

SUCESION VEGETAL

CONSIDERACIONES GENERALES

La mayoría de los tipos de vegetación están sujetos a cambios temporales tanto en su composición como en la importancia relativa de las formas de vida. Estos cambios pueden ser clasificados en dos grandes categorías, sucesionales y cíclicos. **Durante los cambios sucesionales existe una modificación progresiva en la estructura y composición específica de la vegetación, mientras que en los cambios cíclicos tipos similares de vegetación ocurren en el mismo lugar en intervalos de tiempo.** En el caso de la sucesión, una nueva distinción se pueden establecer considerando si los cambios ocurren durante la colonización de una nuevo hábitat desprovistos de vegetación y suelo (**sucesión primaria**), y aquellos procesos de sucesión que se producen en la recolonización de un ambiente sometido a disturbios (**sucesión secundaria**).

EVOLUCION HISTORICA DEL CONCEPTO DE SUCESION VEGETAL

El concepto de sucesión vegetal tiene una larga historia, una de las primeras aproximaciones fue enunciado por Clements (1916) y aplicados a humedales por Pearsall & Wilson en las décadas del 20 y 30. Odum (1969) extendió la idea de estos ecólogos, analizando propiedades de los ecosistemas como productividad, respiración y diversidad. El uso original del término sucesión involucró tres conceptos fundamentales, la vegetación ocurre en comunidades reconocibles y características, el cambio en las comunidades en el tiempo ocurre por eventos originados por la propia biota (**sucesión autogénica**), y los cambios son lineales y dirigidos hacia un ecosistema maduro y estable (clímax). De acuerdo a esta definición, todos los humedales son considerados como sere transicionales en una secuencia hacia un clímax determinado. A pesar que este concepto clásico ha sido el paradigma dominante de la sucesión durante gran parte del siglo XX, este no fue universalmente aceptado. Las ideas de Gleason, luego tomadas por Whittaker y McIntosh, destacan la existencia de procesos de sucesión mediados por **factores alogénicos**.

La idea de una comunidad reconocible domina en la literatura de humedales, de hecho muchos tipos se definen en función de comunidades vegetales reconocibles. El concepto de sucesión autogénica se fundamenta en estos ambientes por los cambios en la acumulación de sedimento en los márgenes de lagos someros, lo que daría lugar a importantes modificaciones en la vegetación. La zonación de comunidades de hidrófitas en los márgenes de los cuerpos de agua representan una sucesión natural de la vegetación, y por lo tanto cada forma de vida (por ejemplo de hojas flotantes) representa un estado en la hidrosere. La correspondencia sugerida entre la secuencia espacial de comunidades en profundidad y la sucesión temporal es esencialmente válida, pero su aplicación a todos los ambientes acuáticos es cuestionada. En algunos casos la sucesión de las diferentes formas de vida en la comunidad acuática es principalmente controlada por factores alogénicos, como la acumulación de sedimento proveniente de modificaciones del uso del suelo en la cuenca.

La zonación no necesariamente indica la sucesión que va a ocurrir, para los seguidores de la idea del continuo, la zonación simplemente indica un gradiente ambiental al cual las especies responden. La razón de esas zonaciones se sustentan en que esos gradientes son ecológicamente relevantes y grupos de especies presentan tolerancias similares que tienden a agruparlas en esos gradientes. La gran diferencia entre estas dos escuelas de pensamiento radica que en la escuela del continuo se hace un gran énfasis en los procesos alogénicos. Por ejemplo, las condiciones hidrológicas tienen un particular interés por su importancia en la estructura y en el funcionamiento de los humedales. A modo de ejemplo, existen pocos casos de secuencias de humedales a sistemas a terrestres que no involucren un factor alogénico como el descenso en el nivel del agua. Además, se ha demostrado que no siempre los cambios están dirigidos hacia clímax terrestres.

En las zonas tropicales y subtropicales, se encuentran densos grupos de vegetación flotantes, algunas de estas plantas pioneras son *Eichhornia crassipes* y *Pistia stratiotes*, cuyo hábito estolonífero crea matas flotantes densas desde los márgenes al centro del lago. Esta mata de planta brinda un medio favorable para el crecimiento de hidrófitas emergentes como gramíneas y ciperáceas, que estabilizan y ligan al margen estas matas, estos cambios culminan con el establecimiento de especies terrestres.

TEORIAS MODERNAS DE SUCESION EN HUMEDALES.

La presente evidencia indica que los factores autogénicos y alogénicos son fuerzas que interactúan al mismo tiempo en el cambio de la vegetación acuática. Además, se considera incorrecto la idea de un clímax terrestre regional para los humedales. En este contexto, Van der Valk reemplaza esta sucesión autogénica por un modelo Gleasoniano en el cual la presencia y la abundancia de cada especie dependen del ciclo de vida y su adaptación al sitio. La vegetación esta en permanente cambio, estos cambios pueden ser cualitativos en su composición florística y cuantitativos, involucrando modificaciones en la composición y en la estructura física en el tiempo. Este autor ha adoptado una definición Gleasoniana de sucesión por dos razones básicas, esta libre de supuestos implícitos y explícitos sobre la naturaleza ontogénica de la vegetación, y brinda criterios no ambiguos para el reconocimiento de la ocurrencia de sucesión.

Los cambios cuantitativos en la vegetación de un año al otro son producidos por fenómenos diferentes. En la vegetación dominada por especies perennes y particularmente por perennes leñosas, existe un incremento anual en la biomasa de las poblaciones. Estos cambios de la biomasa en el tiempo, son acompañados por cambios en la fisonomía o en la estructura física de la vegetación. Este es un fenómeno irreversible que toma como mínimo dos años para completarse, pero generalmente tiene lugar en períodos más extensos. Este proceso se denomina **maduración**. Un segundo tipo de cambio cuantitativo en la vegetación es el resultado de diferencias en la abundancia de especies de un área de un año en relación al otro, causado por variaciones en las condiciones meteorológicas e hidrológicas. Un cambio en la estructura florística sin cambios en la composición florística se denomina **fluctuación**. Estos cambios asociados a factores climáticos, generalmente son reversibles. La fluctuación es el cambio más común en la vegetación dominada por especies herbáceas perennes, como las praderas, bañados y marismas. **La sucesión, maduración y fluctuación, solos o en combinación son los responsables de todos los cambios en la vegetación. Dos o tres de estos fenómenos pueden ocurrir al mismo tiempo.**

Un ejemplo de lo anteriormente expresado, constituye el ciclo de variación de la vegetación en algunos bañados (marsh) de la parte central de USA y Canadá. En estos sistemas se han identificado cuatro etapas de un ciclo idealizado que involucra una fase seca, una regenerativa, una degenerativa y una denominado lago (Fig. 1). Durante la fase seca la mayoría del humedal esta libre de agua y en algunos casos de vegetación. La ausencia de agua es el resultado de procesos de sequía. La ausencia de vegetación, principalmente de formas emergentes, se debe a su erradicación en las dos fases previas del ciclo. Durante el período seco, las semillas de las especies anuales (*Polygonum* spp., *Cyperus* spp. y *Rumex maritimus*) y de varias emergentes perennes germinan (*Scirpus validus*, *Typha glauca* y *Sagittaria latifolia*). Las semillas de estas especies están generalmente en la superficie del sedimento de estos humedales en el banco de semillas. Otras especies cuyos propágulos alcanzan el humedal como *Salix* spp. y *Populus* spp. pueden establecerse. Cuando el período de sequía finaliza el humedal vuelve a inundarse. Esto limita la germinación de semillas de las especies anuales y emergentes anteriormente mencionadas y elimina las poblaciones anuales establecidas. Los adultos de las emergentes persisten. La inundación del humedal es el inicio de la fase regenerativa, durante esta etapa las poblaciones emergentes se expanden debido a su crecimiento clonal, y las especies sumergidas y las flotantes libres se reestablecen en el sistema. Dentro de las flotantes aparecen

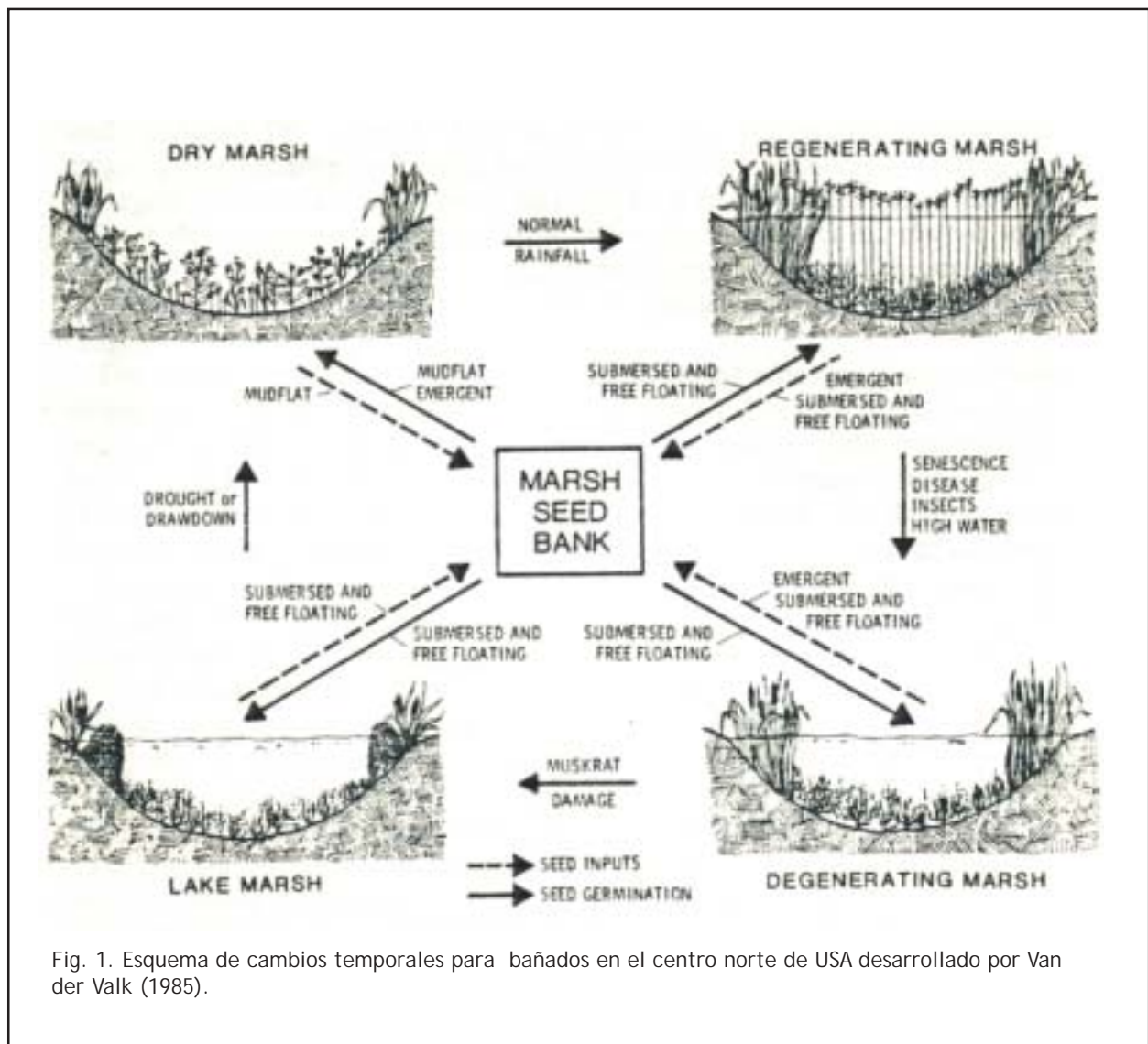


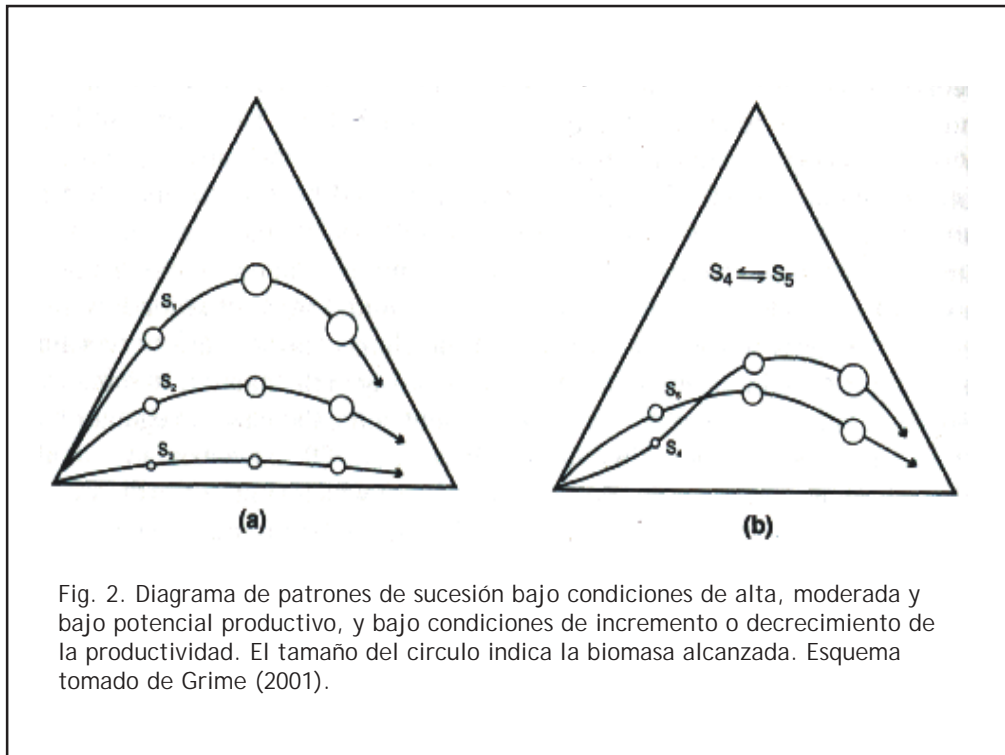
Fig. 1. Esquema de cambios temporales para bañados en el centro norte de USA desarrollado por Van der Valk (1985).

Lemna spp., *Spirodela polyrhiza* y dentro de las sumergidas se destacan *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pectinatus*. Luego de varios años con niveles altos de agua, las poblaciones emergentes de los humedales desaparecen. La primera de esas desapariciones es *S. validus*, lo cual parece estar relacionado con las profundidades del agua, la eliminación de esta especie puede marcar el inicio de la fase degenerativa. La reducción en la producción anual de la biomasa de la vegetación emergente puede ser otro criterio para reconocer el inicio de esta fase. El consumo de algunos vertebrados pueden acelerar este proceso. En la última fase, la vegetación sumergida desaparece debido al incremento de la turbidez del agua por la acción de las olas sobre el sedimento o el incremento de la biomasa algal. Blooms de cianobacterias son comunes en esta etapa.

El cambio de la vegetación en este ejemplo es causado por interacciones de primer orden, como cambios en el nivel de agua que controla la germinación de semillas y el tamaño de las poblaciones emergentes. Las interacciones de segundo orden no son importantes en esas fases. En otros humedales monoespecíficos no existen estos ciclos. Tal vez la competencia y/o la alelopatía pueden ser factores importantes en estos sistemas.

Los diferentes mecanismos de sucesión están ligados a las estrategias de las fase de establecimiento o estrategias regenerativas. Uno de los principales factores que determinan el rol de las estrategias de la vegetación es la productividad potencial del ambiente. En la Fig. 2., las curvas S1, S2 y S3 describen las vías de sucesión en condiciones de bajo, moderado y alta

productividad, mientras que los círculos sobreimpuestos sobre las curvas representan el tamaño relativo de la biomasa vegetal en cada estado de sucesión. De acuerdo a este modelo, las curvas pueden ser utilizadas para predecir una secuencia de formas dominantes en cada sucesión.



PROCESOS A NIVEL DE ECOSISTEMAS

Todos los ecosistemas pasan a través de diferentes fases sucesionales en el proceso hacia la maduración, y el cambio de estas propiedades en el tiempo se realizan en algunas formas predecibles. Odum describió estos cambios en un artículo titulado la Estrategia del desarrollo de Ecosistemas. Los ecosistemas inmaduros, en general, se caracterizan por una alta producción en relación a la biomasa (cocientes P:B) y un exceso de la producción sobre la respiración de la comunidad (cociente P:R>1). Al mismo tiempo, la trama trófica es simple, lineal y existe una baja diversidad de especies, organismos pequeños, ciclos de vida simples y ciclos minerales abiertos. En contraste los ecosistemas maduros, tales como los grandes bosques tienden a utilizar su producción para auto-mantenerse y por lo tanto los cociente P:R se hacen cercanos a 1, y existe una baja producción neta. La producción es menor que en los sistemas inmaduros, pero de calidad superior, las especies tienden a tener grandes frutos, flores y otros materiales ricos en proteínas. Dado la gran biomasa estructural de los árboles, el cociente P:B es pequeño. Las tramas tróficas son elaboradas y tiene una base detritica, la diversidad específica es alta, el espacio esta bien organizado en muy diferentes nichos, el tamaño de los organismos se incrementa y los ciclos de vida se hacen más largos y complejos. Los ciclos de nutrientes son cerrados y los nutrientes son eficientemente almacenados y reciclados dentro del ecosistema (ver Tabla 1).

Es interesante establecer como los humedales entran en este esquema del desarrollo del ecosistema. De acuerdo a lo expresado, se puede considerar que los humedales son seres transicionales inmaduras. Los ecosistemas de humedales tienen propiedades de ecosistemas inmaduros y maduros. Por ejemplo, la mayoría de los humedales no arbustivos tienen cociente P:B intermedios entre sistemas inmaduros y maduros, y son productores netos. La producción primaria tiende a ser mayor que la mayoría de los ecosistemas terrestres. Por otro lado, todos los ecosistemas tienen una base detritica con tramas tróficas complejas.

La acumulación de materia orgánica es considerado un componente de la estructura biótica de los humedales. Odum utiliza la biomasa como índice de la estructura o la información dentro de un ecosistema. En un sentido estricto, la acumulación de materia orgánica de los humedales es una propiedad estructural, desde que se considera un factor autogénico que modifica el régimen de inundación del humedal. Si esta acumulación de materia orgánica se incluye en la biomasa, los humedales herbáceos tienen una gran biomasa y bajos cocientes P:B, característicos de los ecosistemas maduros. Esta acumulación de materia orgánica es un indicador de madurez y en ocasiones su biomasa es mayor que la biomasa viva. Los ciclos minerales tienden a ser abiertos en los humedales, excepto en aquellos sistemas cerrados que sólo reciben nutrientes por la precipitación. Esto es una característica juvenil de los humedales directamente relacionado con el flujo de agua desde del sistema terrestre al acuático. Por otro lado, cerca del 80% del nitrógeno utilizado por la vegetación durante un ciclo anual es reciclado a partir de la materia orgánica mineralizada.

La heterogeneidad espacial esta muy bien organizada en los humedales en función de gradientes alogénicos. La zonación espacial es un claro ejemplo de organización en los humedales. Esta organización es un índice de madurez en los ecosistemas. Sin embargo, en la mayoría de los ecosistemas terrestres la organización resulta de factores autogénicos en el proceso de maduración. En los humedales, la organización es el resultado de procesos alogénicos, específicamente gradiente hidrológicos y de salinidad. Esta organización es el resultado a la adaptación a los microhabitat.

Los ciclos de vida de los consumidores en los humedales son relativamente cortos, pero al mismo tiempo complejos. El ciclo corto es característicos de sistemas inmaduros. Sin embargo, la complejidad de los ciclos de vida de varios humedales es una adaptación a patrones físicos del ambiente, así como fuerzas bióticas. Un número considerable de animales utilizan estos humedales estacionalmente.

Es evidente que los procesos autogénicos y alogénicos son importantes en el desarrollo y en las características finales del ecosistema maduro final. Es evidente que los humedales presentan características de sistemas maduros e inmaduros. En los humedales hay un tema común que es el desarrollo del ecosistema a partir de su ambiente. A nivel específico el desarrollo ocurre a través de adaptaciones genéticas (estructurales y fisiológicas) a sedimentos anóxicos y salinos. A nivel del ecosistema, esto ocurre primariamente a través de la producción de materia orgánica, que tiende a estabilizar el régimen de inundación y las principales fuentes de nutrientes tienden a ser reciclados dentro del ecosistema.

La intensidad del flujo de agua a través del humedal puede ser descrito por la tasa de renovación del agua (t^{-1}). En los humedales el t^{-1} , varía en cinco órdenes de magnitud, de cerca de una vez al año, hasta 7500 veces al año en un humedal ripario. La entrada de nutrientes esta ligado con la tasa de renovación del agua. La cantidad de nitrógeno liberado del humedal varía en cinco órdenes de magnitud, desde menos de $1\text{g}/\text{m}^2$ hasta $10\text{kg}/\text{m}^2$. No todo el nitrógeno está disponible para las plantas en el ecosistema, ya que en situaciones de flujo extremo, este puede ser movilizadas más rápido que el proceso de inmovilización.

La producción primaria neta, es un índice de la función de los ecosistemas y es variable entre los diferentes humedales. Los valores medios para los diferentes ecosistemas se ubican en un rango de 600 a $2000\text{g}/\text{m}^2$. En general la producción es directamente proporcional a la tasa de renovación, aunque la variación es muy considerable entre sistemas que tienen regímenes de hidropériodo similares. Esta contradicción aparente es explicado por el rol de los nutrientes almacenados, especialmente nitrógeno, dentro del ecosistema. Un gran almacenamiento de nitrógeno orgánico en el sedimento, es una fuente constante de este elemento para el crecimiento vegetal.

Tabla 1. Propiedades ecosistémicas de ambientes maduros, inmaduros y de diferentes tipos de humedales. Tomado de Grime & Gosselink (2000).

Ecosystem Type	Community Energetics				Community Structure		
	P : R Ratio	P : B Ratio	Net Primary Productivity (g C m ⁻² day ⁻¹)	Food Chains	Total Organic Matter (µg/m ²)	Species Diversity	Spatial Heterogeneity
Developing Mature	<1 or >1 1	High (2-5) Low (<0.1)	High (1-2-3) Low (1-1)	Linear, grazing Weblike, detritus	Small (<2) Large (~20)	Low High	Poorly organized Well organized
INLAND WETLANDS							
Northern peatlands and bogs	>1	0.1	0.8 (0.2-1.4)	Weblike, detritus	7.8 (1.2-16)	Low	Well organized
Freshwater marshes	>1	1.2	3.9 (0.7-8.2)	Weblike, detritus	0.75-2.3	High	Well organized
Swamp forests	1.3 (1.1-1.5)	0.07 (0.015-0.09)	1.2 (0.5-1.9)	Weblike, detritus	22.6 (7.4-4.5)	Fairly low	Well organized
Riparian forests	≈1	0.06	1.4	Weblike, detritus	17.4 (10-29)	High	Well organized
COASTAL WETLANDS							
Salt marshes	1.5	2	2.2 (0.45-5.7)	Weblike, detritus	1.1	Low	Well organized
Tidal freshwater marshes	>1	1.2	1.9	Weblike, detritus	1.1 (0.4-2.3)	Fairly low	Well organized
Mangroves	1.0 (0.7-3.3)	—	3 (0-7.5)	Weblike, detritus	3.3 (1-29)	Plants: low Animals: high	Well organized
INLAND WETLANDS							
Developing ^a Mature ^b	Small Large	Organism Size	Life Cycle	Mineral Cycles	Role of Detritus	Growth Form	Production
			Short, simple Long, complex	Open Closed	Unimportant Important	r K	Quantity Quality
INLAND WETLANDS							
Northern peatlands and bogs	Small to large		Long	Closed	Important	K	Quality?
Freshwater marshes	Fairly small		Short, complex	Closed	Important	K?	Quality
Swamp forests	Plants: large Animals: small		Long, simple Short	Open	Important	Plants: K Animals: r	Quantity
Riparian forests	Plants: large Animals: small to large		Long Short to long	Open to closed	Important	K	Quality
COASTAL WETLANDS							
Salt marshes	Small		Short, complex	Open	Important	r	Quantity
Tidal freshwater marshes	Small		Short, complex	Open	Important	r?	Quantity
Mangroves	Plants: large Animals: small		Long, simple Short, complex	Open	Important	Plants: K Animals: r?	Quantity

^aE. P. Odum (1969, 1971).

El desarrollo de los humedales aislado de la variabilidad del medio, puede ser explicado por el almacenamiento de nutrientes. El proceso de acumulación de nutrientes y de la materia orgánica asociada, reduce la variabilidad de la inundación y estabiliza el sistema.

LECTURAS RECOMENDADAS

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

Mitsch, W. & Gosselink, J. 2000. Wetlands. John Wiley & Sons. New York.

Van der Valk, A. 1985. Vegetation dynamics of prairie glacial marshes. In: White, J. (ed). The Population Structure of Vegetation. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp.297-312