

Teórico

Unidad 12. La sucesión y los disturbios

Presentación 1. Estrategias y sucesión. Presentación 2. Sucesión y disturbios

El objetivo de estas presentaciones es analizar procesos de cambio de la estructura de bosques que ocurren como consecuencia de procesos internos o en respuesta a factores externos. Para entender el desarrollo de esos procesos de cambio de la estructura del bosque retomamos temas ya vistos y avanzamos sobre la definición de “estrategias” de las especies. Esas “estrategias” intentan identificar especies que responden de manera similar frente a cambios en la disponibilidad de recursos y las reúnen en grupos a los que suele denominarse “estrategias” o “tipos funcionales”. Frecuentemente esos grupos de especies reciben nombres relacionados con la respuesta a la luz, aunque en realidad pueden representar la respuesta frente a las variaciones en la disponibilidad de diferentes recursos. Las especies que son reconocidas como pertenecientes a determinada estrategia en general tienden a parecerse en caracteres morfológicos, fisiológicos y reproductivos que fueron adquiriendo a través de un proceso evolutivo. Las diapositivas pueden tener texto en español o en inglés porque muchas fueron tomadas de trabajos originales en esos idiomas. Familiarizarse con los textos en inglés es una necesidad en el campo laboral de cualquier profesional porque gran parte de la bibliografía técnica y científica más actualizada suele estar en ese idioma.

Actividad: Se propone la lectura de dos presentaciones en diapositivas y responder las preguntas que se presentan al final del texto, a partir de ese contenido y del material recomendado.

Material de lectura recomendado

Medina et al. 2019. Relación entre estrategias de historia de vida y atributos funcionales en especies arbóreas del Bosque Atlántico semideciduo de Misiones. *Ecología Austral* 29: 389-390.

http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/827

Gonzalez et al, 2014. *Ecología de disturbios y su influencia en los bosques templados de Chile y Argentina.*

https://www.researchgate.net/publication/265013523_Ecologia_de_disturbios_y_su_influencia_en_los_bosques_templados_de_Chile_y_Argentina

Presentación 1. Estrategias y sucesión

1. Las “estrategias” intentan identificar especies que responden de manera similar frente a factores que cambian la estructura del bosque e implican cambios en la disponibilidad de recursos como la luz.

2. Las especies que responde de manera similar frente a esos cambios presentan características similares. Por ejemplo árboles de pequeño tamaño, crecimiento rápido, madera de baja densidad, alta tasa reproductiva o, especies de mayor tamaño, crecimiento lento, alta densidad de la madera, baja tasa reproductiva. Esas diferencias se entienden como una “correlación entre caracteres que fue ocurriendo a a través de procesos de selección natural.
3. Independientemente de los cambios provocados por modificaciones de la estructura, en el bosque existe una fuerte variación en la disponibilidad de luz en el perfil vertical.
4. Desde la parte más alta del dosel donde una importante proporción de la luz es interceptada por la copa de los árboles del dosel.
5. Por debajo del dosel existen otros estratos en los que la luz sigue siendo interceptada y se conforma un complejidad en la estructura vertical.
6. Esa estructura vertical determina que la disponibilidad de luz disminuya rápidamente al acercarse al suelo del bosque. La disminución de la disponibilidad de luz en el gradiente vertical queda descrita por un modelo matemático propuesto por Lambert y Beer.
7. La disponibilidad de luz en los estratos bajos varía entre bosques con distinto grado de ocupación que puede expresarse por el área basal.
8. Y en las situaciones con mayor disponibilidad de luz existen mayores tasas decrecimiento de los árboles en fases juveniles.
9. Pero la respuesta del crecimiento a diferente disponibilidad de luz depende de características de las especies que determinan un comportamiento de tolerante o intolerante a la sombra. El grafico muestra las diferencias en la tasa de asimilación de carbono que luego se corresponden con tasas de crecimiento. Las especies intolerantes se denominan demandantes de luz y las otras tolerantes a la escasez de luz. Esta caracterización frecuentemente se correlaciona con su comportamiento respecto de otros recursos.
10. Los disturbios pueden modificar condiciones y recursos.
11. La caída de unos pocos árboles por efecto del viento puede reducir la cobertura del dosel y cambiar la temperatura y humedad del aire y el suelo, la disponibilidad de luz, agua y nutrientes.
12. La formación de estos claros puede favorecer el crecimiento de algunas especies e incidir negativamente sobre otras.
13. El efecto de disturbios como la caída de árboles por el viento puede alcanzar mayores magnitudes como los bosques tropicales afectados por huracanes.
14. Luego del disturbio ocurren procesos que tienden a “recuperar” estados similares al existente antes del disturbio a través de una “serie” de pasos que conforman un proceso conocido como “sucesión ecológica”. (no toda la bibliografía está en inglés o español). Los aspectos conceptuales de la sucesión fueron cambiando mucho desde sus inicios hace alrededor de 100 años. En su definición más clásica la sucesión es un proceso de reemplazo de especies, con etapas ordenadas y

predecibles (etapas secundarias) que alcanza finalmente el estado del bosque “primario” o “etapa climax”.

15. Se puede entender ese gradiente de situaciones desde el sitio recién afectado hasta las etapas más avanzadas de la sucesión, representan un gradiente en la predominancia de especies demandantes de luz hasta situaciones en las que predominan especies tolerantes. Teniendo en cuenta esa tendencia se las suele denominar pioneras y no pioneras. A las etapas intermedias se las suele denominar etapas secundarias iniciales y etapas secundarias tardías.

16. En función de la respuesta a la disponibilidad de recursos, sus hábitos de crecimiento y reproducción, las especies responden de manera diferente a la ocurrencia de disturbios y pueden reunirse en distintas estrategias.

17. Por ejemplo, en los bosques húmedos de NO de Argentina (Yungas) se pueden encontrar especies muy contrastantes como el aliso del cerro (*Alnus acuminata*) es un árbol de pequeño tamaño, baja densidad de la madera, crecimiento rápido, demandante de luz, semillas pequeñas y muy numerosas. Además es una especie de vida corta. Por otro lado, el nogal criollo (*Juglans australis*) es un árbol de mayor tamaño, alta densidad de la madera, bajo crecimiento, tolerante a la sombra produce pocas semillas pesadas y es una especie longeva.

18. Las especies como el aliso son denominadas “r” y sus poblaciones suelen fluctuar en el tiempo mientras que las especies como el nogal son denominadas “k” y suele presentar poblaciones más estables en el tiempo. Estas especies tiende a representar extremos entre r y k pero se trata un gradiente continuo.

19. Muchas características morfológicas, fisiológicas y reproductivas se correlacionan en este esquema de clasificación de las estrategias de las especies.

20. Otro esquema de clasificación de las estrategias de las especies fue propuesto por Grime y plantea tres “tipos” de especies que representan extremos de una caracterización y se denomina el esquema CSR. El planteo de Grime es que en los ambientes con buenas condiciones para el desarrollo de las plantas (alta productividad) y baja ocurrencia de disturbios, muchas especies con capaces de establecerse pero que predominan aquellas con mayores capacidades competitivas (C). En ambientes productivos pero alta frecuencia de disturbios predominan aquellas capaces de colonizar rápidamente (R). Finalmente, en ambientes con baja disponibilidad de recursos (alto estrés) las especies que predominan son las tolerantes a la escasez de recursos (S, “stress-tolerants”). Según Grime no hay especies adaptadas a ambientes con estrés y alta frecuencia de disturbios.

21. Las características de las plantas en el esquema de estrategias CSR de Grime son similares a las de las clasificaciones de pioneras-no pioneras, o “r” y “k”.

22. Muchos autores que trabajaron en bosques tropicales propusieron sus propias clasificaciones de estrategias de vida de las plantas todas con muchos elementos en común.

23. La densidad de la madera es uno de los caracteres morfológicos (atributos funcionales) que fue muy estudiado en relación con otras características que definen la estrategia de vida de las plantas. Por ejemplo con la longevidad.

24. También se consideran atributos foliares como la duración de las hojas (lifespan) y la dureza (toughness) y la concentración de taninos. Las hojas de vida más larga son más duras y tienen más taninos.
25. Las hojas más durables tienen menor concentración de nutrientes por lo que son menos activas fotosintéticamente.
26. Algunos ejemplos en los bosques del NO de Argentina (yungas).
27. En sitios con alta pendiente son frecuentes los disturbios como deslizamientos de ladera.
28. A orillas de los ríos la vegetación está sometida al efecto de avalanchas por lluvias intensas.
29. Las actividades humanas provocan grandes cambios en la estructura de los bosques desencadenando procesos de sucesión.
30. En las áreas de distribución de los bosques de Aliso, por encima de 2000 msnm aproximadamente, los incendios permiten la expansión de los pastizales.
31. Que luego son recolonizados por aliso.
32. En las primeras etapas se establecen bosques densos.
33. Otra especie arbórea pionera, de madera liviana, crecimiento rápido y vida corta es la “afata” (*Heliocarpus popayanensis*).
34. El cedro salteño (*Cedrela balansae*) es una especie de crecimiento rápido demandante de luz pero algo tolerante a la sombra, su madera es de densidad intermedia, presenta gran tamaño y es longeva. Se considera una pionera longeva.
35. La tipa (*Tipuana tipu*) presenta características similares de pionera longeva.
36. El fumo bravo (*Solanum granulatum-leprosum*) presenta características de pionera de vida corta pero sus semillas no son tan abundantes ni tan livianas, son dispersadas por aves. Puede regenerar como pionera o en claros.
37. EL laurel (*Phoebe porphyria*) Es un especie de frutos grandes pesados muy tolerante a la sombra. Abajo, la caída de un laurel permite el establecimiento de fumo bravo y el desarrollo de un cedro preexistente.
38. Otra especie longeva de gran tamaño y muy tolerante a la sombra es le horco molle (*Blepharocalyx salicifolius*) aunque sus frutos no son grandes y pesados como el laurel.
- 39 a 40. Ya fueron analizadas en clases anteriores. No las consideramos.

Presentación 2. Sucesión y disturbios

1. Los disturbios y la sucesión que mantienen a los sistemas vegetacionales en constante dinámica.

2. Los primeros conceptos para entender los procesos de la vegetación se vincularon con lo que hoy se conoce como modelos de equilibrio mientras que hoy predominan los enfoques de no equilibrio.
3. La estructura y composición de especies en un esquema de equilibrio dependen de las características del sitio y del clima. Tienden a permanecer constantes.
4. Por ejemplo las regiones húmedas de la patagonia se desarrollan bosques templados fríos dominados por Nothofagus.
5. En Misiones se desarrolla el bosque mixto subtropical.
6. En zonas secas del chaco predominan los bosques de algarrobo.
7. Y aún en un esquema de equilibrio se concibe que esas estructuras estables sean afectadas por disturbios como vientos, incendios, actividades humanas. En ese esquema conceptual, la sucesión, conduce a la vegetación a su estado climax.
8. Primeras ideas sobre la sucesión.
9. La sucesión se plantea como un proceso de recambio de especies a lo largo del tiempo con etapas ordenadas y predecibles.
10. El recambio de especies implica también un cambio fisonómico.
11. La sucesión es primaria si el sustrato sobre el cual se desarrolla nunca antes tuvo vegetación, como al desarrollarse sobre lava volcánica (enfriada) o en deslizamientos de ladera que exponen roca madre. La sucesión secundaria ocurre cuando, por ejemplo, un bosque es afectado por un incendio y las semillas u órganos vegetativos que sobrevivan pueden participar en la sucesión.
12. Deslizamiento con exposición de la roca madre.
13. Deslizamiento facilitado por actividades humanas.
14. Bosques asociados a sustratos volcánicos.
15. Colada de lava.
16. El vulcanismo afecta muchos bosques del mundo.
17. Es un fenómeno muy estudiado en Hawai.
18. Esta es la única razón por la que tomamos a Hawai como ejemplo.
19. Clements: existen grupos de especies que parecen y desaparecen juntos a lo largo de la sucesión Teoría del “superorganismo”.
Gleason: cada especie ocupa un intervalo de la sucesión en la medida que encuentre las condiciones apropiadas para su desarrollo. Independientemente de otras especies. Teoría individualista.
20. Existen tendencias que experimenta el sistema completo (toda la vegetación) a lo largo de la sucesión: aumenta la biomasa, aumenta la respiración, la productividad bruta aumenta pero puede tener un máximo en etapas intermedias.

21. Otras tendencias: aumenta la diversidad, aumenta el número de estratos vegetales, disminuye la tasa decrecimiento de las plantas y disminuye la productividad neta.
22. Los análisis a nivel del sistema completo (enfoques holísticos) diferencian dos conceptos útiles: (1) Resistencia: frente a un disturbio el bosque representado por la línea azul es resistente, no cambia. El bosque representado por la línea roja no es resistente, cambia. Resiliencia: cuando el bosque en azul resulta afectado tarda en recuperarse, es poco resiliente. En cambio el bosque en rojo se recupera rápidamente. Esto podría representar la biomasa de un bosque dominado por nogal frente al fuego (bosque azul) o de un bosque de aliso.
23. Connel y Slatyer propusieron un modelo mediante que intenta explicar los mecanismos de la sucesion. Las especies pioneras **“facilitan”** el establecimiento de las tolerantes a la sombra pero **“inhiben”** su propio establecimiento. Las especies establecidas debajo del dosel deben **“tolerar”** las condiciones bajo el dosel hasta crecer y superarlo o hasta que se forme un claro.
24. Pero en los enfoques del no equilibrio la mirada está puesta a nivel del paisaje en que predomina la heterogeneidad como consecuencia de la incidencia de disturbios y los procesos de sucesión.
25. Estos enfoques adquirieron desarrollo durante la década de los años 80 con lo que se denominó **“dinámica de parches”**.
26. La dinámica de parches concibe al paisaje como un conjunto de manchones de vegetación que se encuentran en distintas etapas de recuperación por la incidencia de disturbios. Y los disturbios son eventos poco predecibles.
27. Los procesos de recuperación, o sucesionales, no son iguales para todos lo manchones (o parches). Existen muchos factores aleatorios que inciden en esas diferencias.
28. No es lo mismo manchones pequeños rodeados de bosque.
- 29 Que manchones de mayor extensión en paisajes con menos bosque.
30. También resulta relevante que es lo que paso en el manchón, si fue utilizado para agricultura u otros usos que pueden afectar la fertilidad del suelo.
31. Una buena síntesis de los disturbios como procesos ecológicos.
32. Una definición de disturbio.
33. Tres características de los disturbios.
34. Los disturbios de mayor intensidad ocurren menos frecuentemente que los menos intensos.
35. Los disturbios de mayor extensión ocurren menos frecuentemente que los de menor extensión.
36. Los disturbios promueven cambios en la composición de especies entendibles en términos de sus estrategias.
37. La hipótesis del disturbio intermedio propuesta por diferentes autores plantea que los paisajes con mayor diversidad son lo que presentan frecuencias intermedias de disturbios porque combinan especies propias de etapas tempranas intermedias y maduras.

38. Cuando la frecuencia de disturbios es alta predominan los manchones con vegetación en etapas tempranas mientras que a bajas frecuencias de disturbio predominan los manchones con vegetación en etapas maduras.
39. La trayectoria sucesional de cada manchón, es decir, cuántas especies y qué especies hay en cada etapa, depende de una cantidad de factores poco predecibles.
40. Todos estos procesos confieren complejidad al paisaje.
41. El grado de desarrollo de cada manchón su tamaño y relaciones de distancia entre ellos afectan el movimiento de animales.
42. Mucho de esos animales son importantes dispersores de semillas y afectan la trayectoria de la sucesión en diferentes parches.

Preguntas

1. Si en un área de bosque nativo bajo manejo se extraen selectivamente árboles de una determinada especie del dosel superior. Explicar los cambios que podrían ocurrir en la disponibilidad de recursos en función del modelo de Lambert y Beer.
2. ¿Qué efectos podría tener ese cambio en términos de regeneración de diferentes especies tomando en cuenta las distintas clasificaciones de estrategias?
3. Si la especie extraída tiene una densidad de la madera media-baja, ¿es esperable que regenere debajo del dosel de ese bosque? Explicar tomando en cuenta las clasificaciones de estrategias y el modelo de Connell y Slatyer.
4. La extracción selectiva de algunos de los individuos podría estimular su regeneración.
5. En un área dominada por bosques del Chaco Seco pueden ocurrir incendios de baja intensidad y poca extensión o incendios intensos y de gran extensión. ¿Cuál es la frecuencia esperable para esos disturbios?
6. Los incendios de baja intensidad provocan la mortalidad de árboles individuales mientras que los de mayor intensidad eliminan casi completamente la cobertura arbórea. ¿Qué tipo de especies se verían favorecidas luego de estos incendios en términos de las diferentes estrategias de vida analizadas?
7. Si se reduce fuertemente la frecuencia de incendios en el área. ¿Qué cambios serían esperables en términos de: (a) la abundancia de especies de diferentes estrategias, (b) la presencia a nivel del paisaje manchones (parches) de bosque con diferente composición específica?
8. Dos manchones de bosque establecidos en áreas recientemente quemadas difieren en la composición de especies a lo largo del tiempo. ¿Qué factores pueden causar esas diferencias?
9. Un parche de bosque desarrollado en un área recientemente quemada. ¿Cómo se espera que cambien a lo largo del tiempo la biomasa, la diversidad y la productividad neta? ¿Cómo se puede explicar esas tendencias a partir de las estrategias de vida de las especies?

