The image features a high-contrast, black and white silhouette of a large, spreading tree with several birds perched on its branches. The tree is set against a bright, light background, creating a stark contrast. The overall composition is framed by a thick black border.

LA BIOSFERA Y SUS ECOSISTEMAS UNA INTRODUCCION A LA ECOLOGIA

Juan Pablo Lewis

Centro de Investigaciones en Biodiversidad y Ambiente. ECOSUR Serie de publicaciones técnicas N° 2

6. LOS BIOMAS TERRESTRES

Las comunidades vegetales caracterizadas por sus especies dominantes son los Tipos de Dominancia (Whittaker, 1978). Los distintos tipos de dominancia que presentan una misma fisonomía se reúnen en formaciones y una formación, con su zoocenosis y comunidad microbiana, constituye un bioma. Con frecuencia se utilizan los términos bioma y formación como sinónimos. Cada bioma puede considerarse un tipo de ecosistema.

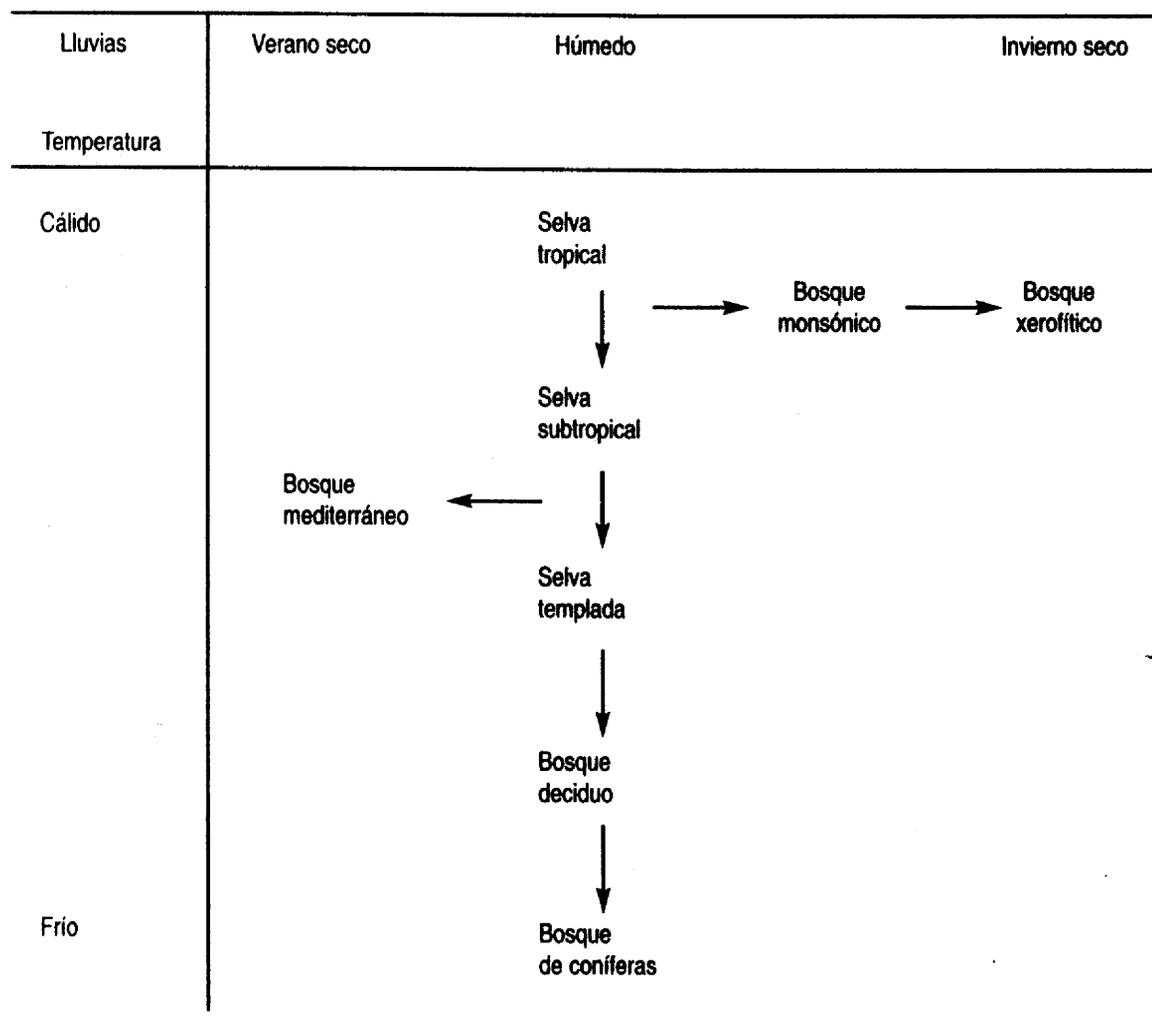
Se ha intentado clasificar los biomas, con mayor o menor éxito, de varias maneras. Entre las distintas clasificaciones están la de Schimper y Faber (1935), la de Dansereau (1957), basada fundamentalmente en la anterior y la de Ellenberg y Mueller-Dombois (1967), esta última sumamente detallada y compleja. Dansereau reúne a los distintos biomas terrestres, en cuatro grandes biocoros o unidades corológicas: el Bosque, la Sabana, el Pastizal y el Desierto. El bosque se caracteriza por tener un estrato arbóreo continuo, en la sabana el estrato arbóreo es discontinuo y en el pastizal está ausente. En los desiertos la vegetación es escasa o nula y una proporción muy grande del suelo está desnudo. A veces es muy difícil ubicar una determinada formación de una región, dentro de una categoría de cualquiera de las clasificaciones que se han propuesto y con frecuencia la acepción que los distintos ecólogos dan a cada término, suele ser un tanto personal.

En líneas generales la fisonomía de la vegetación y por lo tanto los grandes biocoros y sus biomas, son una respuesta al clima. Es por ésto que la biosfera se ha dividido en grandes áreas climáticas, cuya vegetación tiene una fisonomía particular. En los climas húmedos se instalan bosques y donde la aridez es extrema, los desiertos. Sin embargo el suelo, o algún otro factor, puede impedir que se establezca un determinado tipo de vegetación en climas que podrían sostenerla.

En las regiones ecuatoriales húmedas los climas son equilibrados, es decir, no presentan estacionalidad, debido a que no tienen periodicidad térmica y las lluvias están distribuidas más o menos uniformemente a lo largo del año. Al aumentar la latitud aumenta la periodicidad térmica y disminuye la temperatura media anual. El extremo ocurre en las altas latitudes que tienen climas polares. La precipitación media anual varía según las regiones y las lluvias pueden estar concentradas en una estación determinada, por lo que se presenta una estación seca. Si la estación seca coincide con la estación más fría, el clima es de tipo monsonico y si coincide con la estación más calurosa, es de tipo mediterráneo. La estación seca puede ser más o menos larga y si es muy larga y la precipitación anual es escasa, el clima es semiárido o árido. Los climas muy áridos, con lluvias esporádicas, ya sean calurosos o fríos, son los climas desérticos. Los climas marítimos o de las regiones próximas al mar, suelen ser moderados, ya que no hay gran oscilación entre la temperatura del mes más cálido y el mes más frío. El rango de variación aumenta con la distancia al mar dando lugar a los climas continentales.

Los biomas se distribuyen de acuerdo a los climas, siguiendo gradientes geográficos de variación térmica y precipitación. Debido a los accidentes geográficos también se produce una variación de la vegetación con la altura, como se señaló en el capítulo anterior. La vegetación de la llanura vecina al sistema orográfico es la que corresponde al área climática de la región y sobre las laderas de las montañas se distribuyen distintos biomas, siguiendo gradientes de altura.

Figura 51. Distintos tipos de bosques en relación a la temperatura y el régimen de lluvias.



La cenoclima que resulta del gradiente de altura, se parece en cierta medida, a las cenoclimas que se producen siguiendo los gradientes geográficos. La respuesta de la biota a una mayor altitud es similar a la respuesta a una mayor latitud.

Los suelos se forman a partir de la roca madre, pero su desarrollo está fuertemente influido por el clima y la vegetación. Por esta razón los distintos biomas están asociados a determinados tipos de suelo. Los bosques de climas cálidos tienen suelos lateríticos y los de climas fríos están asociados a suelos podzólicos; los suelos chernozémicos son suelos de pastizales y en los desiertos el suelo está poco desarrollado, o es simplemente el material madre más o menos disgregado.

Disturbios recurrentes modelan la estructura de la vegetación y algunos biomas deben su existencia al régimen particular de disturbio del área en que se encuentran. Muchas sabanas existen debido a que incendios recurrentes impiden que se desarrolle completamente el estrato arbóreo y el área sea ocupada por el bosque.

6.1. EL BOSQUE

Los bosques se caracterizan por tener por lo menos un estrato arbóreo continuo y su estructura es más o menos compleja según el tipo de bosque de que se trate. El estrato herbáceo suele ser pobre y en algunos bosques está ausente.

Los climas en que se encuentran los bosques, por lo general son húmedos, pero pueden tener una estación seca y son cálidos, templados o fríos. La complejidad estructural de los bosques y su diversidad aumenta con la temperatura y humedad. El suelo de los bosques tropicales y subtropicales, por lo general es laterítico y el de los climas templados y templado-fríos es podzólico, pero hay otros tipos de suelos forestales.

6.1.1. Distintos tipos de bosques

Los principales tipos de bosques se muestran en el diagrama de la figura 51, en el que se puede apreciar claramente la cenoclima determinada por el gradiente de temperatura. Los gradientes de humedad son más difíciles de ver, ya que la estación seca puede coincidir con el verano o con el invierno y pueden darse a distintos niveles de temperatura.

Figura 52. Selva tropical en el este de América Central.



Además hay otros tipos de bosques, cuya presencia se debe a la altura en regiones montañosas, o a condiciones edáficas.

6.1.1.1. Selva tropical

Las selvas tropicales (figura 52) se encuentran en climas equilibrados, cálido-húmedos, sin periodicidad térmica o hídrica. Los suelos suelen ser lateríticos, con muy poca materia orgánica y los nutrientes en su mayor parte, están almacenados en la vegetación. Si la cubierta vegetal se destruye, los suelos son fácilmente erosionados y pierden rápidamente su fertilidad.

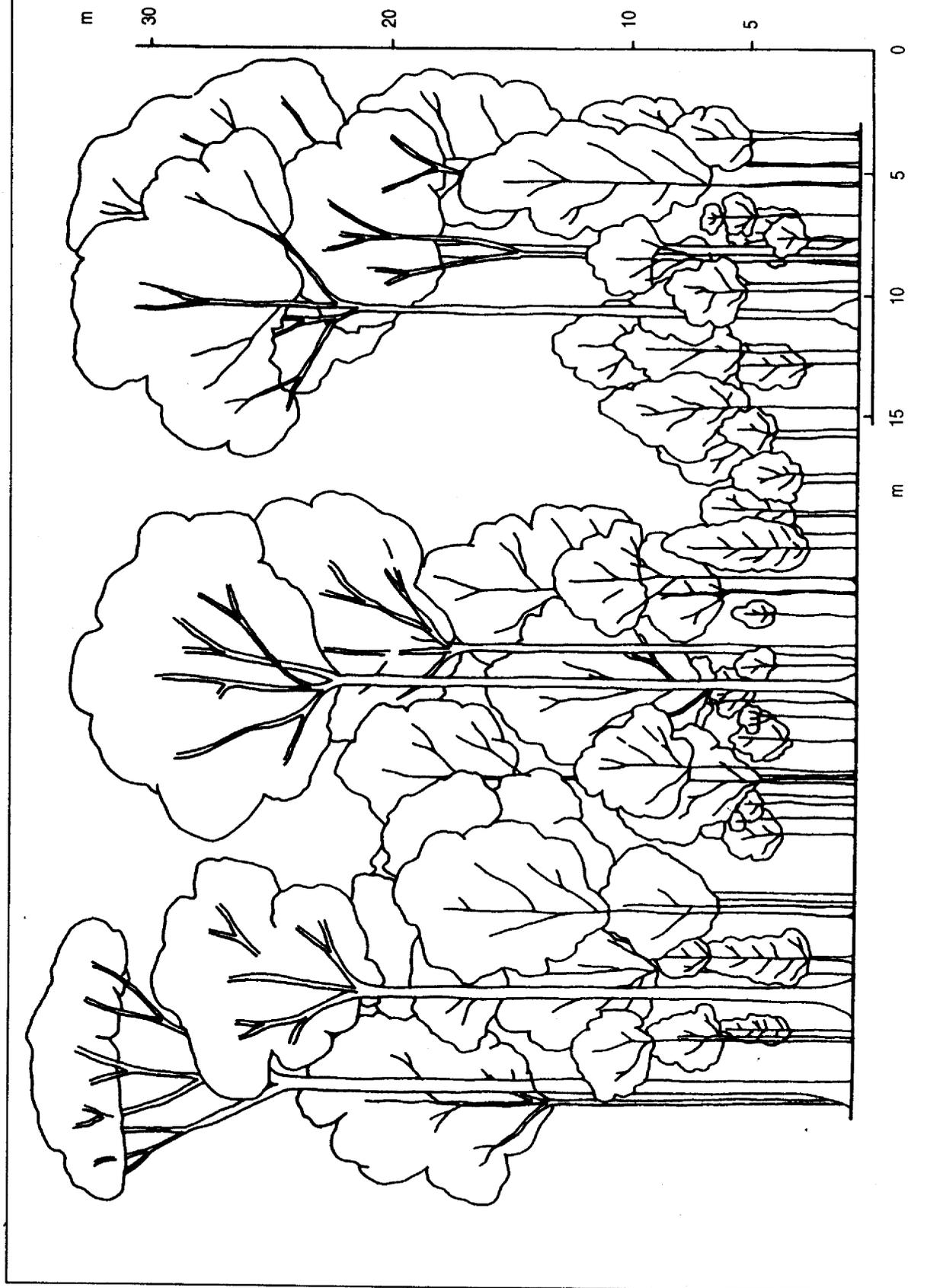
En estas selvas, la flora es muy rica y es difícil distinguir una especie dominante, por lo que se denominan selvas mixtas. La estructura de la vegetación es muy compleja. Hay varios estratos arbóreos, el más alto, a veces superior a 30 m de altura es discontinuo, son los árboles emergentes cuya copa suele ser aplanada o en forma de sombrilla; debajo de éste hay un estrato arbóreo de 20 m o más de altura, más o menos continuo con árboles de copa globosa y luego un estrato arbóreo, en general continuo y frecuentemente más denso que los anteriores, de 10 a 15 m de altura con árboles de copa cónica o elongada hacia arriba (figura 53). Por debajo de los estratos arbóreos hay un estrato de leñosas y algunas hierbas altas, pero entre las leñosas muy pocas son arbustivas, la mayoría son renovales de los árboles de los estratos superiores. En el sotobosque hay un estrato herbáceo relativamente pobre. En todo el perfil de la selva son muy abundantes los epífitos y las lianas.

Los estratos arbóreos con frecuencia están unidos y suele ser difícil distinguirlos. Los estratos tienen sus especies características, pero salvo en los más altos, puede haber especies de otros estratos que aún no han alcanzado su altura máxima. El plano que une la parte inferior de las copas del segundo estrato comenzando desde arriba, es sinuoso y separa la zona "eufótica" por encima de él, de la zona "oligofótica" por debajo. En la zona eufótica los árboles están más o menos expuestos a la luz solar, por lo que es la parte de mayor productividad de la selva; el aire se mueve y las flores y los frutos proveen alimento abundante a la fauna herbívora que habita o vuela en esa zona. La zona oligofótica es más sombreada, el aire está quieto, la temperatura y humedad son más constantes que en la zona superior y las flores y frutos son relativamente escasos.

Debido a la falta de estacionalidad del clima, la vegetación no presenta periodicidad y los árboles son siempreverdes de hojas anchas. Sin embargo, a pesar de que la estacionalidad está muy poco marcada o es imperceptible, a veces, los individuos de algunas especies florecen sincrónicamente en una época determinada del año, que en muchos casos suele coincidir con el paso de aves migratorias. Esto último puede ser debido a que esas aves favorecen la polinización, o son indispensables en algún otro aspecto de la biología reproductiva de las especies vegetales.

Las selvas tropicales más importantes son las de Amazonia en América, pero también se encuentran en el este de América Central, en la cuenca del Congo en África y en Bengala y Malasia en Asia.

Figura 53. Diagrama del perfil de una selva tropical mixta en la Guayana Británica (según Davis & Richards, 1934).



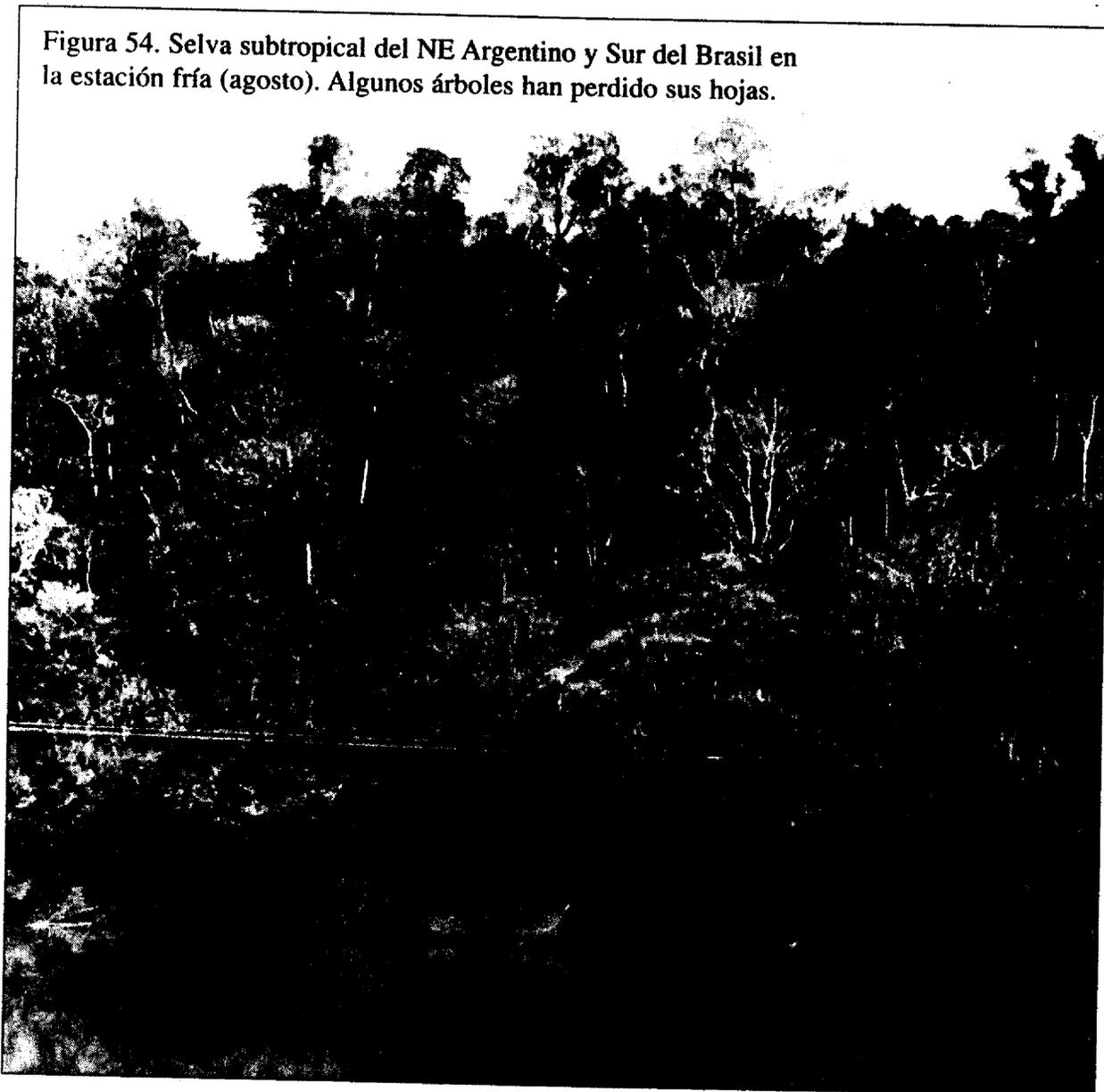
6.1.1.2. Selva subtropical

Se encuentran en las regiones subtropicales húmedas, donde el clima es cálido o templado-cálido, pero con periodicidad térmica notable y a veces una moderada periodicidad hídrica (figura 54). Los suelos con frecuencia también son lateríticos.

La flora de estas selvas es muy rica, aunque más pobre que en las selvas tropicales y con frecuencia no hay especies dominantes, por lo que también son selvas mixtas. La estructura de la vegetación es compleja como en las selvas tropicales, con abundantes epífitos y lianas. La periodicidad de la vegetación es notable, las distintas especies florecen en determinadas épocas del año y si bien la mayoría de las especies de árboles son siempreverdes y de hoja ancha, hay algunas especies caducifolias.

Estas selvas son muy comunes en el sur de Brasil hasta el Paraguay y noreste argentino. También se las encuentra en África, en el sureste asiático e islas del Pacífico.

Figura 54. Selva subtropical del NE Argentino y Sur del Brasil en la estación fría (agosto). Algunos árboles han perdido sus hojas.



6.1.1.3. Selva templada

Se las encuentra en climas húmedos con inviernos relativamente fríos. Los suelos no son lateríticos ni podzólicos, sino suelos forestales de otro tipo. La flora es mucho más pobre que en las selvas tropicales y subtropicales y se distingue una especie dominante. La estructura de la vegetación es más simple, el estrato arbóreo es muy alto, las especies en su mayoría son siempreverdes, aunque hay algunos árboles deciduos. Los epífitos y lianas son poco abundantes. La periodicidad de la vegetación es notable. Los ejemplos más importantes de este bioma son las selvas de *Agathis australis* y *Notophagus sp.* de Nueva Zelanda y la Selva Valdiviana de *Notophagus dombeyii* en el sur de Chile y Argentina (figura 55).

Figura 55. Selva Valdiviana en los Andes Australes. La especie dominante es *Notophagus dombeyii* (Cohiue).

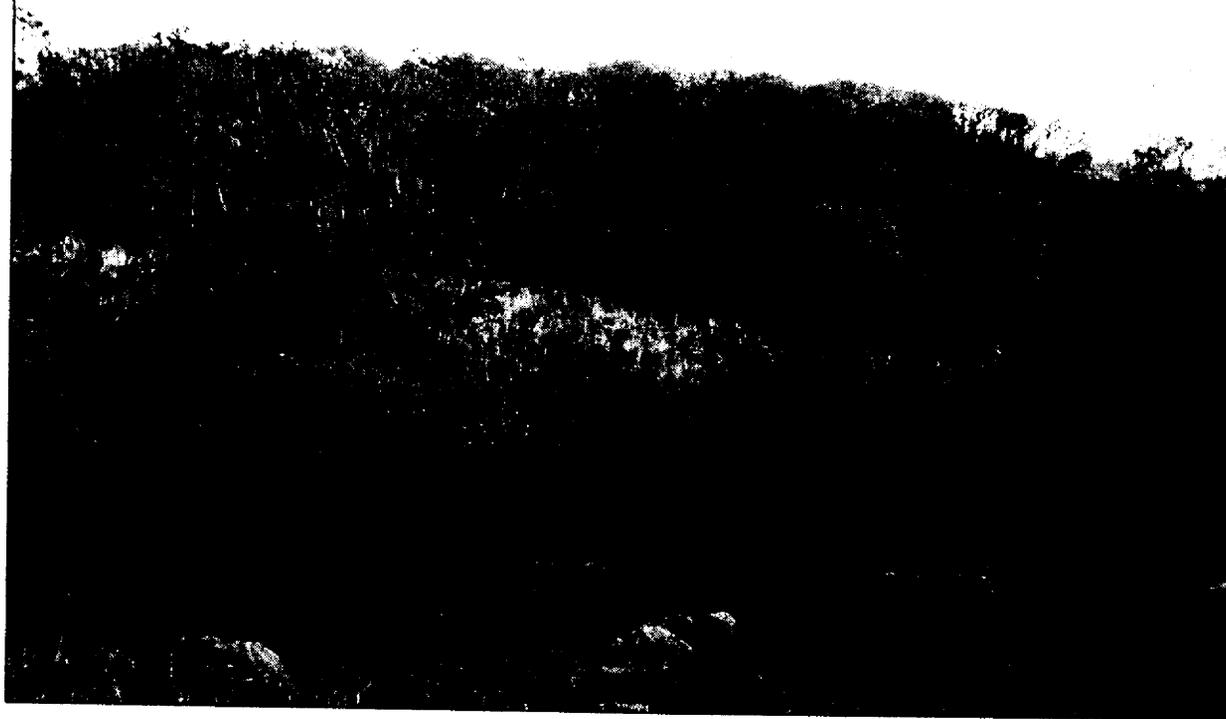


6.1.1.4. Bosque deciduo

Se encuentran en climas húmedos con invierno marcado, no demasiado largo, con frecuentes nevadas. Los suelos son profundos humíferos. La flora es relativamente pobre, tienen un estrato arbóreo alto continuo, donde se distingue una especie dominante y a veces es prácticamente uniespecífico. Los árboles son deciduos de hojas anchas, no hay lianas y epífitos. El estrato herbáceo está formado por geófitas (plantas con bulbos y rizomas), que se desarrollan antes de que los árboles estén cubiertos de hojas, florecen y antes del verano muere su parte aérea y son reemplazados por hemicriptófitas esciófilas (hierbas perennes sombrívagas), cuya parte aérea muere al final del verano. La periodicidad de estos bosques es muy marcada y el hecho más saliente es la caída de las hojas de los árboles en el otoño y la desaparición del estrato herbáceo en el invierno.

Estos bosques son propios de la zona nemoral del hemisferio norte, donde las especies dominantes son *Acer saccharum*, *Fagus grandiflora*, *Quercus sp.*, *Betula sp.*, etc. que se en-

Figura 56. Bosque tropical caducifolio (tipo monzónico) en el oeste de Nicaragua, durante la estación seca (febrero).



cuentran en el este de América del Norte, centro-norte de Europa hasta más allá de los Urales y este de Asia. En el hemisferio sur prácticamente no existen, aunque hay algunos bosques caducifolios de *Notophagus sp.* en el sur de Chile y Argentina.

6.1.1.5. Bosque de coníferas

Se encuentran en climas húmedos de invierno riguroso y prolongado. El suelo es el podzol típico, con una capa superficial de abundante mantillo. El estrato arbóreo con frecuencia es muy alto y uniespecífico, de coníferas que son siempreverdes y sus hojas son aciculares. El estrato herbáceo es muy pobre, pero suele haber un importante estrato de musgos y líquenes. La capa de abundante mantillo que cubre y protege al suelo está formado por las hojas caídas de los árboles, que se descomponen lentamente debido a las bajas temperaturas. Este mantillo, asociado a la baja intensidad luminosa a nivel del suelo, impide el desarrollo de un estrato herbáceo importante.

Aunque los árboles son siempreverdes, la periodicidad de la vegetación es muy marcada. La permanencia de las hojas durante el invierno es una adaptación a la brevedad del período de vegetación. En la primavera la fotosíntesis es activa cuando aún no se han desarrollado las hojas nuevas. En ese momento hay un gran desarrollo del follaje y a fin del otoño las hojas viejas caen, pero queda una importante masa foliar, que podrá aprovechar inmediatamente las condiciones favorables para la fotosíntesis cuando aumente la temperatura e iluminación en la próxima primavera.

Estos son los bosques de *Picea glauca*, *Picea mariana*, *Picea abies*, *Abies balsamea*, *Abies lasiocarpa*, *Abies sibirica*, *Larix laricina*, *Larix sibirica*, *Tsuga heterophylla*, *Pinus sylvestris*, *Pinus cembra*, etc. del Canadá, norte de Europa y Siberia.

6.1.1.6. Bosque monzónico

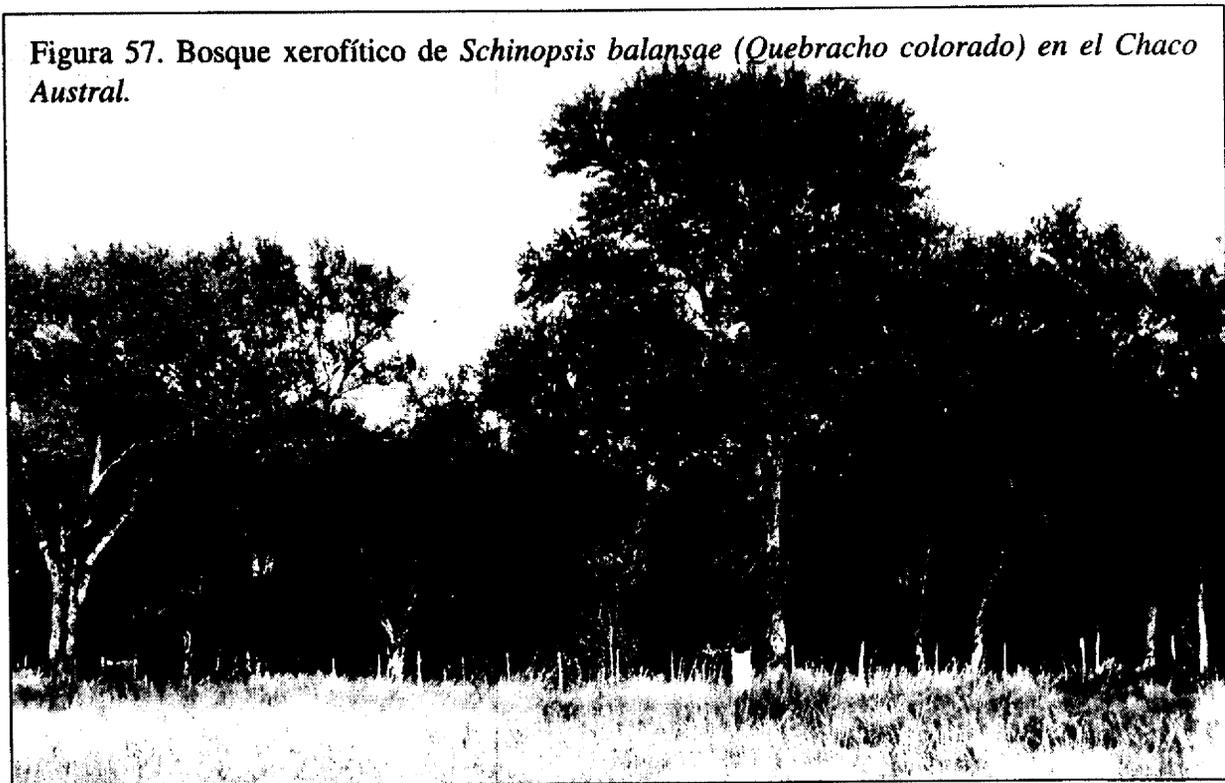
Aparecen en climas cálidos o templado-cálidos húmedos de las regiones tropicales o subtropicales, pero que tienen una estación seca que coincide con la estación más fría del año. Los suelos de estos bosques con frecuencia son lateríticos, pero también se encuentran otros tipos de suelos. Su flora es rica y la estructura es similar a la de las selvas tropicales y subtropicales, con lianas y epífitos, pero los árboles son más bajos y la vegetación no es tan lujuriosa. La característica más sobresaliente de estos bosques es que la mayoría de los árboles pierden las hojas en la estación seca y sobre todo al final de ella, se encuentran desnudos. Reverdecen al iniciarse la estación lluviosa. Solamente conservan las hojas los árboles que están a lo largo de los cursos de agua.

Se los encuentra en la India, sureste asiático (Burma e Indochina), en África rodeando en casi todo su perímetro a las selvas tropicales y en el oeste de América central (figura 56).

6.1.1.7. Bosque xerofítico

Aparecen en climas cálidos o templado-cálidos más secos que los de los bosques monzónicos, con una estación seca prolongada que coincide con la estación fría (figura 57). Los suelos pueden ser lateríticos, pero también hay otros tipos de suelos, con frecuencia con rasgos de halomorfismo. La flora es más pobre que la de las selvas y bosques monzónicos y la estructura es más simple. Los estratos arbóreos suelen ser menos densos que en los bosques anteriores, con árboles espinosos y con frecuencia de hojas pequeñas. Tienen epífitos, pero menor cantidad de lianas que las selvas. Pueden tener un estrato arbustivo importante. En la estación seca la mayoría de los árboles pierden sus hojas y los que la conservan tienen hojas coriáceas. Durante la estación seca también se reduce sensiblemente el estrato herbáceo, que en algunos casos desaparece totalmente.

Figura 57. Bosque xerofítico de *Schinopsis balansae* (Quebracho colorado) en el Chaco Austral.



- Se los encuentra en la región chaqueña de América del Sur y en algunos lugares del África. Se los puede considerar como el extremo seco de los bosques monzónicos o como una transición entre éstos y los espinales.

6.1.1.8. Bosque mediterráneo

Estos bosques se encuentran en climas templados con verano seco e invierno moderado húmedo (clima mediterráneo). Los suelos cubiertos de mantillo, tienen un horizonte húmico oscuro y debajo, un horizonte profundo rojizo calcáreo arcilloso (Rendzina). La flora de los bosques mediterráneos del viejo mundo no es muy rica, pero en los de California es relativamente más rica. La estructura de estos bosques es bastante simple, tienen un estrato arbóreo denso de poca altura (15 - 20 m), de árboles siempre verdes de hojas coriáceas pequeñas, a veces uniespecífico; un estrato arbustivo que forma un matorral y un estrato herbáceo poco denso.

La periodicidad es muy marcada. Tienen dos estaciones de reposo, una invernal debido al frío y otra estival provocada por la sequía. La época de crecimiento y floración más importante es la primavera, pero con las lluvias otoñales se produce otra estación de crecimiento menos importante que la de primavera.

Los bosques mediterráneos están ubicados, de allí su nombre, alrededor del mar Mediterráneo y el ejemplo típico es el encinar de *Quercus ilex*, pero hay otros bosque mediterráneos cuyas dominantes son *Quercus suber* (alcornoque), *Olea oleaster* (olivo silvestre), *Quercus coccifera*, etc. También existen bosques de este tipo en California. Cuando estos bosques se degradan son reemplazados por un matorral de arbustos espinosos, como el maquis o la garigue del mediodía francés. Una formación parecida a éstas es el chaparral de California, que es el resultado de un clima más seco e incendios repetidos.

6.1.1.9. Bosque australiano

Los bosques australianos están en climas de régimen hídrico similar al mediterráneo, esto es, con lluvias invernales pero algo más secos y sobre suelos muy pobres. Debido a la insularidad de Australia tienen una flora muy particular. El estrato arbóreo es alto y su dominante es alguna especie del género *Eucalyptus*, que tienen hojas coriáceas perennes.

6.1.1.10. Bosques de altura

Como se señaló en la primera sección de este capítulo, la cenoclima que se produce por el gradiente de altura, es muy parecida a la debida al gradiente geográfico; por lo tanto, existen variantes de los biomas descritos que aparecen en las laderas de las montañas. Si un sistema montañoso se encuentra en un clima de bosques, con frecuencia el bosque pedemontano es más húmedo, florísticamente más rico y con estructura algo más compleja que el bosque de la llanura circunvecina. Sobre la ladera aparecen bosques distintos debido al gradiente de temperatura y de humedad que genera el gradiente de altura. También es distinto el bosque que se instala en una meseta al de la llanura cercana, ya que aunque las precipitaciones no varíen, la temperatura es menor. Los suelos de las laderas son suelos poco desarrollados, con detritos y afloramientos rocosos y acumulación de agua y humus en bolsillos que resultan de las irregularidades de la superficie. Además los suelos de las laderas están sujetos a una constante erosión hídrica, por lo que continuamente se producen procesos de destrucción y construcción del suelo.

6.1.1.10.1. Selva montana

En las laderas bajas el clima es más húmedo y frío que en el pedemonte y gran parte de la precipitación se produce como neblina, de allí que se la denomine selva nublada. Su estructura es muy parecida a la de las selvas tropicales y subtropicales aunque su flora puede ser más pobre y suele distinguirse una especie dominante o más abundante que las otras. Las laderas orientales de las sierras preandinas y los Andes de Bolivia hasta Tucumán (Argentina) están cubiertos por este tipo de selvas.

6.1.1.10.2. Bosque montano

Si las montañas son suficientemente altas, por encima de la selva montana el clima es frío y los bosques son caducifolios con un estrato arbóreo donde predomina una especie.

6.1.1.10.3. Pinares de altura

Se los encuentran en climas cálidos o fríos, pero siempre son más fríos que el pedemonte. Tienen un estrato uniespecífico, o florísticamente muy pobre, de coníferas. Ejemplo de estos bosques son los pinares de *Pinus oocotea*, *Pinus caribaea*, *Pinus radiata*, etc. de las montañas centroamericanas, los bosques de *Araucaria angustifolia* del planalto brasileño y los de *Abies alba* de los Alpes.

6.1.1.11. Bosques en galería

Estos son bosques o selvas estrechas, que se extienden a lo largo de las márgenes de los ríos. Son más higrofilos que los vecinos debido a la alta humedad edáfica. Las selvas en galería se encuentran sobre suelos poco desarrollados, de textura fina y con abundante materia orgánica, en climas cálidos o templado-cálidos. Comparten especies con las selvas o bosques vecinos, pero tienen especies propias que no se encuentran en aquellos. Por lo general los árboles son perenifolios de hoja ancha. Los bosques en galería son más simples que las selvas y con frecuencia constituyen una etapa seral previa a las selvas en galería; están en suelos no desarrollados o sobre sedimentos de textura gruesa. Tienen un estrato arbóreo, a veces de una sola especie y sus individuos son coetáneos. La presencia de lianas y enredaderas suele ser un signo de decadencia de estos bosques, que se produce cuando se acumulan sedimentos finos sobre el sustrato. Los sauzales de *Salix humboldtiana*, *Salix babilonica*, etc. son ejemplos de este tipo de bosque.

6.1.1.12. Manglares

En realidad éste es un bioma del biociclo marino, ya que se encuentran en la zona entremareas de las costas de los mares tropicales. Las especies que los caracterizan tienen raíces con neumatóforos, que les permiten tomar aire por encima de la superficie del agua. Las especies dominantes más importantes pertenecen a los géneros *Rhizophora* (*Rhizophora mangle*, *Rhizophora mucronata*, *Rhizophora conjugata*) y *Avicennia*.

6.1.2. Las comunidades de animales de los bosques

Cada uno de los biomas tiene su propia comunidad animal y las especies son distintas en las distintas regiones del mundo, pero se pueden hacer algunas generalizaciones. Además muchas poblaciones animales se mueven de un bioma a otro según la disponibilidad de alimento o en distintas estaciones.

En los bosques y selvas tropicales y subtropicales son muy escasos o no existen los grandes mamíferos herbívoros. En esos bosques los vertebrados herbívoros más importantes son arborícolas: monos y aves que se alimentan de frutos y que desempeñan un papel muy importante en la dispersión de propágulos de las especies arbóreas; pero también hay algunos mamíferos como las corzuelas (*Mazama sp.*) en los bosques sudamericanos y varias especies del género *Cephalophus* en los bosques húmedos y selvas africanas, tapires, suidos, roedores y otros pequeños mamíferos que deambulan por el suelo. Los grandes carnívoros tampoco son muy abundantes en estos bosques, pero hay gran cantidad de aves insectívoras; sin embargo en las selvas hay algunos grandes felinos, como el jaguar (*Panthera onca*) de las selvas sudamericanas, el tigre (*Panthera tigris*) de las selvas del sur de Asia y algunos otros gatos salvajes y carnívoros menores. Son muy diversas y abundantes las poblaciones de insectos que se alimentan de hojas, frutos, semillas, néctar, etc. y de otros insectos y arañas que depredan a insectos.

En los bosques deciduos y de coníferas los principales mamíferos herbívoros son los ciervos (muchas especies de la familia de los cérvidos), otros ungulados y algunos roedores de hábito terrestre y arborícola, entre los que se destacan las ardillas (*Sciurus vulgaris*), aunque también hay otras especies. Entre los mamíferos carnívoros están los lobos (*Canis lupus*), aunque las manadas de esta especie también visitan otros biomas, algunos zorros, mustélidos y otros carnívoros menores. Los osos que habitan bosques, como el oso pardo (*Ursus arctos*), el oso grizzly (*Ursus horribilis*), el oso tibetano (*Ursus tibetanus*) y otras especies o subespecies, si bien pertenecen al orden taxonómico de los carnívoros y a veces depredan otros animales o comen carroña, tienen una dieta en su mayor parte vegetariana. También son importantes los insectos, pero no son tan abundantes como en los bosques y selvas tropicales.

6.1.3. Cadenas tróficas de los bosques

Las cadenas tróficas de los bosques son muy cortas y son relativamente escasas las cadenas predatorias, sobre todo en las selvas tropicales donde son raros los grandes herbívoros. Las cadenas parasitarias son más importantes que las cadenas predatorias, pero la mayor parte de la energía fluye por cadenas saprofíticas, que descomponen la gran cantidad de biomasa vegetal muerta que se acumula sobre el suelo. En las selvas, la descomposición de la materia orgánica es muy rápida, en cambio en bosques de coníferas es muy lenta, por lo que como ya se ha dicho, sobre el suelo se acumula una importante capa de mantillo que inhibe el crecimiento de las hierbas.

Figura 58. Diagramas de perfil y en planta de sabanas y pajonales.

