinado puede ser clasificado en dos categorías. La primera, puede ser definida como estrés el cual consiste en cualquier fenómeno que disminuya la producción fotosintética debido a alteraciones en el suministro de materia y energía. La segunda, incluye los disturbios, los cuales están asociados a la destrucción parcial o total de la biomasa vegetal por la acción de herbívoros, agentes patógenos, erosión del suelo, fuego, entre otros.

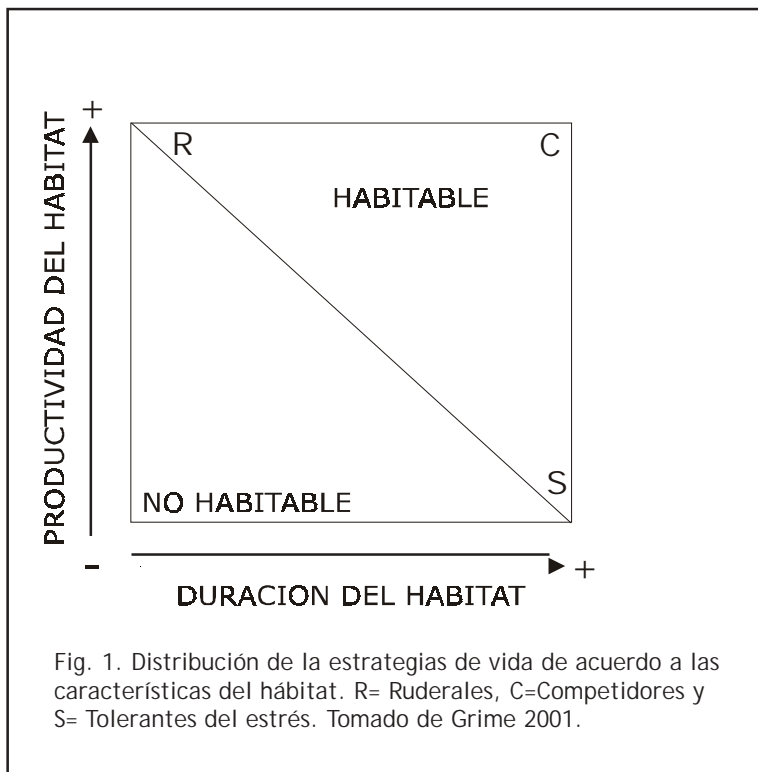
**Los efectos al estrés pueden ser elásticos o plásticos**, en el primer caso la función del organismo retorna al nivel óptimo cuando las condiciones retornan a la normalidad o a la condición previa a la aparición del estrés. En el segundo caso no hay un retorno a la condición previa. Dentro de las respuestas plásticas se encuentran las adaptaciones a temperaturas elevadas, limitación del agua o alta concentración de sales. Dentro de las respuestas elásticas se encuentran los cambios en la fotosíntesis debido a la reducción del nivel de luz.

**El organismo puede evitar o tolerar el estrés.** En la primera estrategia el organismo responde reduciendo el impacto del factor, como aumentar la eficiencia de la asimilación de agua en el desierto. En la tolerancia se adapta a sobrevivir en las condiciones dadas.

En el espectro de los hábitat vegetales, la superficie de la tierra varía en relación a la intensidad del estrés y de los disturbios. Sin embargo, cuando analizamos las cuatro permutaciones entre alto y bajo estrés, alto y bajo disturbio, aparentemente en tres de estas posibilidades pueden existir ambientes con vegetación. En ambientes con grandes disturbios, el efecto de estrés continuos y severos impiden la rápida recuperación y el re-establecimiento de la vegetación. **En la evolución de las estrategias de establecimiento se han identificados tres tipos, competidores** que se encuentran en ambientes con bajo estrés y bajo disturbio, **tolerantes al estrés** que habitan en condiciones de elevado estrés y bajo disturbio, y las **ruderales** adaptas a condiciones de bajo estrés y alto disturbio (Tabla 1, Fig. 1).

Tabla 1. Factores condicionantes de las estrategias de vida en plantas. Tomado de Grime 2001.

Intensidad del disturbio	Productividad	
	Alta	Baja
Bajo	Competidores	Tolerantes al estrés
Alto	Ruderales	Estrategia no viable



## COMPETIDORES

La competencia se define como la tendencia de plantas vecinas a utilizar la misma cantidad de energía, nutrientes, moléculas de agua y espacio. La competición se refiere exclusivamente a la captura de recursos, y los mecanismos que disminuyen la adecuación de las plantas vecinas mediante la modificación del ambiente es sólo una parte de este fenómeno. Es evidente que la competencia por la luz es el factor más importante y que determina la composición de la comunidad, cuando la abundancia y la cobertura vegetal es importante. En sitios donde la vegetación está más esparcida las principales interacciones competitivas están relacionadas con el

ambiente de la raíz. La habilidad competitiva es función del área, actividad, distribución en el tiempo y el espacio de las superficies vegetales a través de los cuales los recursos son absorbidos, lo cual depende de una combinación de características vegetales, como órganos de almacenamiento, altura, expansiones laterales, tasa de crecimiento, entre otras. Varias de estas estrategias dependen de una gran producción anual de fotosintatos. Una elevada tasa máxima relativa de producción de materia seca ( $R_{max}$ ) es una ventaja en la competencia. La cuantificación de este parámetro agrupa un conjunto de atributos fisiológicos que facilitan la captura de recursos.

Hay que considerar que la habilidad competitiva de las especies varía de acuerdo a las condiciones en la cual esta crece. Al mismo tiempo, es evidente que las características que condicionan la habilidad competitiva de las especies está sujeta a variación genética. Esta variación fenotípica y genotípica en la habilidad competitiva crea problemas en el análisis de este proceso en la vegetación natural.

Los competidores poseen un conjunto de características genéticas que permiten una alta adquisición de recursos en asociaciones vegetales productivas y con una gran densidad. En estas condiciones, la selección natural favoreció aquellas especies que están mejor equipadas para maximizar la incorporación de recursos por debajo y por encima del sustrato para maximizar la producción de materia seca (ver Tabla 2). En este sentido, dos características competitivas tienen una gran importancia, aumentar el dosel y el área de las raíces superficiales en la época más favorable para el crecimiento. La segunda estrategia involucra ajustes morfogénicos que permitan la ubicación de los fotosintatos en las raíces y órganos aéreos. No existe una relación entre la habilidad competitiva y las formas de vida, existen ejemplos de especies herbáceas como leñosas.

Tabla 2. Principales características de las plantas competitivas, tolerantes al estrés y ruderales. Tomado de Grime (2001).

	Competitive	Stress-tolerant	Ruderal
<b>(i) Morphology</b>			
1. Life-forms	Herbs, shrubs, and trees	Lichens, herbs, shrubs, and trees	Herbs
2. Morphology of shoot	High dense canopy of leaves. Extensive lateral spread above and below ground	Extremely wide range of growth forms	Small stature, limited lateral spread
3. Leaf form	Robust, often mesomorphic	Often small or leathery, or needle-like	Various, often mesomorphic
<b>(ii) Life-history</b>			
4. Longevity of established phase	Long or relatively short	Long—very long	Very short
5. Longevity of leaves and roots	Relatively short	Long	Short
6. Leaf phenology	Well-defined peaks of leaf production coinciding with period(s) of maximum potential productivity	Evergreens, with various patterns of leaf production	Short phase of leaf production in period of high potential productivity
7. Phenology of flowering	Flowers produced after (or, more rarely, before) periods of maximum potential productivity	No general relationship between time of flowering and season	Flowers produced early in the life-history
8. Frequency of flowering	Established plants usually flower each year	Intermittent flowering over a long life-history	High frequency of flowering
9. Proportion of annual production devoted to seeds	Small	Small	Large
10. Perennation	Dormant buds and seeds	Stress-tolerant leaves and roots	Dormant seeds
11. Regenerative* strategies	V, S, W, B <sub>s</sub>	V, B <sub>sd</sub> , W	S, W, B <sub>s</sub>
<b>(iii) Physiology</b>			
12. Maximum potential relative growth-rate	Rapid	Slow	Rapid
13. Response to stress	Rapid morphogenetic responses (root-shoot ratio, leaf area, root surface area) maximising vegetative growth	Morphogenetic responses slow and small in magnitude	Rapid curtailment of vegetative growth, diversion of resources into flowering
14. Photosynthesis and uptake of mineral nutrients	Strongly seasonal, coinciding with long continuous period of vegetative growth	Opportunistic, often uncoupled from vegetative growth	Opportunistic, coinciding with vegetative growth

(continued over)

Tabla 2. Continuación

	Competitive	Stress-tolerant	Ruderal
15. Acclimation of photosynthesis, mineral nutrition and tissue hardiness to seasonal change in temperature, light and moisture supply	Weakly developed	Strongly developed	Weakly developed
16. Storage of photosynthate and mineral nutrients	Most photosynthate and mineral nutrients are rapidly incorporated into vegetative structure but a proportion is stored and forms the capital for expansion of growth in the following growing season	Storage systems in leaves, stems and/or roots	Confined to seeds
(iv) <b>Miscellaneous</b>			
17. Litter	Copious, not usually persistent	Sparse, often persistent	Sparse, not usually persistent
18. Palatability to unspecialised herbivores	Often high	Low	Usually high

\*Key to regenerative strategies (considered in full detail in Chapter 3): V—vegetative expansion, S—seasonal regeneration in vegetation gaps, W—numerous small wind-dispersed seeds or spores, B<sub>s</sub>—persistent seed bank, B<sub>sd</sub>—persistent seedling bank.

## TOLERANTES AL ESTRES

La producción de materia seca se encuentra sometida a una gran variedad de condiciones ambientales, las más frecuente está relacionado con la escasez o el exceso del suministro de energía solar, agua y nutrientes minerales. En el curso de un año, varios tipos de estrés pueden operar intermitentemente en un mismo hábitat, por ello el análisis de estos factores puede ser muy complejo. Además, cierto tipos de estrés pueden ser originados e intensificados por la propia vegetación, como el efecto de sombra o la disminución de la concentración de nutrientes en el suelo. Las especies que se encuentran en estas condiciones presentan una longevidad mayor y un conjunto de características que incluye bajas tasas de crecimiento, el hábito perenne, órganos de larga vida, secuestro y bajas tasas de renovación de carbono, nutrientes minerales, agua, floración infrecuente y la presencia de mecanismos que permitan la entrada de recursos durante las escasas condiciones favorables (ver Tabla 2). Esto implica la presencia de hojas funcionales y raíces durante la mayor parte del año.

Otra característica consistentemente asociado con los tolerantes al estrés es la baja plasticidad morfogenética. En términos de la fisiología del crecimiento de estas plantas, dichas

características son fáciles de comprender. El crecimiento en estas especies es intermitente y tiene lugar la mayor parte del año. En estas especies, las respuestas más importantes al estrés son fisiológicas en lugar de morfogenéticas. Existen algunos casos de simbiosis que permiten sobrellevar estas condiciones, como en el caso de los líquenes, *Azolla filiculoides*, o la presencia de micorrizas (inclusive en las plantas acuáticas).

Las características de crecimiento de estas especies condiciona una alta vulnerabilidad frente a daños físicos. En este sentido, presentan bajas tasas de recuperación a la defoliación, por ello estas especies presentan una serie de mecanismos que hacen menos vulnerable la presión de herbivoría como espinas o una reducción de la palatabilidad.

## RUDERALES

El disturbio puede definirse como aquellos mecanismos que limitan la biomasa por destrucción parcial o total de la misma. Dentro de todas las formas de disturbio que afectan los diferentes componentes vivos, se deben distinguir entre aquellos mecanismos que provocan una remoción inmediata de la estructuras vegetales y aquellas que el material muerto permanece *in situ* (como la aplicación de herbicidas), entre otros. Los disturbios más importante que dan lugar al establecimiento de ruderales están relacionados con el clima. Desde que los factores climáticos como el descenso de la temperatura o una disminución de la precipitación está asociado con diferentes fenómenos de estrés, es necesario hacer una distinción entre aquellas circunstancias que sólo se reduce la productividad de aquellas que tiene una acción disruptiva.

La característica más relevante de esta estrategia es la tendencia hacia un ciclo de vida anual o de corta duración, lo cual es interpretado como una clara adaptación a colonizar ambientes intermitentemente favorable para un rápido crecimiento vegetal. Otra característica de las ruderales es la capacidad de altas tasas de producción de materia seca, una característica asociado con su ciclo de vida y que maximiza la producción de semillas. En muchas especies de ruderales la floración comienza muy temprano en el desarrollo y los procesos de maduración de las semillas puede ser extremadamente rápido (ver Tabla 2).

Las diferencias en las tasas de crecimiento y la magnitud de las respuestas morfogenéticas al estrés es de vital importancia para distinguir la fisiología de los competidores y los tolerantes al estrés. Los datos experimentales disponibles sugieren que las respuestas al estrés de las plantas ruderales en ciertos aspectos básicos son muy diferentes de aquellas que se describieron en las otras dos estrategias primarias. Un método muy informativo para estudiar las respuestas de las especies ruderales al estrés es comparar la performance, en particular la producción de semillas (Tabla 3). La diferencia crucial entre las estrategias competitivas, tolerantes al estrés y ruderales tiene relación con la forma y la magnitud de la respuesta fenotípica al estrés. **La respuesta al estrés de las ruderales es maximizar la producción de semillas, mientras que la de los competidores es maximizar la captura de recursos, y la de los tolerantes al estrés es la conservación de los recursos incorporados.**

Se ha sugerido que los ruderales y los tolerantes al estrés corresponden, respectivamente, con los extremos  $r$  y  $K$ , y los competidores ocupan una posición intermedia. La diferencia más sustancial entre estas dos alternativas radica en el reconocimiento de los tolerantes al estrés como una estrategia particular ligado a ambientes no productivos o bajo condiciones de reducción de recursos provocado por la propia vegetación. Se ha sugerido la existencia de dos puntos críticos en el continuo  $r$ - $K$ . A) La intensidad del disturbio es insuficiente para prevenir la exclusión de los ruderales por los competidores. B) El nivel de suministro de recursos disminuye por debajo del nivel requerido para sostener las reubicación de los recursos incorporados, característicos de los competidores.

Tabla 3. Respuestas a la desecación, sombra, estrés por nutrientes en las plantas competitivas, tolerantes al estrés y ruderales, y sus consecuencias en tres tipos de hábitat. Tomado de Grime 2001.

Strategy	Response to stress	Consequences		
		Habitat 1*	Habitat 2†	Habitat 3‡
Competitive	Large and rapid changes in root : shoot ratio, leaf area, and root surface area	Tendency to sustain high rates of uptake of water and mineral nutrients to maintain dry matter production under stress and to succeed in competition	Tendency to exhaust reserves of water and/or mineral nutrients both in the rhizosphere and within the plant: etiolation in response to shade increases susceptibility to fungal attack	Failure rapidly to produce seeds reduces chance of rehabilitation after disturbance
Stress-tolerant	Changes in morphology slow and often small in magnitude	Overgrown by competitors	Conservative utilisation of water, mineral nutrients, and photosynthate allows survival over long periods in which little dry matter production is possible	
Ruderal	Rapid curtailment of vegetative growth and diversion of resources into seed production		Chronically low seed production fails to compensate for high rate of mortality	

\* In the early successional stages of productive, undisturbed habitats (stresses mainly plant-induced and coinciding with competition).

† In either continuously unproductive habitats (stresses more or less constant and due to unfavourable climate and/or soil) or the late stages of succession in productive habitats.

‡ In severely disturbed, potentially-productive habitats (stresses either a prelude to disturbance, e.g. moisture stress preceding drought fatalities, or plant-induced, between periods of disturbance).

#### ESTRATEGIAS SECUNDARIAS EN LA FASE DE ESTABLECIMIENTO.

En la Fig. 2 se ilustra las condiciones en los cuales tiene lugar varios tipos de estrategias secundarias. El modelo consiste en un triángulo equilátero en el cual la variación de la importancia relativa de la competición, el estrés y el disturbio son los determinantes de la

vegetación. En los respectivos ángulos del triángulo, los competidores, los tolerantes al estrés y los ruderales son los constituyentes exclusivos de la vegetación, las áreas restantes del triángulo corresponden con varios equilibrios que son posibles entre la competencia, el estrés y el disturbio. Cuatro tipos de estrategias secundarias se han propuesto:

**Competitivos-ruderales (C-R)** están adaptados a circunstancias en donde existe un bajo impacto del estrés y la competencia esta restringida o moderada por el disturbio. Generalmente tiene lugar en ambientes altamente productivos, y la dominancia de la vegetación por los competidores es prevenida por el disturbio. Esta estrategia se encuentra en plantas anuales, bianuales y perennes.

**Tolerantes al estrés-ruderales (S-R)**, adaptados a ambientes con escasos disturbios y hábitat no productivos. Generalmente ocurren en ambientes donde las condiciones de estrés tiene lugar durante el período de crecimiento.

**Tolerantes al estrés-competidores (C-S)**, adaptadas a condiciones sin disturbio, con intensidad moderadas de estrés. Generalmente estos ambientes tienen moderada productividad.

**Estrategias C-S-R**, los cuales habitan sitios donde el nivel de competencia está restringido por intensidades moderadas de estrés y disturbio.

De la evidencia de campo como de laboratorio se hace evidente la existencia de estas estrategias, y los criterios que han sido utilizados para definir las estrategias primarias pueden ser utilizados para la estrategias secundarias.

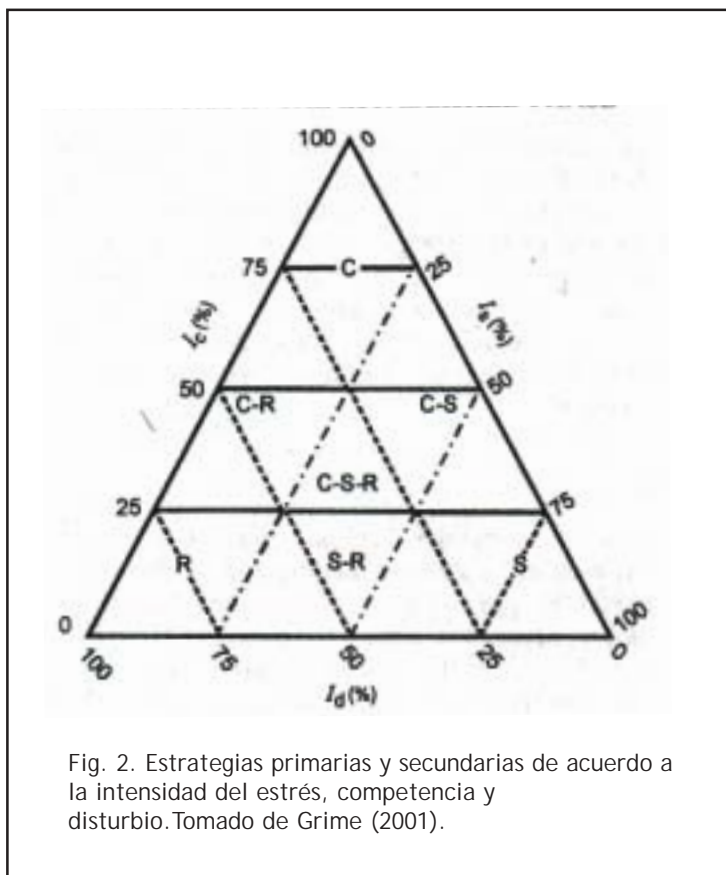


Fig. 2. Estrategias primarias y secundarias de acuerdo a la intensidad del estrés, competencia y disturbio. Tomado de Grime (2001).

En la Fig. 3 es posible analizar la relación entre las estrategias y las formas de vida. El rango más amplio de estrategias se atribuye a las hierbas perennes y a los helechos. Las hierbas anuales son predominantemente ruderales, mientras que las bianuales se ubican mayoritariamente dentro de los competidores-ruderales y los tolerantes al estrés-ruderales. Los árboles y arbustos son competidores, tolerantes al estrés-competidores y tolerantes al estrés.

#### ESTRATEGIAS REGENERATIVAS.

Las estrategias regenerativas se pueden agrupar en las siguientes categorías:

- Expansión vegetativa (V)
- Regeneración estacional en los claros de la vegetación (S)
- Regeneración mediante un banco persistente de semillas (Bs)
- Regeneración que involucra semillas dispersas por el viento o esporas (W)

-Regeneración que involucra un banco permanente de plántulas (Bsg)

Hay que considerar que algunas especies o poblaciones pueden presentar una combinación de estrategias regenerativas. La evidencia sugiere que la intensidad, la periodicidad y la distribución espacial del disturbio son los principales factores que condicionan las diferencias en las estrategias regenerativas.

#### LECTURA RECOMENDADA

Grime, J. P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. Wiley & Sons. Chichester.

