

Series adaptativas en los vegetales terrestres y su influencia sobre el ciclo de los nutrientes

Escudero A., Del Arco J.-M., Garrido M.V.

in

Bellot J. (ed.).
Jornadas sobre las bases ecológicas para la gestión en ecosistemas terrestres

Zaragoza : CIHEAM
Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 3

1989
pages 141-146

Article available on line / Article disponible en ligne à l'adresse :

<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=CI000522>

To cite this article / Pour citer cet article

Escudero A., Del Arco J.-M., Garrido M.V. **Series adaptativas en los vegetales terrestres y su influencia sobre el ciclo de los nutrientes.** In : Bellot J. (ed.). *Jornadas sobre las bases ecológicas para la gestión en ecosistemas terrestres.* Zaragoza : CIHEAM, 1989. p. 141-146 (Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 3)



<http://www.ciheam.org/>
<http://om.ciheam.org/>

SERIES ADAPTATIVAS EN LOS VEGETALES TERRESTRES Y SU INFLUENCIA SOBRE EL CICLO DE LOS NUTRIENTES.

A. ESCUDERO; J.M. DEL ARCO y M.V. GARRIDO
 Departamento de Ecología, Facultad de Biología,
 Universidad de Salamanca.

Key words: nutrient cycling, plant strategies, biotrophs, saprotrophs, evergreen.

Abstract: *ADAPTATIVE SERIES IN TERRESTRIAL PLANTS AND THEIR INFLUENCE ON NUTRIENT CYCLE.* Reductionistic approaches are gaining influence in ecological research, because of the general acknowledgement of the importance of organismic characteristics in determining the overall properties of ecosystems. Nutrient cycling has also experienced this change of focus, and research in this field has moved from descriptive measurements of cycling rates in different ecosystems to more detailed analyses of plant strategies and their influence on nutrient pools and transfers at the ecosystem level. Nutrient recycling is due to the processing of plant materials by biotrophic and saprotrophic consumers. Saprotrophs are usually responsible for most of the nutrient recycling in terrestrial ecosystems. However, their activity does not directly affect plant fitness, and because of this, most plant adaptations are primarily evolved as a response to biotrophic pressure, as well as to resource limitations. The defense mechanisms of plants are mostly of a chemical nature, and also influence saprotrophic processing of litter. Leaf longevity is seen as one of the most important determinants of the global strategies of perennial plants. Most of the adaptations evolved in evergreen species determine slower cycling rates and greater nutrient pools in ecosystems populated by this kind of species. This sort of analyses of plant strategies can, therefore, provide a better understanding of the functioning of nutrient cycling, and, because of this, a better basis for management of terrestrial ecosystems.

INTRODUCCION

Uno de los procesos más interesantes y llamativos verificados en la ecología actual es el relativo

cambio de paradigmas que se ha venido llevando a cabo en relación con el aspecto trascendental de la significación o entidad de los diferentes niveles de organización de la materia. Este es por

supuesto un problema central para la ecología, dado que esta ciencia se ocupa de los niveles superiores de integración de la materia viva, y probablemente todos los ecólogos reconocen que esto plantea grandes dificultades a la posibilidad de construir una ciencia explicativa, porque la capacidad de comprensión de los fenómenos naturales habitualmente se reduce a medida que aumenta el nivel de integración.

Durante largo tiempo el paradigma más o menos implícitamente compartido por la mayoría de los ecólogos ha consistido en la concepción emergentista de los niveles de organización y, por esta razón, los esfuerzos investigadores han ido orientados de manera más o menos inconsciente hacia la demostración de esta suposición fundamental.

Sin embargo, en tiempos más recientes se registra un claro cambio de paradigma, consistente en un reconocimiento cada vez más generalizado de que la base de los procesos que se verifican en los niveles superiores de integración de la materia se encuentra en los niveles inferiores y que, por tanto, la comprensión racional de aquellos pasa necesariamente por el conocimiento exhaustivo de éstos.

Este cambio de paradigma ha venido en parte propiciado por la contrastación empírica de las hipótesis generadas en el seno del paradigma holista, que en muchos casos no se han visto corroboradas por la experiencia. Sin embargo, la observación no es la única razón del abandono relativo de las posturas holistas. Hay una razón más fundamental, que deriva del propio status del concepto de los niveles superiores de integración. Es este un problema central de la teoría de la ciencia que trataremos de discutir, en lo que atañe al mundo vivo, en la siguiente sección.

LOS NIVELES DE ORGANIZACION Y LA EXPLICACION EN BIOLOGIA

Es un hábito extendido entre los biólogos el considerar como única explicación satisfactoria para un fenómeno del mundo vivo la explicación finalista, es decir, la explicación del fenómeno como función, entendiendo ésta como el papel que juega un componente o un proceso en las actividades de un sistema más amplio (Sattler, 1986). Las objeciones teóricas a este carácter teleológico de la explicación biológica son resueltas por la teoría de la selección natural, con arreglo a la cual en la adaptación de los seres vivos a su medio no existe intencionalidad alguna, sino simplemente

una selección a posteriori de características previamente heredadas. Evidentemente, esto significa que sólo es posible emplear explicaciones finalistas o funcionales cuando exista la seguridad de poder demostrar que el presunto carácter funcional de un rasgo o un proceso biológico deriva de un proceso de selección de características previamente heredadas.

La evolución a través de la selección natural es un proceso con dos etapas o pasos. El primero es la selección de algunas características de entre un conjunto de rasgos diversos. El segundo consiste en la replicación o reproducción de las características seleccionadas. En consecuencia, las entidades sometidas a selección deben al menos reunir dos propiedades (Hull,1980): la de ser unidades de interacción con el medio, normalmente a través de procesos de intercambio de materia y energía, y la de ser capaces de replicarse y reproducir con mayor o menor fidelidad los rasgos que han sido seleccionados a través de la interacción con el medio.

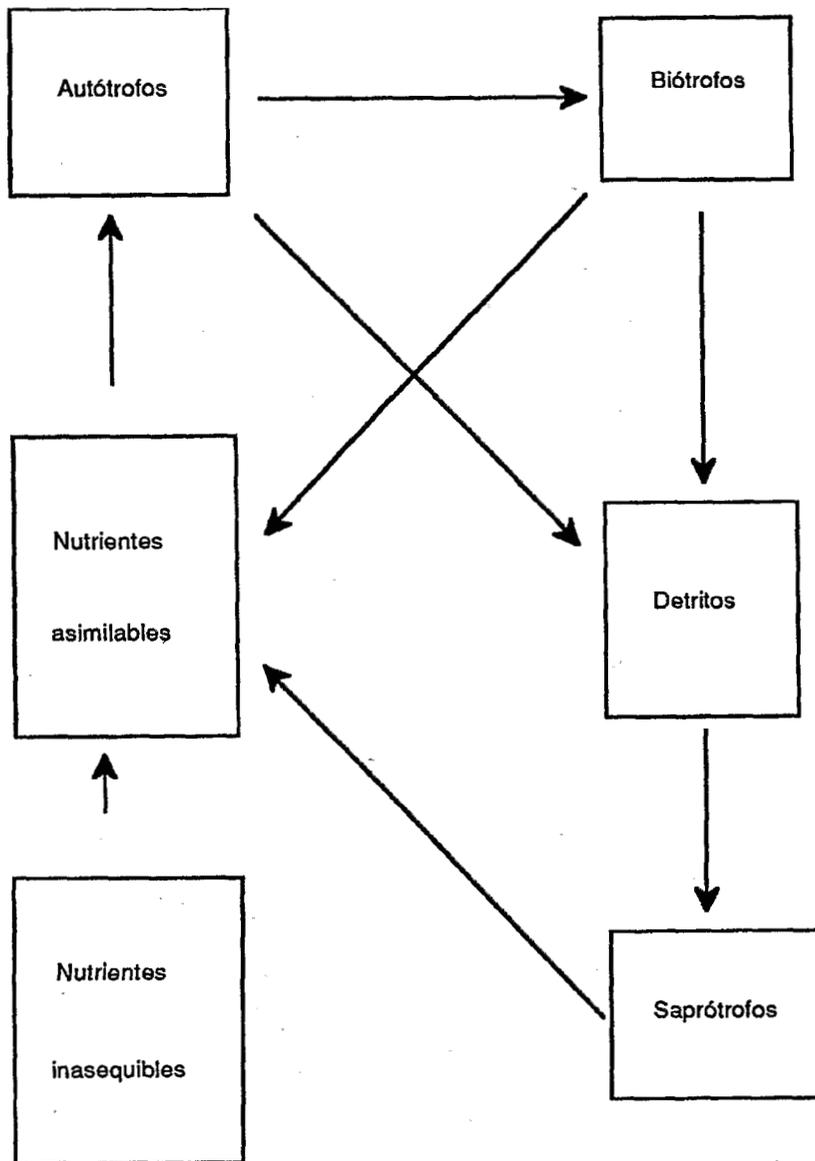
Entre las entidades del mundo vivo se distinguen, por un lado, aquellas que mantienen su entidad gracias a una interacción entre sus componentes, normalmente una interacción debida a transferencias de energía y materia. Por otro lado, distinguimos entidades que se mantienen como tales por el proceso de producción de nuevas entidades similares a ellas (Eldredge, 1986). Una lista de niveles de organización pertenecientes a cada una de estas clases aparece en la Tabla 1.

TABLA 1. ENTIDADES DE LAS JERARQUÍAS GENEALÓGICA Y ECOLÓGICA EN DIFERENTES NIVELES DE ORGANIZACIÓN, JUNTO CON POSIBLES RELACIONES DE INFLUENCIA ENTRE ELLAS (TOMADO DE ELDREDGE,1986).

Jerarquía genealógica	Jerarquía ecológica
Taxones monofiléticos	Biosfera
Especies	Ecosistemas
Demos	Comunidades
Organismos	Organismos
Linea germinal	Soma

Sólo los organismos aparecen representados en ambas líneas jerárquicas, y por lo tanto sólo los organismos reúnen las dos características necesarias para poder experimentar selección natural. Por esta razón se puede considerar a los organismos como entidades bióticas en un sentido dife-

FIGURA 1. MODELO SIMPLE DEL CICLO DE LOS NUTRIENTES EN ECOSISTEMAS TERRESTRES.



rente y más pleno que las restantes entidades, y por ello también resulta factible analizar el comportamiento y el devenir de las otras entidades en función de los rasgos propios de los organismos.

LAS ADAPTACIONES DE LAS PLANTAS Y SUS EFECTOS SOBRE LOS CICLOS DE LOS NUTRIENTES.

Estas premisas teóricas han venido también afectando, como es lógico, a la investigación en el campo de los ciclos de los nutrientes y, en particular, a la parte "bioquímica" (Switzer y Nelson,

1972) de los mismos. El énfasis, por lo tanto, ha pasado en cierta medida de las cuantificaciones de los parámetros del ciclo en diferentes ecosistemas, con la pretensión de observar pautas extrapolables a otros ecosistemas del mismo tipo, a la caracterización de las estrategias organizmicas que atañen al uso de los nutrientes y a la extrapolación a los ecosistemas de las características derivadas de dichas estrategias. Algunas aplicaciones de este enfoque se expondrán en lo que sigue.

Un modelo simple del ciclo de los nutrientes en los ecosistemas terrestres se muestra en la

Figura 1. La intervención biótica en el ciclo, y, por lo tanto, la fase "bioquímica" del mismo, comienza con la incorporación de los nutrientes a la materia orgánica a través de la fotosíntesis, y termina con la mineralización, efectuada por biótrofos y saprótrofos. La diferencia fundamental entre estas dos clases de organismos heterotróficos reside en que los biótrofos, al consumir materia vegetal viva, afectan, es de suponer que negativamente, a la eficiencia reproductiva futura de sus presas, de tal forma que cabe esperar la aparición de adaptaciones en estas últimas que respondan a la presión de selección derivada de la predación. Por el contrario, la actividad de los saprótrofos no afecta, al menos de un modo directo, a la eficacia reproductora de las plantas.

En consecuencia, cabe esperar razonablemente que una parte considerable de las adaptaciones de las plantas estén orientadas a enfrentarse con la presión de selección derivada de la predación. Estas adaptaciones, lógicamente, son de carácter químico o estructural, dada la ausencia de capacidad de movimientos y huida de las plantas. Sin embargo, las características que confieren a un determinado órgano vegetal resistencia contra la predación son aproximadamente las mismas que hacen a los detritos recalcitrantes para su descomposición por los saprótrofos. En los ecosistemas terrestres, la mayor parte de la energía, y, por tanto, de los nutrientes, es procesada por saprótrofos. En consecuencia, las características del ciclo de los nutrientes en estos ecosistemas no serían seleccionadas "per se", sino que en gran parte serían una consecuencia indirecta de las adaptaciones de las plantas contra la predación.

Conocer, por consiguiente, las condiciones en que las plantas presentan mayor número de adaptaciones contra la predación puede proporcionarnos algunas claves respecto de las características de los ciclos de los nutrientes en los ecosistemas constituidos por diferentes especies de plantas. Los vegetales pueden defenderse de la predación con arreglo a alguna de dos estrategias o grupos de estrategias extremos, que conducen a series adaptativas más o menos contrapuestas. La primera consistiría en reducir el lapso de tiempo durante el que el material fotosintético, que es lógicamente el más vulnerable al ataque de los fitófagos, está expuesto a la predación. En consecuencia, reducir la longevidad del material foliar, incrementando su biomasa puntual y su calidad nutritiva, de modo que se produzca un rápido saciamiento de los escasos fitófagos que hayan sobrevivido a los periodos durante los que el

alimento no es asequible (Chabot y Hicks, 1982). La segunda estrategia consistiría en reducir la asimilabilidad del material fotosintético, de modo que se pueda alargar el periodo de actividad del aparato fotosintético sin por ello sufrir daños excesivos por parte de los predadores.

Por tanto, la longevidad del material fotosintético es un rasgo de importancia que afecta a la estrategia defensiva adoptada por las plantas contra la predación. Cabe esperar que las especies de hojas más longevas precisen una mayor inversión en mecanismos defensivos. La Tabla 2, tomada de Coley (1988), muestra cómo, efectivamente, la longevidad foliar está positivamente correlacionada con la concentración de sustancias defensivas foliares.

TABLA 2. COEFICIENTES DE CORRELACIÓN ENTRE LONGEVIDAD FOLIAR Y CONCENTRACIONES FOLIARES DE DEFENSAS QUÍMICAS EN 41 ESPECIES ARBÓREAS EN LA ISLA DE BARRO COLORADO, PANAMÁ. DATOS DE COLEY (1988).

Sustancia	r	Probabilidad
<u>Fibra</u>		
Neutro detergente	0.47	0.002
Acido detergente	0.64	0.001
Lignina	0.41	0.008
Celulosa	0.66	0.001
<u>Taninos condensados</u>		
Proantocianidina	0.51	0.001
Vanillina	0.41	0.007

La consecuencia secundaria de esta mayor inversión de las especies de hojas más longevas en defensa es la producción de un mantillo más recalcitrante y que, por ello, presenta, por término medio, unas tasas de descomposición menores que las correspondientes a las especies de corta longevidad foliar, siempre, claro está, que se comparen en igualdad de otros factores. Como ejemplo, las tasas de descomposición promedias en bosques de la zona de clima templado equivalen a un valor de $k=0.17$ para especies sempervirentes frente a $k=0.51$ para especies caducifolias (datos resumidos por Chabot y Hicks, 1982).

Por otra parte, el almacenamiento y redistribución de los nutrientes en la biomasa vegetal

también contribuyen decisivamente a la caracterización de los ciclos de los nutrientes, particularmente en ecosistemas forestales, en los que las mineralomasas acumuladas pueden llegar a constituir porciones significativas de las reservas totales de nutrientes en el conjunto de un ecosistema. También, por supuesto, las estrategias de todo tipo desplegadas por los vegetales afectan considerablemente a la cuantía y a la tasa de renovación de la mineralomasa acumulada en un ecosistema. Por esta razón, en los últimos años se está destinando un considerable esfuerzo investigador al esclarecimiento del efecto de las características autoecológicas de los vegetales sobre la mineralomasa acumulada en las comunidades y su dinámica.

Los hábitos sempervirente y caducifolio de las plantas perennes se revelan también como estrechos determinantes de las mineralomasas y de las tasas de renovación de los nutrientes. En la Fig.2a mostramos un ejemplo de la relación entre la concentración de nitrógeno foliar y la longevidad foliar en diversas especies caducifolias y sempervirentes (datos no publicados de Del Arco y de Escudero et al., 1988). Hay una clara correlación negativa entre ambos parámetros, quizá como consecuencia de la necesidad de las especies perennifolias de reducir la presión de la predación, aunque también son posibles otras explicaciones.

La retranslocación del nitrógeno foliar durante la senescencia permite el uso reiterado de este nutriente por la planta, y este reciclado interno afecta también a los parámetros globales del ciclo. La eficiencia en el uso del nitrógeno puede evaluarse a través del cálculo de la eficiencia de la reabsorción (Lajtha y Klein, 1988), medida por la diferencia de concentraciones entre hojas vivas y muertas, expresada como fracción de la concentración en hojas vivas. La relación entre esta eficiencia y la longevidad foliar para el mismo conjunto de especies aparece representada en la Fig.2b. En este caso, la longevidad foliar parece no afectar a la eficiencia de la reabsorción cuando se comparan caducifolias con perennifolias, aunque sí se observa una relación positiva entre ambas variables en las perennifolias. Por consiguiente, las caducifolias pueden ser tan eficaces en el uso del nitrógeno como las perennifolias, lo que podría interpretarse como una demostración de que el hábito perennifolio no está necesariamente asocia-

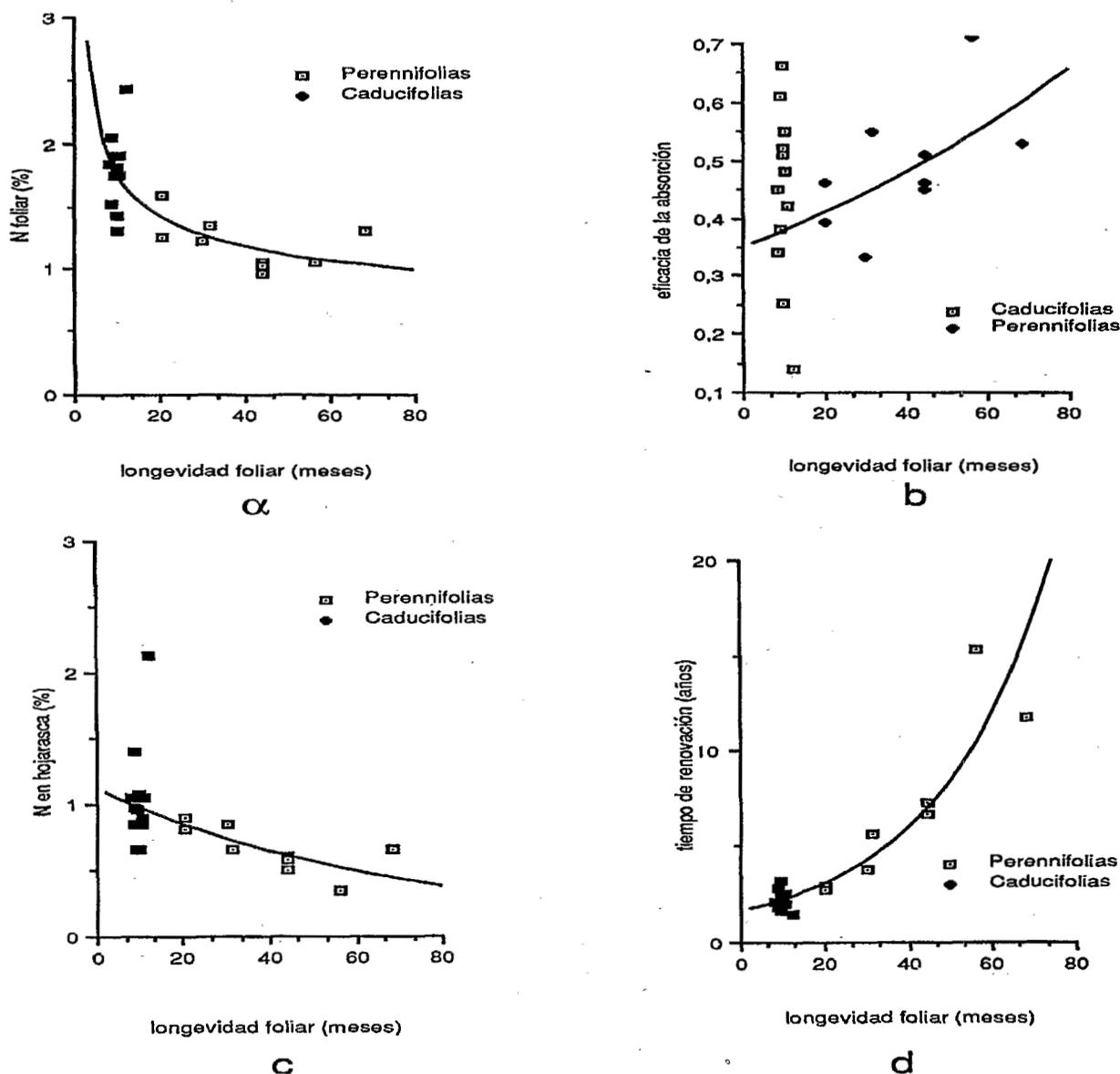
do a situaciones de mayor limitación de nutrientes, como a veces se ha sugerido.

No obstante, pese a la gran eficacia de la reabsorción mostrada por algunas caducifolias, las altas concentraciones foliares de nitrógeno que presentan, en comparación con las especies sempervirentes, determinan que las concentraciones finales en la hojarasca desprendida también sean mayores en promedio (Fig. 2c). Esta diferencia contribuye a explicar las reducidas tasas de descomposición que se observan habitualmente entre las perennifolias.

Finalmente, el tiempo de renovación de los nutrientes en la biomasa foliar, que es, junto con las raíces finas, el componente de la biomasa vegetal de mayor tasa de renovación, puede ser calculado como el cociente entre la mineralomasa foliar mantenida en promedio a lo largo de la estación fotosintéticamente activa y la parte de esta mineralomasa que es devuelta cada año al suelo con la caída de la hojarasca. Dada la acumulación de biomasa foliar sintetizada en años sucesivos que experimentan las especies perennifolias, no es de extrañar que haya una fuerte correlación positiva entre longevidad foliar y tiempo de renovación del nitrógeno en la biomasa foliar (Fig. 2d). En consecuencia, las especies caducifolias mantienen tiempos de renovación en promedio más cortos que las sempervirentes.

Estos diferentes tiempos de renovación se añaden a los también diferentes tiempos de renovación del componente detrítico para configurar un ciclo de los nutrientes más lento y, posiblemente, más conservativo en los ecosistemas dominados por especies de hojas perennes. El análisis autoecológico permite explicar estas pautas mejor que las mediciones de los parámetros del nivel ecosistémico, por lo que la tendencia más esperable en la investigación de los ciclos de los nutrientes en un inmediato futuro será muy probablemente la de profundizar cada vez más en el conocimiento de la autoecología de las especies más abundantes en nuestros ecosistemas. Es posible también que este enfoque contribuya a mejorar las posibilidades de gestión de nuestros recursos, dado que puede proporcionar un conocimiento más profundo sobre las auténticas bases de los procesos ecosistémicos.

FIGURA 2. RELACIONES ENTRE LONGEVIDAD FOLIAR Y : A) CONCENTRACIÓN DE NITRÓGENO FOLIAR; B) EFICACIA DE LA ABSORCIÓN DEL NITRÓGENO; C) CONCENTRACIÓN DEL NITRÓGENO EN LA HOJARASCA DESPRENDIDA Y D) TIEMPO DE RENOVACIÓN DEL NITRÓGENO FOLIAR.



BIBLIOGRAFIA.

- CHABOT, B. F. Y HICKS, D. J. (1982). *The ecology of leaf life spans*. Ann. Rev. Ecol. Syst., 13, 229-259.
- COLEY, P. D. (1988). *Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense*. Oecologia, 74, 531-536.
- ELDREDGE, N. (1986). *Information, economics and evolution*. Ann. Rev. Ecol. Syst., 17, 351-369.
- ESCUADERO, A., MANZANO, J. Y DEL ARCO, J. M.. (1988). *Nitrogen concentrations in the leaves of different Mediterranean woody species*. Ecologia Mediterranea (en prensa).
- HULL, D. L. (1980). *Individuality and selection*. Ann. Rev. Ecol. Syst., 11, 311-332.
- LAJTHA, K. Y KLEIN, M. (1988). *The effect of varying nitrogen and phosphorus availability on nutrient use by Larrea tridentata, a desert shrub*. Oecologia, 75, 348-353.
- SATLER, R., (1986). *Biophilosophy*. Springer-Verlag, 284 pp.
- SWITZER, G. L. Y NELSON, L. E. (1972). *Nutrient accumulation and cycling in Loblolly pine (Pinus taeda L.) plantation ecosystems: the first twenty years*. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 36, 143-147.