

De: Fernández-González, Federico. 1997. Bioclimatología. En: Izco, J. Botánica. McGraw-Hill-Interamericana de España. Madrid.

Introducción

La importancia decisiva del clima para la vida y la distribución de las plantas constituye una de las interacciones ecológicas más antiguamente percibidas por el hombre. Aunque ya los cazadores y recolectores paleolíticos debieron de ser conscientes de los efectos del clima sobre su dieta, será con el desarrollo neolítico de la agricultura, iniciado tras la culminación del último período glacial, cuando la constatación de la influencia del clima sobre las plantas se reafirme a través del conocimiento empírico de las mejores épocas para la siembra y la recolección, de los límites geográficos y altitudinales de los cultivos y de la selección de razas resistentes a las adversidades climáticas de cada territorio. Sobre el comercio de plantas vivas y de semillas con fines agrícolas, medicinales u ornamentales, se tiene noticia ya en las civilizaciones mesopotámicas y egipcias; en el 6000 a. C. está documentada la construcción de canales de irrigación de los cultivos en Mesopotamia; los calendarios fenológicos, que refieren las épocas del año en que se producen las fases más evidentes del desarrollo de las plantas, se conocían en China hace más de 2000 años.

Los razonamientos bioclimáticos más antiguos que han llegado hasta nosotros proceden del filósofo pitagórico Menestor de Sibaris, que en la segunda mitad del siglo V a. C. se planteó las relaciones entre el clima y el hábito perennifolio o caducifolio de los árboles, y las causas climáticas de que las plantas crezcan, florezcan y fructifiquen en distintos lugares. Estos planteamientos se formularon con ma-

yor rigor y detalle en las obras de Teofrasto (370-285 a. C.), que ponen de manifiesto por primera vez la estrecha adaptación de las plantas a los ritmos estacionales del clima y que se consideran los primeros tratados extensivos de botánica.

En la época romana destaca, entre otros, el tratado de Columela (siglo I), que analiza las relaciones entre muchas especies y variedades de plantas útiles y las condiciones ambientales más propicias para su desarrollo, desligando, sin embargo, el ámbito de las técnicas agrícolas del pensamiento botánico; una tendencia similar se aprecia en los autores árabes del medievo. Con alguna excepción, como la de José Acosta, que en su *Historia natural y moral de las Indias* (1590) anticipó interpretaciones e intuiciones meteorológicas notables para los conocimientos de la época, sólo surgirán nuevas aportaciones significativas sobre el tema cuando el clima se convierte en una realidad, además de perceptible, mensurable. Los primeros aparatos de medida no se inventan hasta los siglos XVII (pluviómetro, termómetro y barómetro) y XVIII (higrómetro y anemómetro), y aunque las mediciones sistemáticas se inician en Italia a fines del siglo XVII, el registro regular de datos climáticos sólo se estabiliza a mediados del siglo XVIII y principios del XIX.

En la primera mitad del siglo XVIII, Stephen Hales realiza los primeros experimentos cuantitativos que establecen la naturaleza de los flujos de agua en las plantas, relacionando la absorción radicular y la transpiración con la precipitación, y sugiere que la luz y el aire intervienen también en la nutrición vegetal, hipótesis que se comprobará progresivamente

608 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

a lo largo de la siguiente centuria. En la segunda mitad del siglo XVIII, el estudio de los fósiles y el resurgir de las ideas evolucionistas impulsado con el espíritu de la Ilustración, condujeron a autores como Buffon (*Histoire Naturelle*, 1749-1767) y Willdenow (*Grundriss der Krauterkunde*, 1792) a formular la hipótesis que atribuye la diversificación de las especies y sus extinciones masivas pretéritas a cambios climáticos acontecidos en el pasado. La mencionada obra de Willdenow puede considerarse asimismo como el punto de arranque de las ciencias de la vegetación o de la geobotánica, que conocerá un activo desarrollo a lo largo del siglo XIX, comenzando con las exploraciones de Humboldt y Bonpland (*Essai sur la Géographie des Plantes*, 1805) y Humboldt (*Ideen zu einer Geographie der Pflanzen*, 1807) (Fig. 15-1). Una de las líneas argumentales de estas obras pioneras, que subsistirá a lo largo del desarrollo de la nueva ciencia geobotánica, consiste en la apreciación del fenómeno universal de la zonación de la vegetación, es decir, en la expresión del determinismo climático sobre la distribución altitudinal y latitudinal de las plantas.

Con la incorporación de la teoría de la evolución biológica, formulada por Darwin (*On the Origin of species*, 1859), el estudio de los factores ambientales, y entre ellos los climáticos, se convierte en un nuevo paradigma de la investigación biológica, que reforzará el desarrollo de las ciencias de la vegetación



Figura 15-1. Alexander von Humboldt (1769-1859).

e incluso favorecerá la emancipación de otra nueva ciencia, la ecología. A finales del siglo, Julius Sachs y otros autores llevan a cabo los primeros estudios experimentales de los efectos del clima (temperatura y luz) sobre diversos procesos vitales de las plantas, y se publican extensas monografías sobre la distribución geográfica y climática de los vegetales, como la de Schimper (*Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*, 1898), y el primer tratado de ecología de Warming (*Plant Ecology*, 1895).

Modernamente han surgido disciplinas autónomas que tienen por objeto el estudio intrínseco del clima, como la climatología dinámica y la meteorología, lo que ha motivado que en la actualidad se reserve la denominación de *bioclimatología* para las aproximaciones al estudio del clima desde la perspectiva original de sus efectos sobre la abundancia y distribución de los seres vivos.

Escalas espaciales y temporales de variabilidad del clima

En sentido amplio, el clima comprende el conjunto de las características que definen el estado de la capa inferior de la atmósfera, en la que se desenvuelven los seres vivos. Estas características o *elementos del clima* (la radiación solar y la luz, la temperatura del aire, la presión atmosférica, el viento, la transparencia, composición y humedad del aire, la precipitación, la evaporación, etc.), parcialmente interrelacionadas, muestran pautas de variación espacial y temporal complejas, que en parte pueden explicarse en función de ciertas características geográficas o atmosféricas denominadas *factores del clima*. Uno de los primeros problemas de la bioclimatología consiste en disponer de repertorios de datos o mediciones homologables de los elementos del clima, lo cual requiere analizar sus distintas escalas de variación para reducirla a los componentes ecológicamente más significativos.

La variación espacial revela gradientes horizontales y verticales que se manifiestan en distintas escalas. El concepto de *macroclima* se reserva para los valores medios de los elementos del clima y de sus fluctuaciones regulares, que caracterizan el estado de la capa inferior de la atmósfera en cada lugar, con independencia de las influencias de la topografía, el suelo o la vegetación. Los registros de las estaciones meteorológicas normalizadas informan sobre el macroclima; para ello se adoptan las previsiones de medición correspondientes: termómetros y pluviómetros a 1,5 m y anemómetros a 10 m de altura sobre el suelo, sitios despejados, etc. (Fig. 15-2). Este tipo de datos, debidamente promediados a lo largo de un número suficiente de años, pueden considerarse representativos de las condiciones macroclimáticas

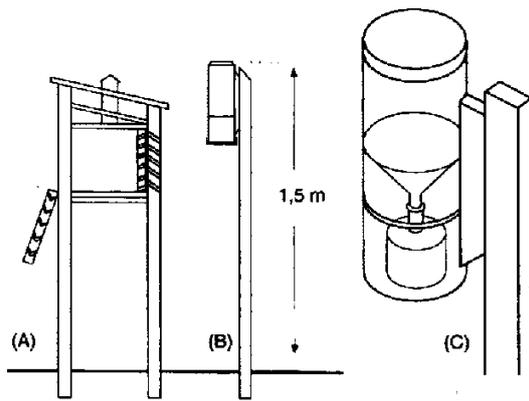


Figura 15-2. Elementos que componen una estación meteorológica termopluviométrica: (A) garita en cuyo interior se coloca el termómetro; (B) y (C) pluviómetro.

medias en radios que oscilan entre uno y varias decenas de kilómetros, dependiendo de la uniformidad del relieve.

Sin embargo, los valores de los elementos del clima correspondientes a la capa de aire comprendida entre unos 2 m por encima de la vegetación y 0,5-1 m bajo la superficie del suelo, pueden ser muy diferentes y, lo que es más importante, muestran una intrincada variación espacial, con gradientes verticales y horizontales cuya descripción requiere escalas de medición que oscilan entre unos centímetros y unos pocos metros. Estas variaciones locales de los elementos del clima, determinadas por la microtopografía, la vegetación y el suelo, constituyen el *microclima* (Fig. 15-3). Las mediciones microclimáticas reportan valores mucho más próximos a los que realmente experimentan los organismos, y en este sentido cabe destacar que las variaciones del microclima en una escala de pocos metros pueden alcanzar magnitudes superiores a las del macroclima en radios de cientos de kilómetros. La obtención de datos microclimáticos es costosa, tanto en lo que se refiere al instrumental necesario, como al tiempo y esfuerzo de muestreo, y por ello no se dispone de repertorios que permitan comparaciones de cierta envergadura geográfica. Sin embargo, es evidente que a través de la microclimatología pueden obtenerse explicaciones detalladas de muchas de las relaciones observadas entre la vegetación y el macroclima, así como aclaraciones de aspectos oscuros de esas mismas relaciones.

Entre los niveles macro- y microclimáticos se puede reconocer otro intermedio, que corresponde al *mesoclima* (o *topoclima*), es decir, a las variaciones locales del macroclima debidas a los efectos del relieve o del paisaje, como ocurre entre laderas de diferente orientación, en valles cerrados, entre territorios forestados, agrícolas o urbanizados, etc. Los datos meteorológicos reflejan, en ciertos casos, estas variaciones, cuyo alcance puede extenderse desde unos centenares de metros hasta unos pocos kilómetros, aunque para evitarlas se aconseja tomar precauciones en la elección del emplazamiento de las estaciones meteorológicas.

Aún cabe distinguir una última escala de estudio de los elementos del clima, correspondiente al intervalo atmosférico situado a no más de unos pocos milímetros sobre la superficie del suelo o de los orga-

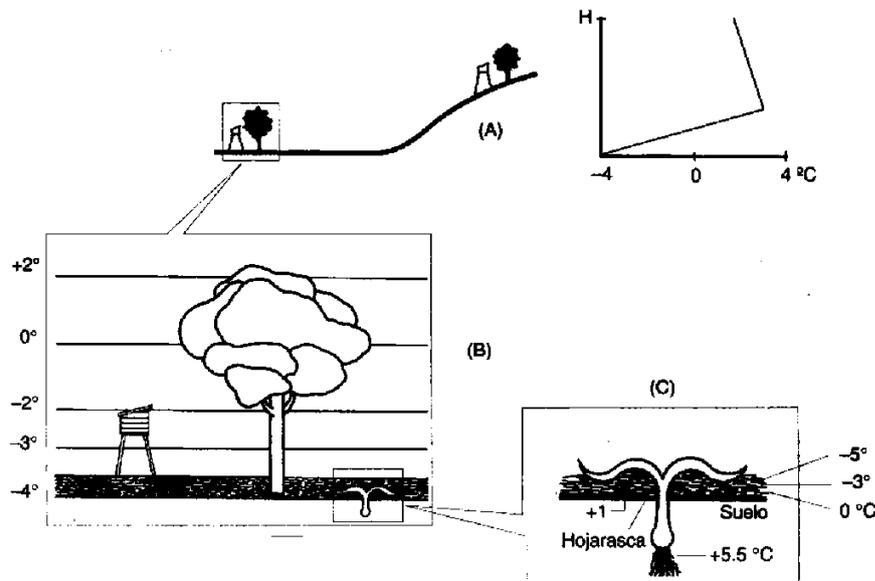
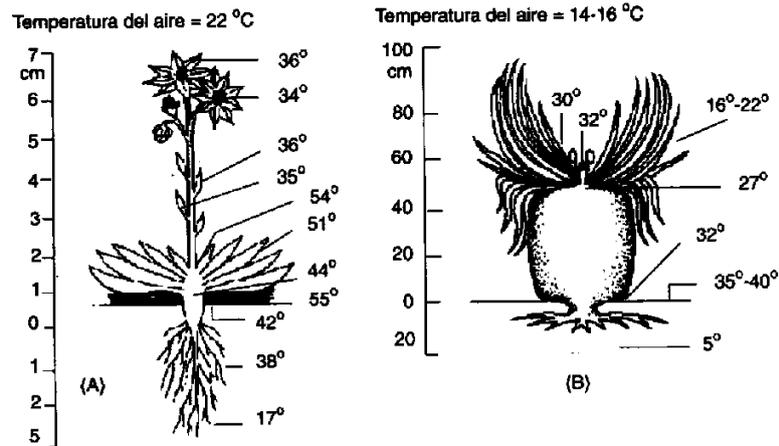


Figura 15-3. Escalas espaciales de variación de las temperaturas durante una típica situación de inversión térmica nocturna, con aire estable y fuertes pérdidas radiativas superficiales. En (A), perfil térmico y diferencias mesoclimáticas entre una ladera elevada y la depresión; en (B), gradiente microclimático de las temperaturas sobre el suelo; en (C), temperaturas superficiales y subterráneas en torno a un geófito bulboso. H: altura.

610 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

Figura 15-4. Temperaturas superficiales, internas y subterráneas de dos plantas de alta montaña a mediana y en condiciones de intensa radiación (A. *Sempervivum montanum*, a 2200 m en los Alpes; B. *Espeletia schultzii*, a 3670 m en los Andes venezolanos). (Adaptado de Larcher, 1983.)



nismos, que constituye el *nanoclima* o *epiclima* (Figs. 15-3 y 15-4). El interés de este reducido intervalo reside en que a través de él se producen los intercambios de calor y de gases entre los organismos y la atmósfera, pero su estudio tropieza con dificultades similares, si no mayores, a las comentadas a propósito del microclima.

La variación temporal obedece, por una parte, a causas intrínsecas, derivadas del carácter aleatorio de la propia dinámica climática: el tiempo atmosférico que hace en un momento determinado o a corto plazo (la *temperie*), realidad a la que se refieren por ejemplo los boletines de previsión meteorológica, o las denominadas situaciones meteorológicas, en las que las condiciones atmosféricas se mantienen sin grandes cambios durante plazos algo más dilatados, desde unos pocos días a más de un mes (por ejemplo, períodos continuados de lluvias o de tiempo caluroso y estable). Promediando los valores de los elementos del clima a lo largo de varios años consecutivos se reduce o simplifica esta variación continua y permanente, y se puede caracterizar, como se ha dicho, el macroclima de un territorio.

Pero la parte más importante está gobernada por causas extrínsecas, que actúan de un modo determinante generando ciclos de variación superpuestos de distintas amplitudes (Fig. 15-5). Los ciclos más obvios son los diarios y los estacionales. Los primeros están originados por el movimiento de rotación de la Tierra, que determina la alternancia de días y noches y las consiguientes pautas de variación de la radiación solar y la temperatura. Los ciclos anuales afectan en mayor o menor medida a todos los elementos del clima y están originados por la variación del ángulo de declinación (el formado por el eje Tierra-Sol y el plano ecuatorial, que oscila entre $-23,45^\circ$ en el solsticio de diciembre y $+23,45^\circ$ en el de junio, siendo 0° en los equinoccios) y de la distancia entre la Tierra y el Sol durante el movimiento de traslación ($\pm 1,7\%$).

Existen además otros ciclos conocidos de importancia desigual. Ciclos de 14 días relacionados con las fases lunares han mostrado regionalmente cierta correlación con variaciones de la nubosidad y de la precipitación. Los ciclos plurianuales más importantes son los que se relacionan con las fases de la actividad solar, marcadas por la abundancia de manchas solares, áreas de la superficie del Sol con temperatura inferior a la media, pero en torno a las cuales se incrementa la actividad radiante y magnética. Aproximadamente cada 11 años se alcanza un mínimo en el desarrollo de las manchas solares, y cada 22-23 años un doble ciclo asociado a una reversión del campo magnético solar. La constatación de los efectos climáticos de estos ciclos, que implican oscilaciones de la radiación solar de hasta un 2%, llevó hace tiempo a adoptar como norma el empleo de series de datos meteorológicos de 30 años consecutivos para caracterizar el macroclima de una forma homologable.

Se han detectado otros ciclos de mayor amplitud (desde 45 a 1000 años) en la actividad de las manchas solares. Parece que la Pequeña Edad del Hielo, un episodio reciente de clima frío que en Europa alcanzó su apogeo durante el siglo XVII, coincidió con una época de ausencia casi total de manchas solares.

Las relaciones geométricas entre la Tierra y el Sol experimentan variaciones cíclicas de largo período en las que influyen también la Luna y los planetas del Sistema Solar. El astrónomo Milankovitch propuso en el segundo cuarto de este siglo una explicación, la más fundada de las disponibles, para las importantes oscilaciones climáticas del Cuaternario, basada en estos ciclos, que se descomponen en tres simultáneos pero no sincrónicos: 1) con una periodicidad de 100 000 años, la órbita terrestre alrededor del Sol cambia de una forma casi circular, como la actual —con diferencias entre perihelio y afelio cercanas a un 3,5%—, a elíptica —en la que las diferencias de

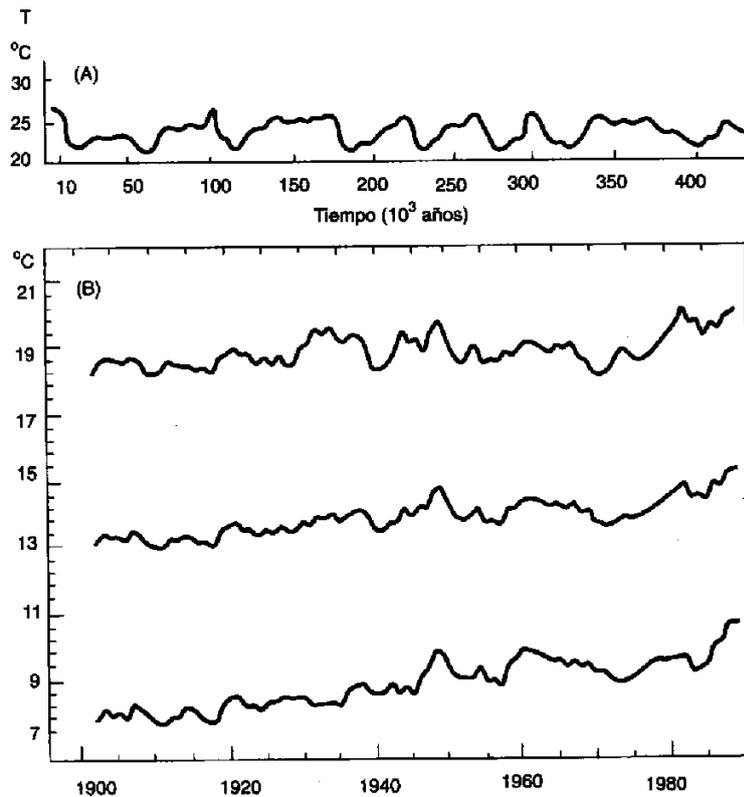


Figura 15-5. Escalas temporales de variabilidad de las temperaturas. (A) Estimación de las temperaturas medias anuales durante los últimos 400 000 años a partir de las tasas de isótopos de oxígeno en fósiles de los fondos oceánicos del Caribe. (B) Evolución de las temperaturas medias, medias de las máximas y medias de las mínimas anuales en la estación meteorológica de Madrid-Retiro durante este siglo (nótese los ciclos de 10-15 años y la suave tendencia general ascendente). (A, adaptado de Begon *et al.*, 1988.)

radiación solar entre perihelio y afelio serían casi de un 30 %; 2) con una periodicidad de 40 000 años, el ángulo de declinación máxima de la Tierra (23,45° hoy) oscila entre 21,8° y 24,4°: el incremento de este ángulo supone un mayor contraste entre verano e invierno; 3) con una periodicidad de 21 000 años cambia la estación en la que se alcanza el perihelio, que en la actualidad corresponde al invierno del hemisferio norte: la coincidencia del perihelio con el verano boreal implicaría también una acentuación del contraste estacional.

Existen también causas extrínsecas de variabilidad climática que, sin embargo, actúan aleatoriamente. Las erupciones volcánicas o el impacto de grandes meteoritos pueden inyectar en la atmósfera cenizas y polvo en cantidades suficientes para incrementar significativamente el porcentaje de radiación solar reflejada, disminuyendo la temperatura de la superficie terrestre. Tras la erupción del Krakatoa en 1883 se registraron evidencias de este efecto; el cambio climático ocurrido al final del Cretácico (hace 65 Ma), que tuvo enormes repercusiones sobre la flora y la fauna, se atribuye según una hipótesis al impacto de un gran meteorito sobre lo que hoy es Centroamérica.

La naturaleza de las interacciones entre el clima y las plantas

Atendiendo a la distinción ecológica clásica entre condiciones y recursos, la mayor parte de los elementos del clima actúan como condiciones, es decir, como factores ecológicos que no pueden ser consumidos (aunque sí modificados) por los organismos a los que afectan. Sin embargo, algunos, como la radiación solar, pueden en determinadas situaciones constituir recursos: factores ecológicos susceptibles de ser consumidos o agotados por un organismo, que de esta forma priva total o parcialmente de los mismos a otros organismos. Cabe resaltar que todas las condiciones climáticas ejercen influencias decisivas sobre ciertos recursos sumamente importantes para la vegetación, como el agua, el CO₂, la disponibilidad de los nutrientes en el suelo, etcétera.

A los efectos directos de los elementos del clima sobre la vegetación hay que añadir los indirectos, derivados a su vez de la influencia climática sobre los procesos edáficos y, a más largo plazo, sobre las formas del relieve (Fig. 15-6). La vegetación, por su parte, está influida e influye marcadamente sobre las características del suelo, y ambos dependen de

612 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

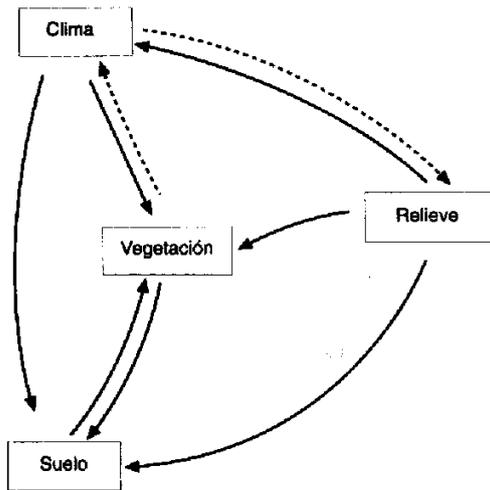


Figura 15-6. Esquema de las interacciones entre clima, vegetación, suelos y relieve. Las líneas de trazos denotan influencias débiles o a muy largo plazo.

los rasgos del relieve, que a su vez constituye un importante factor climático. Por último, la vegetación determina modificaciones de algunos elementos del clima, ligeras a escala mesoclimática y más intensas a escala microclimática.

Cada factor ecológico muestra un intervalo de intensidades en el que un determinado organismo se desarrolla en condiciones óptimas; en torno a este intervalo óptimo pueden reconocerse otros dos más amplios, o de tolerancia, que marcan respectivamente los límites del desarrollo (intervalo de activi-

dad) y la aparición de lesiones letales (intervalo de supervivencia). Cada proceso vital de cada individuo tiene sus propios valores limitantes de estos intervalos (Fig. 15-7), que tienden a ser similares dentro de las poblaciones de una misma especie. Este modelo se completa considerando, por una parte, las posibles interacciones entre diferentes factores (los efectos de una temperatura determinada no son los mismos si la humedad relativa del aire es elevada o baja, por ejemplo), y, por otra, su tiempo de acción, especialmente importante en factores de naturaleza cambiante, como los climáticos.

Cualquier cambio de una condición ecológica es percibido por los organismos con un cierto retraso. Por ejemplo, el descenso de la temperatura del aire que sigue normalmente a la puesta de sol, sólo al cabo de un tiempo se traduce en un descenso paralelo de la temperatura de los órganos vegetales más expuestos, como las hojas, y más tarde aún de otros órganos más gruesos o mejor aislados térmicamente, como las ramas, los troncos o las raíces. Este período de respuesta depende de los órganos y de los procesos que se consideren, así como de las especies. Cuando los cambios ambientales son cíclicos, como ocurre con los elementos del clima, el retraso en la respuesta del organismo puede suponer, además, una atenuación en la percepción del cambio, porque antes de haberse completado la respuesta, el ambiente ha vuelto a cambiar en sentido contrario (Fig. 15-8). En el ejemplo anterior, si el enfriamiento de una rama delgada tiene un tiempo de respuesta de dos horas, lo más probable es que nunca alcance la temperatura mínima nocturna del aire, que

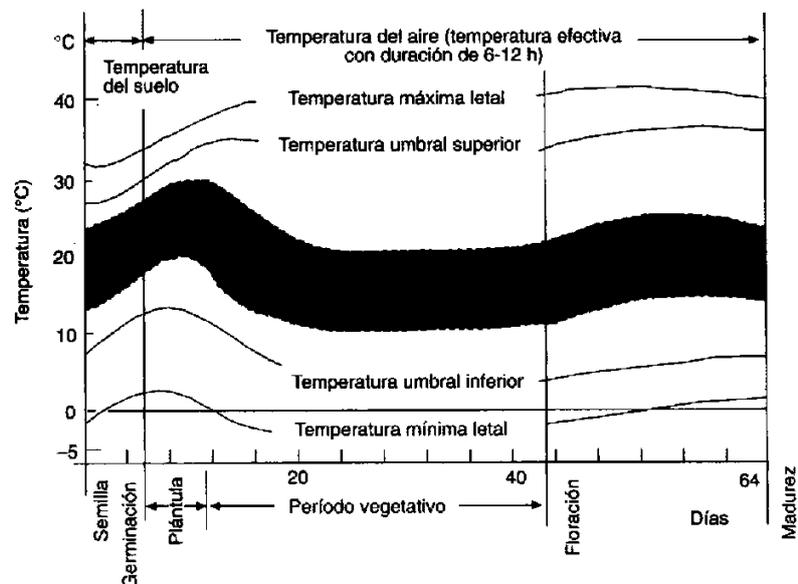


Figura 15-7. Intervalos térmicos óptimos, de actividad y de supervivencia en el gusante (*Pisum sativum*). (Adaptado de Begon et al., 1988.)

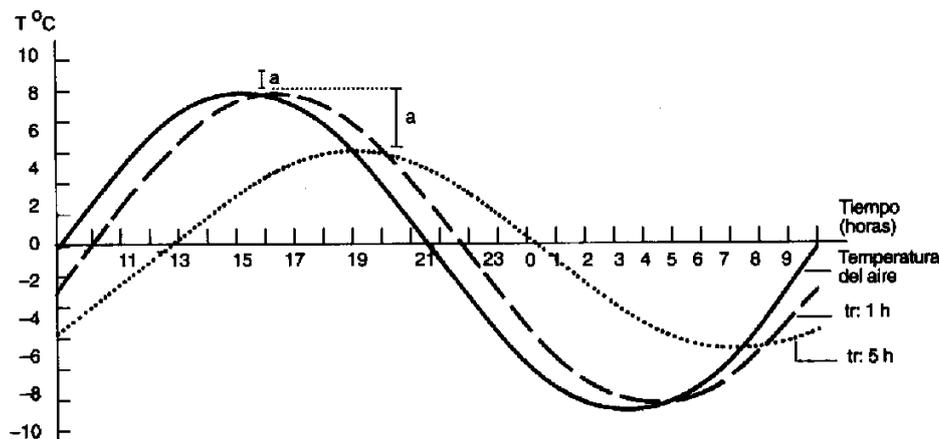


Figura 15-8. Modelo de atenuación (a) en la percepción de cambios ambientales diarios de temperatura por un organismo, para tiempos de respuesta (tr) de 1 y 5 horas.

suele registrarse hacia el final de la noche, puesto que antes de que ello ocurra habrá empezado a producirse el calentamiento matinal.

Los organismos pueden superar oscilaciones del clima que rebasan los intervalos de tolerancia de sus procesos vitales mediante el desarrollo de mecanismos adaptativos de prevención, destinados a prolongar el correspondiente período de respuesta. La alternativa a los mecanismos preventivos son las adaptaciones que amplían los intervalos de tolerancia. Desde un punto de vista ecológico, es interesante constatar que tanto los mecanismos de prevención como los de tolerancia, entrañan una disminución de la capacidad competitiva, porque su desarrollo detrae una parte de la eficiencia productiva. Este aspecto es más llamativo en aquellos elementos del clima que operan como recursos ecológicos o que se relacionan directamente con ellos, puesto que entonces se superponen procesos de interferencia o competencia con otros organismos.

Un aspecto decisivo de las interacciones entre las plantas y el clima reside en el ajuste de las distintas fases del ciclo de desarrollo a las épocas climáticamente más adecuadas. Este acoplamiento obedece, por una parte, a ritmos bioquímicos endógenos, genéticamente fijados, y por otra, a la percepción de señales exteriores que informan sobre el momento oportuno para iniciar cada proceso, sincronizando o «poniendo en hora» el reloj fisiológico interno. La existencia de un doble control parece expresamente diseñada como defensa frente a las variaciones aleatorias intrínsecas del clima, que harían muy arriesgado tanto un control rígido puramente endógeno como uno flexible, pero engañadizo, solamente externo. Las señales informativas se perciben a través de la luz (*fotoperiodicidad*), de la temperatura (*termoperiodicidad*) y en algunos casos de las disponi-

bilidades hídricas (*hidroperiodicidad*); con frecuencia cada proceso del desarrollo requiere señales de distintos tipos para desencadenarse, aunque la luz suele ser una de las más utilizadas, por la notoria regularidad de sus variaciones diarias y anuales.

El acoplamiento de los ciclos de desarrollo de los vegetales a los ritmos climáticos es diverso. En las plantas de crecimiento ininterrumpido, entre las que se cuentan los terófitos y ciertas vivaces (palmeras, helechos arborescentes, cícadas, etc.), las sucesivas fases del desarrollo se realizan sin pausas desde la germinación hasta la fructificación y la senescencia. Los primeros, representados en casi todas las latitudes de la Tierra, requieren adaptar su breve período de desarrollo a la estación favorable, lo cual se consigue mediante el control del momento de la germinación. Las segundas sólo pueden prosperar en climas tropicales o templado-cálidos con pocas variaciones estacionales de temperatura y disponibilidad hídrica, que permiten un crecimiento sostenido durante todo el año. La inmensa mayoría de los talófitos obedecen también a un modelo de crecimiento ininterrumpido, aunque muchos pueden detener su actividad cuando las condiciones son desfavorables para recuperarla sin daño posteriormente. El resto de las plantas vasculares vivaces, incluyendo las bienales, tienen un régimen de crecimiento intermitente (Fig. 15-9), con uno o varios períodos de reposo vegetativo a lo largo del año, inducidos por la conjunción de ritmos endógenos y señales externas. De esta forma, pueden prosperar en climas con períodos estacionales desfavorables por falta de agua o por temperaturas excesivas o demasiado bajas. Sin embargo, también la mayoría de las plantas que viven en climas tropicales, sin estacionalidad marcada, tienden a concentrar algunas fases del desarrollo (como la producción de vástagos, la diferenciación

614 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

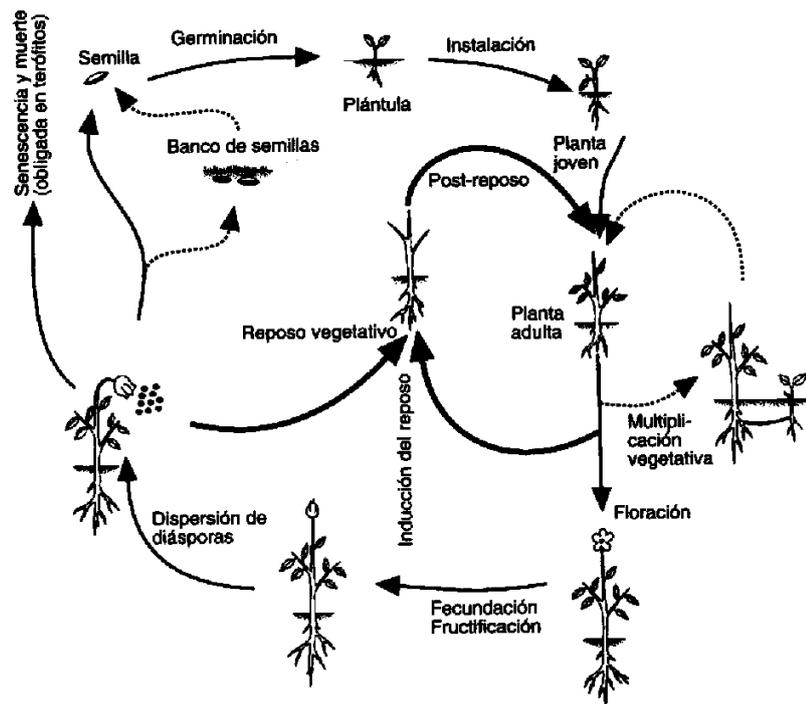


Figura 15-9. Principales fases de desarrollo en el ciclo vital de una planta vascular. Las flechas gruesas señalan fases exclusivas de las plantas vivaces con crecimiento intermitente; las flechas discontinuas, fases posibles sólo en plantas capaces de multiplicarse vegetativamente o de formar bancos de semillas persistentes.

de nuevas hojas, la elongación y la actividad cambial) en épocas concretas del año, y particularmente en torno a los equinoccios. La fotoperiodicidad y sobre todo la hidroperiodicidad parecen ser importantes en la regulación de los ciclos de las plantas tropicales.

Las semillas, sobre todo cuando son capaces de subsistir durante años enterradas en el suelo, y las plantas en período de reposo vegetativo, constituyen las fases más resistentes a condiciones climáticas adversas. En cambio, las plántulas recién germinadas suelen representar la fase más sensible (Figs. 15-7 y 15-24), en tanto que las etapas de reproducción son especialmente exigentes y su tasa de realización depende de la eficacia con que se hayan verificado las fases anteriores. Los estados juveniles destacan por su flexibilidad fenotípica: en ellos se concretan y gradúan muchas de las respuestas adaptativas.

La principal influencia ejercida por los cambios climáticos direccionales o de larga frecuencia, en los que la dirección del cambio se mantiene durante períodos muy superiores a la duración media de la vida de los organismos (que puede alcanzar muchos cientos de años en las especies arbóreas), se manifiesta en la expansión o en la contracción de las áreas de las especies. Cambios climáticos de este tipo han sido determinantes para amplios contingentes florísticos durante el Cuaternario: el período relativa-

mente cálido y húmedo que disfrutamos en la actualidad se inició hace poco más de 8000 años y los períodos de clima similar han constituido la excepción más que la norma durante los últimos cientos de miles de años (Fig. 15-5 A).

Los factores del clima

La distribución latitudinal de la radiación solar

La enorme energía liberada por las reacciones de fusión nuclear del hidrógeno que tienen lugar en el interior del Sol, se transmite por el espacio interplanetario en forma de radiación electromagnética, con un flujo (denominado *constante solar*) de $1353 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ en el nivel exterior de la atmósfera terrestre. El 99 % de esta radiación se halla comprendida en el intervalo de longitudes de onda corta (150 a 4000 nm): rayos gamma, rayos X, rayos ultravioleta (UV), radiación visible (la mitad del total) y una pequeña proporción de rayos infrarrojos (IR).

Por las propiedades derivadas de su estructura y composición, la atmósfera absorbe la mayor parte de la radiación de longitud de onda inferior a 290 nm (rayos gamma, X y UV) y la radiación de onda larga (mayor de 800 nm), exceptuando el intervalo de 800-

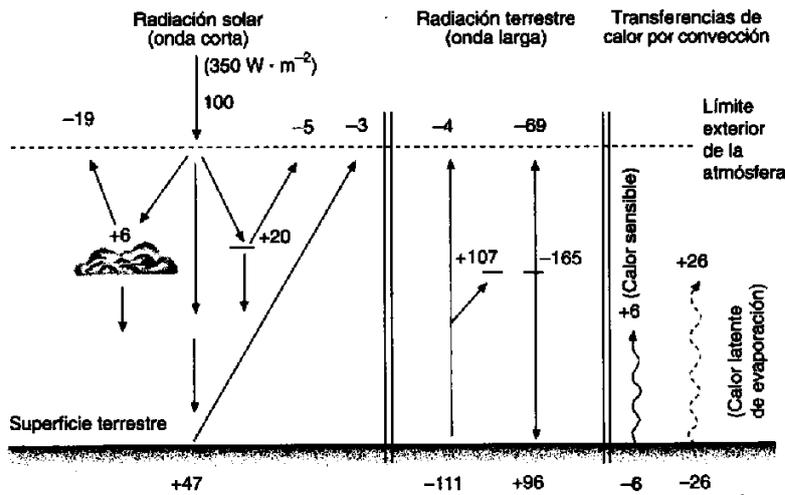


Figura 15-10. Esquema del balance energético global de la Tierra. Los valores se expresan como porcentajes de la radiación solar incidente en el límite exterior de la atmósfera; los signos negativos indican pérdidas y los positivos ganancias energéticas.

1100 nm, denominado *ventana atmosférica*. En cambio, es prácticamente transparente para las longitudes de onda del espectro visible (380-710 nm) y para una mínima parte de la radiación solar IR; estas radiaciones intermedias son las que alcanzan la superficie terrestre y calientan los suelos, las aguas y los organismos, a la vez que proporcionan la energía necesaria para la evaporación del agua y la fotosíntesis. Las moléculas y partículas atmosféricas también interceptan parte de la radiación solar, difundiéndola en todas las direcciones y devolviendo por reflexión una fracción de la misma al espacio exterior. El reparto de la constante solar entre los hemisferios iluminado y no iluminado rebaja la cantidad media de radiación solar que alcanza la superficie exterior de la atmósfera a unos $350 W \cdot m^{-2}$. A su vez, las absorciones, difusiones y reflexiones atmosféricas rebajan la radiación incidente sobre la superficie terrestre a un poco menos de la mitad (Fig. 15-10).

La Tierra, por su parte, también se comporta como cuerpo radiante, aunque con su baja temperatura superficial emite cantidades moderadas de energía electromagnética, fundamentalmente de onda larga o infrarroja (4000-90 000 nm). La radiación terrestre es en su mayor parte absorbida por el vapor de agua y el CO_2 de la atmósfera (excepto el intervalo de longitudes de onda correspondiente a la ventana atmosférica), bloqueando de esta forma las pérdidas energéticas terrestres y permitiendo que la temperatura superficial ($15^\circ C$ de media global) sea netamente superior a la que existiría en ausencia de atmósfera ($-28^\circ C$). Esta absorción es más efectiva en las capas bajas de la atmósfera, que reciben además transferencias de calor desde la superficie terrestre por conducción y convección (Fig. 15-10). El equilibrio energético de la biosfera, y por tanto su temperatura media global, está garantizado en tan-

to se mantengan en sus niveles actuales la radiación solar y la composición atmosférica; esta última, sin embargo, está experimentando cambios provocados por el desarrollo acelerado de la sociedad urbano-industrial. Al enriquecimiento en CO_2 de la atmósfera (efecto invernadero), motivado por la utilización creciente de combustibles fósiles, se atribuye el incremento de cerca de medio grado registrado en la temperatura media global durante el último siglo, tendencia que de mantenerse en los próximos decenios, combinada con los efectos de otros gases y partículas cuya concentración atmosférica también aumenta, podría acarrear cambios climáticos de consecuencias desastrosas para los ecosistemas y para la propia sociedad humana. El conocimiento de los mecanismos y procesos que pueden intervenir en este cambio climático global constituye una de las prioridades de la investigación actual en todo el mundo.

La radiación solar se reparte de forma desigual, debido a la esfericidad de la Tierra y a las variaciones estacionales del ángulo de declinación, que hacen que la duración relativa de los días y las noches, y por tanto los períodos de radiación efectiva, sean muy diferentes a lo largo del año en función de la latitud. Por ello, la radiación solar disminuye con la latitud, a la vez que aumenta paralelamente el rango de sus variaciones estacionales (Fig. 15-11). Otros factores que influyen en la desigual repartición de la radiación solar son: la nubosidad, que incrementa la difusión y la reflexión; la transparencia del aire, cuyos efectos, destacados sólo en escalas locales (áreas urbano-industriales), dependen de su contenido en partículas sólidas (aerosoles); y la altitud y el relieve, que se comentarán posteriormente. La nubosidad es mayor sobre los océanos y el litoral que sobre el interior de los continentes, pero muestra también cier-

616 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

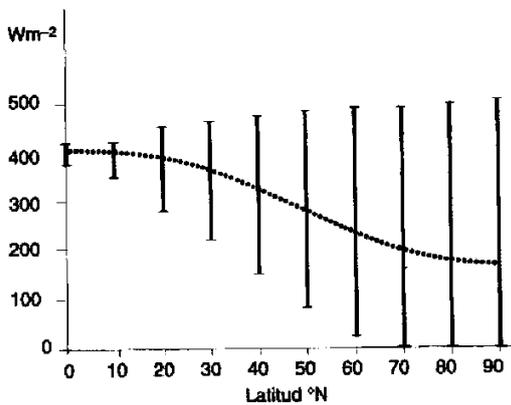


Figura 15-11. Radiación solar media anual incidente sobre el límite exterior de la atmósfera en el hemisferio norte, y rango de sus variaciones mensuales extremas.

tas pautas latitudinales, con máximos planetarios en las latitudes superiores a 60 °C e inferiores a 10 °C; sus mínimos coinciden con el cinturón subtropical de altas presiones, es decir, con las áreas de los grandes desiertos y de los climas mediterráneos.

La redistribución del calor en la biosfera

Los balances globales de radiación revelan un desequilibrio energético entre la atmósfera y la superficie terrestre desfavorable para la primera en casi un tercio de la radiación solar incidente (Fig. 15-10). La compensación de este desequilibrio se realiza mediante transferencias directas de calor, es decir, de energía no radiante, entre la superficie terrestre y las capas bajas de la atmósfera, a través de dos mecanismos: transferencias de calor latente por evaporación (o, más generalmente, por evapotranspiración) y transferencias de calor sensible por conducción y convección. Las primeras son casi cinco veces más

importantes desde el punto de vista energético que las segundas. El tercer proceso de redistribución del calor almacenado en las masas sólidas, líquidas y gaseosas superficiales, consiste en su transferencia por advección horizontal (vientos y corrientes marinas). Este proceso supone un intercambio latitudinal del calor almacenado que finalmente se resuelve también a través de evaporaciones y convecciones, pero en latitudes diferentes a las de almacenamiento. Las tendencias generales de esta redistribución muestran simetrías latitudinales (Fig. 15-12) que determinan zonas o fajas en la superficie terrestre (Fig. 15-13).

La elevada radiación incidente en las latitudes ecuatoriales provoca, por una parte, una intensa evapotranspiración, que se compensa atmosféricamente con la condensación de grandes cantidades de vapor de agua y la producción consiguiente de abundantes precipitaciones; y por otra, un importante almacenamiento de calor en las aguas oceánicas, que será conducido a través de corrientes marinas hacia latitudes superiores. La transferencia de calor sensible por convección hacia la atmósfera es también elevada y favorece la persistencia de bajas presiones, constituyéndose la denominada zona de calmas ecuatoriales o de convergencia intertropical, porque en ella confluyen los vientos alisios.

En las latitudes subtropicales y bajotempladas, la radiación incidente sobre la superficie terrestre es todavía elevada, pero se resuelve principalmente a través de transferencias de calor a la atmósfera por evaporación y convección, que determinan advecciones hacia latitudes superiores e inferiores de vientos superficiales divergentes, cálidos y húmedos. En esta zona se asientan los cinturones de altas presiones subtropicales, cuya posición experimenta ligeras oscilaciones de latitud debidas a las variaciones estacionales del ángulo de declinación, con desplazamientos hacia el norte durante el verano boreal y hacia el sur durante el verano austral (Fig. 15-34).

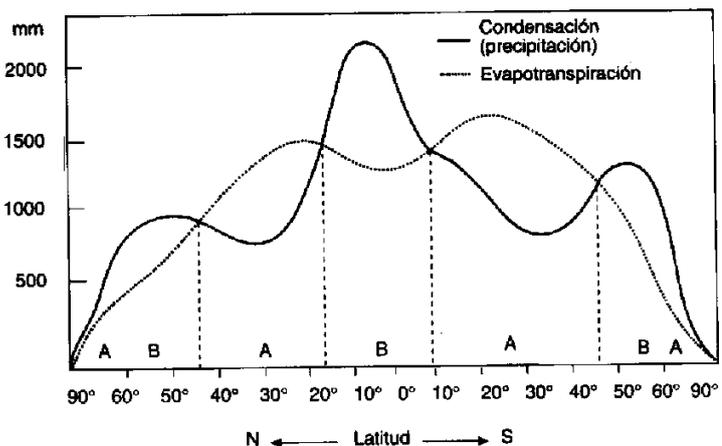


Figura 15-12. Balances de la condensación (precipitación) y de la evapotranspiración media anual según la latitud. (A, B): zonas de altas y bajas presiones, respectivamente.

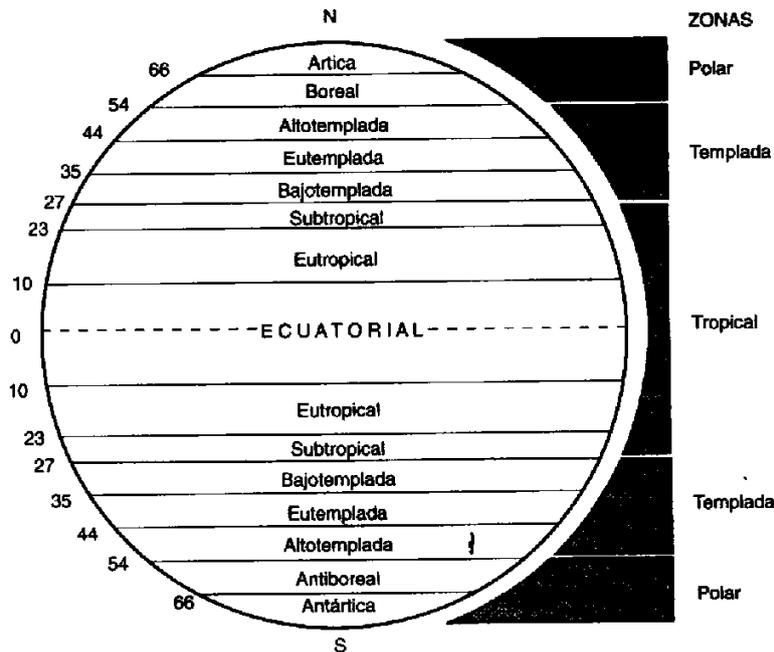


Figura 15-13. Terminología de las zonas y cinturones latitudinales de la Tierra.

La disminución de la radiación solar incidente en las latitudes templadas es considerable, pero las transferencias de calor a la atmósfera por convección son elevadas y, en conjunto, la condensación supera de nuevo a la evapotranspiración, por lo que se generan sendos cinturones de bajas presiones «subpolares», cuya posición latitudinal (entre (50)55-65 (70°) también oscila estacionalmente de acuerdo con las variaciones de la declinación (Fig. 15-34).

Finalmente, en las latitudes árticas, la radiación solar es muy baja, pero los balances energéticos de la superficie terrestre y de la atmósfera se compensan parcialmente con el calor transferido por las corrientes marinas y los vientos de altura procedentes de latitudes inferiores. Tanto la condensación atmosférica como la evaporación son bajas. Los casquetes polares configuran zonas de altas presiones por el predominio de masas de aire frías.

La situación atmosférica generada por esta distribución de las células de presión, muestra a su vez pautas latitudinales evidentes que se conocen por el nombre de circulación general de la atmósfera. Como los vientos tienden a dirigirse desde las zonas de alta presión a las de baja presión, en las que la densidad del aire es menor, los principales sistemas de vientos son los que partiendo de los cinturones subtropicales de altas presiones se dirigen hacia el Ecuador (alisios) y hacia los cinturones ciclónicos subpolares (vientos dominantes del oeste o *westerlies*); hacia estos últimos se encauzan, también, vientos fríos e irregulares de procedencia polar (levantes

de altas latitudes o *easterlies*). Debido al efecto de las fuerzas de Coriolis, causadas por la rotación de la Tierra, los vientos que en el hemisferio norte se dirigen hacia el Ecuador sufren una desviación de su rumbo que los convierte en vientos del NE, en tanto que los que se dirigen hacia el Artico se mudan en vientos del SW; un proceso simétrico ocurre en el hemisferio sur (Fig. 15-14). Las masas de aire arrastradas por este flujo superficial se compensan mediante vientos en chorro que circulan a mayores altitudes.

Las corrientes oceánicas constituyen otro mecanismo fundamental para la redistribución de calor en la biosfera, con repercusiones sobre los modelos globales del clima terrestre. Los motores de las corrientes marinas son los vientos (en concreto, la fuerza de rozamiento del aire en movimiento sobre la superficie del agua) y las diferencias de densidad del agua, que dependen de su temperatura y salinidad. Los regímenes generales de vientos determinan corrientes oceánicas dirigidas hacia el oeste en las latitudes tropicales (corrientes nor- y sudcuatoriales) y hacia el este en las latitudes templadas y boreales, que son desviadas por los continentes para formar a modo de enormes remolinos, cuyo sentido de giro obedece a las fuerzas de Coriolis (Fig. 15-15).

Las corrientes ecuatoriales transportan aguas cálidas, que se encauzan hacia los polos correspondientes a lo largo de las costas orientales de los continentes: corrientes del Caribe, de las Antillas y del Golfo en el Atlántico norte, del Brasil en el Atlántico sur, de Mozambique en el Indico, del Kuro Shivo

618 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

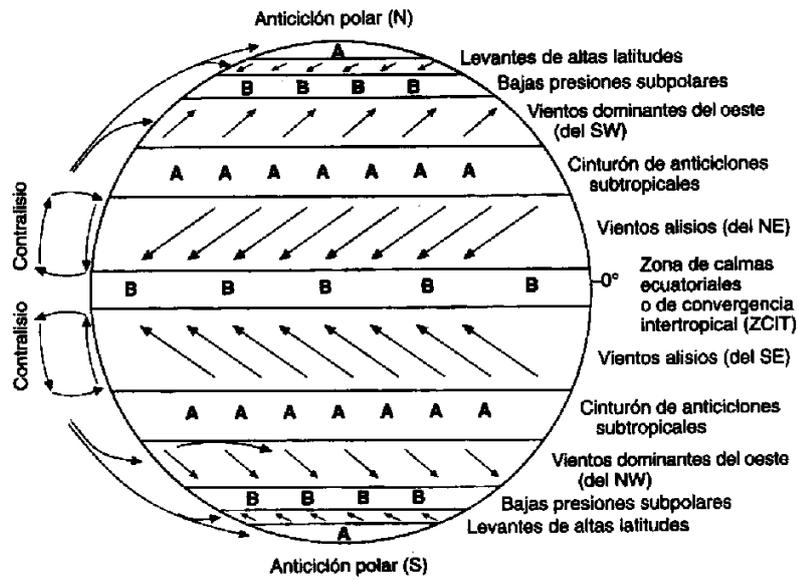
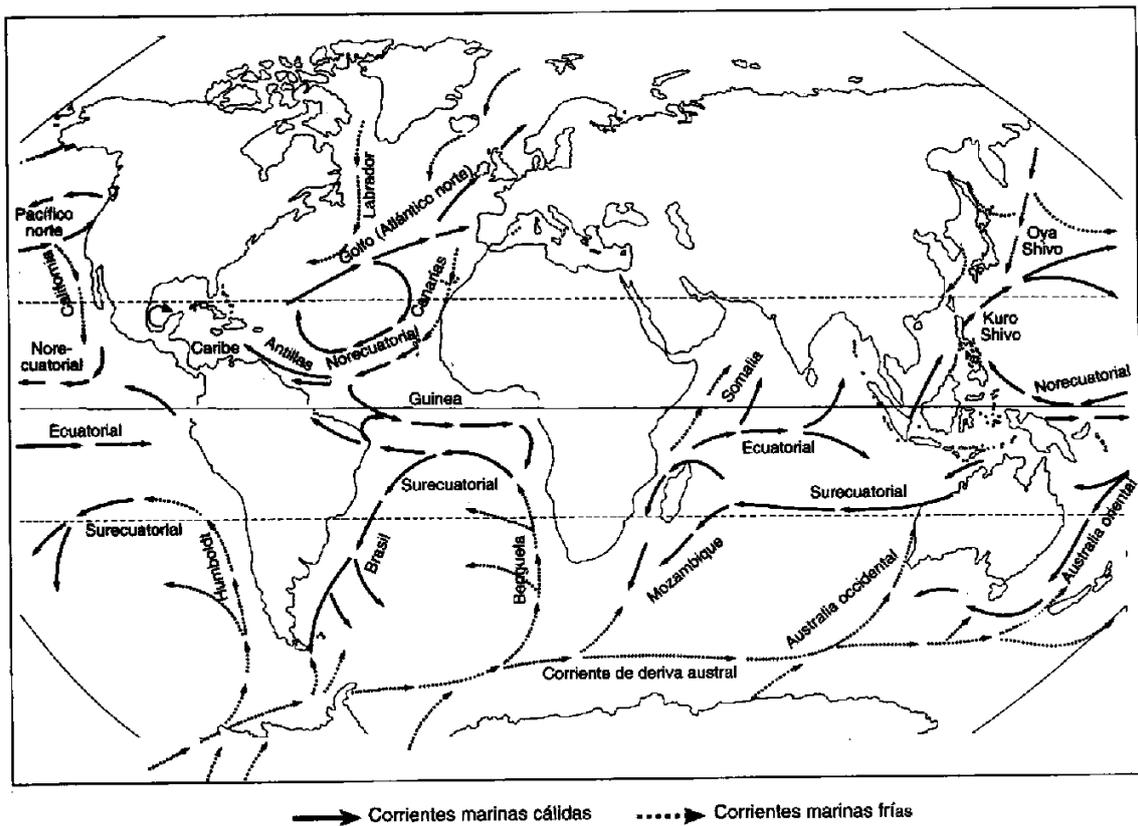


Figura 15-14. Esquema de la circulación general de la atmósfera. (A, B): cinturones de altas y bajas presiones. A la izquierda, circulación atmosférica en altura.



→ Corrientes marinas cálidas → Corrientes marinas frías

Figura 15-15. Esquema de la circulación oceánica.

y de Australia oriental en el Pacífico. El transporte de masas de agua se compensa mediante contracorrientes ecuatoriales de dirección este, bien desarrolladas en el Pacífico y representadas por la corriente de Guinea en el Atlántico.

La continuidad de los océanos en el hemisferio sur y la influencia del continente antártico hacen que la corriente de deriva austral movida por los vientos del oeste encauce aguas frías por toda la longitud de un anillo dispuesto a todo lo largo de las latitudes comprendidas entre los 40° y 60° S. Las derivaciones hacia el Ecuador de esta corriente bañan con aguas frías las costas occidentales de los continentes australes: corrientes de Humboldt (Sudamérica), de Benguela (Africa) y de Australia occidental.

La mayor compartimentación de los océanos en el hemisferio norte y la ausencia de un continente polar origina otro tipo de circulación oceánica. Aquí, las aguas cálidas de procedencia tropical encauzadas a lo largo de las costas orientales de los continentes, se transforman en corrientes cálidas de deriva cuando alcanzan las latitudes de los vientos del oeste (corrientes del Golfo o del Atlántico norte, corrientes del Kuro Shivo y del Pacífico norte); éstas surcan los océanos para bañar las costas occidentales de los continentes en latitudes templado-boreales y sumergirse en el Ártico, donde se enfrían definitivamente y retornan hacia el Ecuador siguiendo las costas orientales de los continentes (corrientes del Labrador y de Oya Shivo). Al encontrarse con las corrientes cálidas del oeste, estas aguas más frías y densas experimentan una subsidencia, pero vuelven a la superficie en latitudes bajotempladas y subtropicales (corrientes de Canarias y de California), hasta alcanzar los trópicos, donde se caldean progresivamente para engrasar la circulación cálida norecuatorial.

El Índico septentrional muestra una actividad particular, debido a que se trata del único océano completamente cerrado al norte por un continente, lo que provoca el régimen particular de vientos monzónicos, con alternancias estacionales de rumbo que determinan cambios paralelos en la dirección de las corrientes oceánicas ecuatorial y de Somalia.

Además de contribuir a la redistribución latitudinal del calor en la superficie terrestre, la circulación oceánica origina importantes asimetrías climáticas en los continentes, que luego se comentarán. En el hemisferio austral las costas occidentales de los continentes están influidas por corrientes oceánicas de aguas frías y las orientales por corrientes cálidas. En el hemisferio norte la situación es más compleja, puesto que en latitudes templadas y subtropicales se reproduce la asimetría del hemisferio austral, pero en latitudes altotempladas y boreales las costas orientales están expuestas a las corrientes frías de procedencia ártica y las occidentales a las corrientes cálidas del oeste.

Continentalidad y oceanidad

El modelo de circulación atmosférica expuesto no tiene en cuenta la heterogeneidad de la superficie terrestre, ocupada en un 70 % por océanos y en el 30 % restante por las tierras emergidas. Las masas oceánicas y terrestres se comportan climáticamente de maneras muy distintas. Las primeras tienen mayor calor específico, lo que significa que para experimentar una variación determinada de su temperatura requieren absorber o liberar una cantidad de energía calorífica mayor; además, su naturaleza líquida y relativamente transparente permite que esta absorción se realice en un amplio rango de profundidades, y que el calor absorbido pueda redistribuirse rápidamente en volúmenes extensos mediante movimientos del agua. Por todo ello, las masas oceánicas tienen un comportamiento térmico mucho más conservador que los continentes: se calientan y se enfrían más lentamente. Además, disponen de una capacidad ilimitada para transferir calor latente a la atmósfera por evaporación, lo que refuerza su inercia térmica a la vez que carga las masas de aire oceánicas de cantidades de vapor de agua muy superiores a las que pueden recibir sobre las tierras emergidas. A su vez, el aire húmedo, especialmente si es nuboso, atenúa tanto la radiación solar directa como el enfriamiento nocturno del suelo, puesto que absorbe en mayor medida las pérdidas radiactivas terrestres, y por ello contribuye a suavizar los contrastes térmicos.

Como estas características superficiales se transmiten a las capas atmosféricas inmediatas, pueden distinguirse climas con rasgos oceánicos o continentales. La continentalidad supone masas de aire empobrecidas en vapor de agua y sometidas a mayores contrastes térmicos, tanto entre el día y la noche como entre las estaciones; la oceanidad se define recíprocamente. Una primera consecuencia de este hecho es que hacia el interior de los continentes la precipitación tiende a disminuir, al menos por comparación con los territorios litorales expuestos a vientos de procedencia oceánica. Por otra parte, debe destacarse la influencia de la latitud sobre la componente térmica de la continentalidad, puesto que el alejamiento del Ecuador incrementa las diferencias de radiación solar entre las estaciones cálida y fría, realzando por tanto el contraste térmico anual.

Por su mayor facilidad de calentamiento y enfriamiento, en las latitudes con estacionalidad suficientemente marcada, el interior de los continentes tiende a acumular masas de aire frío en invierno y de aire recalentado en verano, que finalmente actúan como núcleos anticiclónicos y ciclónicos estacionales respectivamente. Aunque su potencia altitudinal es inferior a la de los cinturones de altas y bajas presiones, el sistema barométrico generado por los con-

620 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

tinentes modifica sustancialmente la circulación general de la atmósfera. Los anticiclones continentales tienden a disminuir la recepción invernal de precipitaciones, en tanto que las bajas presiones estivales propias del interior de los continentes atraen masas de aire periféricas que, si contienen suficiente humedad, favorecen las lluvias. Por ello, la fracción estival de la precipitación tiende a aumentar con la continentalidad, del mismo modo que la influencia de los vientos del oeste y de los cinturones anticiclónicos subtropicales se aminora hacia el interior de los continentes, en sentido oeste-este. El hemisferio norte, con una relación entre las superficies oceánica y continental de 3:2 y masas continentales tan extensas como la norteamericana y la euroasiática, tiene rasgos climáticos continentales mucho más desarrollados que el hemisferio sur, en el que dicha relación es de 4:1.

Altitud y relieve

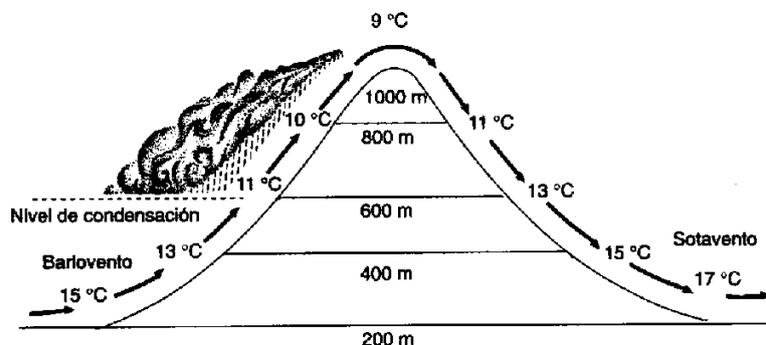
En la capa inferior de la atmósfera (troposfera), hasta los aproximadamente 12 000 m de altitud de la tropopausa (-55 °C), existe un gradiente de disminución de la temperatura con la altitud evaluado en 0,6 °C/100 m como promedio, que se refleja en el enfriamiento climático de las montañas y tierras elevadas y que obedece a la hidrostática y termodinámica del aire. Los movimientos ascendentes y descendentes del aire a lo largo de la troposfera para situarse en equilibrio hidrostático entre las fuerzas de la gravedad y de la presión atmosférica, responden en último término a su densidad, que depende, como en todos los gases, de su presión y temperatura. Cuando una masa de aire asciende, su presión disminuye, por lo que sufre una expansión que a la vez lo enfría, siempre que la ascensión se realice, como es habitual en la atmósfera, de forma adiabática, es decir, sin intercambio calorífico con el aire adyacente. En el caso del aire seco o no saturado, el gradiente térmico altitudinal se estima en 1 °C/100 m; en el de aires saturados o húmedos, se añaden ganancias de calor latente por condensación de vapor de agua que rebajan dicho gradiente a la mitad.

El ascenso en altitud implica por tanto un descenso de las temperaturas y normalmente también un incremento de la precipitación, motivado por la condensación del vapor de agua contenido en las masas de aire ascendentes (Fig. 15-16). Los gradientes altitudinales de precipitación dependen en gran medida, de las cantidades de vapor de agua del aire ascendente; en montañas muy elevadas, a partir de cierta altitud puede registrarse una disminución de la precipitación si el aire se ha descargado suficientemente de humedad durante su ascenso.

La combinación de los gradientes térmicos y pluviométricos altitudinales produce notables variaciones del clima, y por tanto de la vegetación, en espacios geográficos reducidos. No es de extrañar, por ello, que el fenómeno de la zonación o disposición en bandas altitudinales de distintos tipos de vegetación en función de estos gradientes, fuese una de las relaciones antes percibidas por los primeros geobotánicos. Más discutible es el abuso en las analogías entre las zonaciones altitudinal y latitudinal de la vegetación: aunque las temperaturas descienden al incrementarse tanto la latitud como la altitud (para las temperaturas medias anuales, una relación aproximativa equipara un kilómetro de latitud a un metro de altitud), los restantes elementos del clima no experimentan pautas de variación comparables.

Además de disminuir la presión, con la altitud se incrementa la radiación solar (incluyendo especialmente la UV), puesto que disminuye el espesor atmosférico que debe atravesar el haz incidente. Las formas del relieve constituyen otro factor que interviene en la concreción de las características macro y mesoclimáticas de cada territorio: cuanto más diverso es el relieve, mayor es la diversidad climática y, en general, mayor será la biodiversidad. Además de sustentar el desarrollo de la zonación altitudinal de la vegetación antes comentada, el juego de orientaciones y pendientes creado por el relieve introduce modificaciones en los gradientes alti-

Figura 15-16. Ejemplo de la génesis de precipitaciones orográficas por ascenso de masas de aire húmedo (ladera de barlovento) y del efecto *föhn* en la ladera de sotavento. El gradiente adiabático considerado es el del aire seco hasta los 600 m, altitud a partir de la cual empieza a producirse en la ladera de barlovento saturación de vapor de agua y condensación, e interviene el gradiente adiabático menor del aire saturado.



tudinales. La combinación de pendiente, orientación y elevación del Sol en el horizonte es determinante de la radiación recibida. En el hemisferio norte las orientaciones a meridión son más cálidas, a igualdad de pendiente y localización, que las exposiciones norte, efecto que lógicamente se invierte en el hemisferio sur. La influencia de la pendiente se acentúa al ascender en latitud, puesto que a pequeñas elevaciones del Sol sobre el horizonte, las mayores intensidades de radiación se recibirán en pendientes abruptas. En días nublados las diferencias meso y microclimáticas se amortiguan mucho, porque la radiación solar directa pierde importancia cuantitativa frente a la radiación difusa.

Las inversiones térmicas, es decir, los gradientes de aumento de la temperatura con la altitud, suelen deberse a la irrupción de masas de aire de procedencia y características térmicas diferentes, arrastradas por sistemas de vientos que crean inestabilidad atmosférica. Pero también pueden estar favorecidas por factores topográficos, como en el caso de colinas, fondos de valle o depresiones rodeadas por montañas que dificultan los intercambios horizontales de aire, donde, en períodos nocturnos o invernales con intensas pérdidas radiativas superficiales, pueden generarse capas bajas de aire frío y estable cuya temperatura es inferior a la del aire de mayor altitud (Fig. 15-3). Estas situaciones favorecen el descenso progresivo de las temperaturas mínimas, la formación de nieblas o escarchas y las heladas, y son comunes en las grandes depresiones del interior de la península Ibérica: en la del Ebro, por ejemplo, las fuertes inversiones térmicas invernales favorecen en el llano la presencia de árboles resistentes al frío, como la sabina albar (*Juniperus thurifera*), relegando los arbustos termófilos, como el lentisco (*Pistacia lentiscus*), a las cumbres de modestas elevaciones. El efecto de las inversiones y de las orientaciones se percibe también en la ubicación de los cultivos sensibles al frío, sobre todo en las inmediaciones de sus límites geográficos o altitudinales de viabilidad. Algo similar se aprecia en los confines de las áreas de

muchas especies, donde sus poblaciones tienden a localizarse en laderas orientadas hacia los óptimos geográficos de su distribución.

La orientación influye también sobre los gradientes pluviométricos altitudinales, porque las precipitaciones son mayores en las vertientes expuestas directamente a los vientos húmedos. En cambio, a sotavento se registra con frecuencia el denominado *efecto föhn* (nombre local de un viento cálido y seco propio de algunos valles de los Alpes), debido a que las masas de aire que han ascendido por la ladera de barlovento experimentando un enfriamiento con producción de precipitaciones por condensación del vapor de agua, si han perdido suficiente humedad, descenderán por la vertiente de sotavento calentándose progresivamente según el gradiente adiabático más pronunciado del aire no saturado, y por tanto alcanzarán la base de la montaña con una temperatura superior a la que tenían, a la misma altitud, en la ladera de barlovento (Fig. 15-16). Este efecto, reconocible en casi todas las cordilleras orientadas transversalmente a los sistemas de vientos húmedos, determina asimetrías notorias entre las vertientes, puesto que las de sotavento reciben menos precipitación (se dice que están en «sombra de lluvias») y además el influjo de masas de aire recalentado que acentúan la evapotranspiración. La superposición de varios efectos *föhn* sobre un mismo territorio puede determinar disminuciones drásticas de la precipitación y grandes cambios en la vegetación: en España, tal es el caso de la depresión del Ebro, sometida a las sombras de lluvias producidas por la cordillera pirenaica, los Montes Vascos, el sistema Ibérico y las Catalánides; o del sureste murciano-almeriense, aislado de los vientos húmedos de procedencia occidental o septentrional por el arco que forman los sistemas montañosos béticos y subbéticos y sus prolongaciones diánicas.

Otro de los efectos del relieve consiste precisamente en la modificación de las características de la circulación atmosférica superficial. Cuando los sistemas de vientos se adentran en los continentes tie-

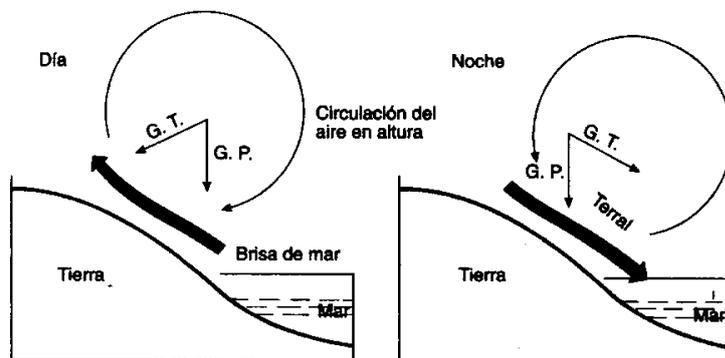


Figura 15-17. Alternancia diaria de las brisas marina y de tierra (terral) en el litoral. G. P., G. T.: gradientes de aumento de la presión y la temperatura.

622 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

nen que adaptarse a las formas del relieve, que los desvían y encauzan, alterando su velocidad y sus características adiabáticas. Algunas morfologías del relieve generan sistemas propios de vientos topográficos superficiales (brisas), que actúan redistribuyendo el calor desigualmente acumulado por diferencias locales de radiación. Los sistemas de brisas que soplan entre el valle y la montaña durante el día y en sentido inverso durante la noche, constituyen un ejemplo similar al de las brisas litorales, que en este caso se deben al diferente comportamiento térmico del mar y la tierra (Fig. 15-17), y contribuyen al atemperamiento de los climas litorales.

La conjunción del relieve con los factores que determinan la continentalidad u oceanidad de los territorios tiene también importancia. La existencia de sistemas montañosos orientados paralelamente al litoral refuerza los rasgos continentales de los territorios situados tras ellos, en tanto que los valles rectos y abiertos hacia los vientos de procedencia marítima favorecen la irrupción de masas de aire húmedo que suavizan los contrastes térmicos.

Los elementos del clima y sus efectos sobre las plantas

La radiación solar y la luz

La radiación solar alimenta energéticamente la vida sobre la Tierra a la vez que determina sustancialmente las características del resto de los elementos del clima. Su influencia directa sobre las plantas depende tanto de la cantidad de radiación y sus variaciones diarias o estacionales, como de su composición espectral.

Efectos fotodestructivos

Las radiaciones UV de 280-300 nm de longitud de onda entrañan diversos efectos dañinos sobre los organismos: fotooxidación de pigmentos cloroplásticos y reducción de las tasas fotosintéticas, ruptura de puentes disulfuro y desnaturalización de proteínas, dimerización de grupos de timina en los ácidos nucleicos y defectos de transcripción, incremento de la tasa de mutaciones genéticas, inhibiciones perjudiciales de la citocromo-oxidasa y activaciones de peroxidasas, perturbaciones del crecimiento, etc. Esta radiación UV daña en su mayor parte absorbida en la capa de ozono de la estratosfera, situada a unos 25 km de altitud, por lo que las dosis que alcanzan la superficie terrestre son muy moderadas, aunque aumentan con la altitud y disminuyen con la latitud, debido al efecto difusor de las moléculas atmosféricas. El adelgazamiento de la capa de ozono

detectado en los últimos decenios, provocado según todos los indicios por las emisiones excesivas de clorofluorocarbonos y por el monóxido de nitrógeno liberado por los motores de los aviones, podría incrementar en breve plazo las tasas de radiación UV en la superficie de la Tierra, con perjuicios difíciles de cuantificar pero previsiblemente desastrosos para los ecosistemas y la propia salud de las personas.

Las plantas vasculares terrestres se defienden de la radiación UV mediante las capas cutinizadas y suberizadas de la epidermis y los compuestos fenólicos protoplasmáticos que absorben eficazmente las longitudes de onda perjudiciales. La reflexión de radiación UV es un mecanismo poco desarrollado, exceptuando las flores de algunas especies, cuyos pétalos la utilizan para atraer a insectos polinizadores capaces de percibirla visualmente. Los talófitos y las plantas unicelulares carecen de revestimientos cuticulares y por ello son mucho más sensibles a la radiación UV. En cambio, el agua absorbe eficazmente la radiación UV en los primeros decímetros superficiales, por lo que la mayoría de los vegetales acuáticos se hallan menos expuestos.

El exceso de radiación visible puede provocar también la destrucción de los pigmentos fotosintéticos en vegetales sensibles: muchas algas, sobre todo las rojas, muchas plantas acuáticas, los musgos y helechos propios de hábitats sombríos y las plantas nemorales o adaptadas a vivir en condiciones de baja iluminación. Diversos mecanismos metabólicos y morfológicos, como el control de la orientación de las hojas (*Lactuca serriola*) o el desarrollo de revestimientos foliares pilosos o céreos reflectantes, especialmente destacados en muchas plantas de alta montaña, ayudan a evitar los efectos de la sobreradiación.

Efectos fotoenergéticos

La fotosíntesis aprovecha sólo una ínfima parte (0,23 %) del 44 % de la radiación solar incidente que corresponde al espectro visible, para producir anualmente entre 170 y 180 · 10⁹ t de biomasa (materia seca); algo más de dos tercios de esta cantidad corre a cargo de las plantas terrestres. La luz no es un recurso limitante en el conjunto de la biosfera, aunque sí suele serlo localmente, debido a que su consumo es obligatoriamente instantáneo, no puede almacenarse, y a la inmovilidad propia de las plantas, que determina crecimientos superpuestos del follaje con el consiguiente ensombrecimiento de las hojas situadas en niveles inferiores y de las plántulas.

La atenuación de la radiación al atravesar las copas (Fig. 15-18) se ajusta a una función exponencial del índice de área foliar (LAI, *leaf area index*: suma total de las áreas de las hojas existentes por unidad de superficie del terreno), para valores similares del denominado *coeficiente de extinción* propio de cada

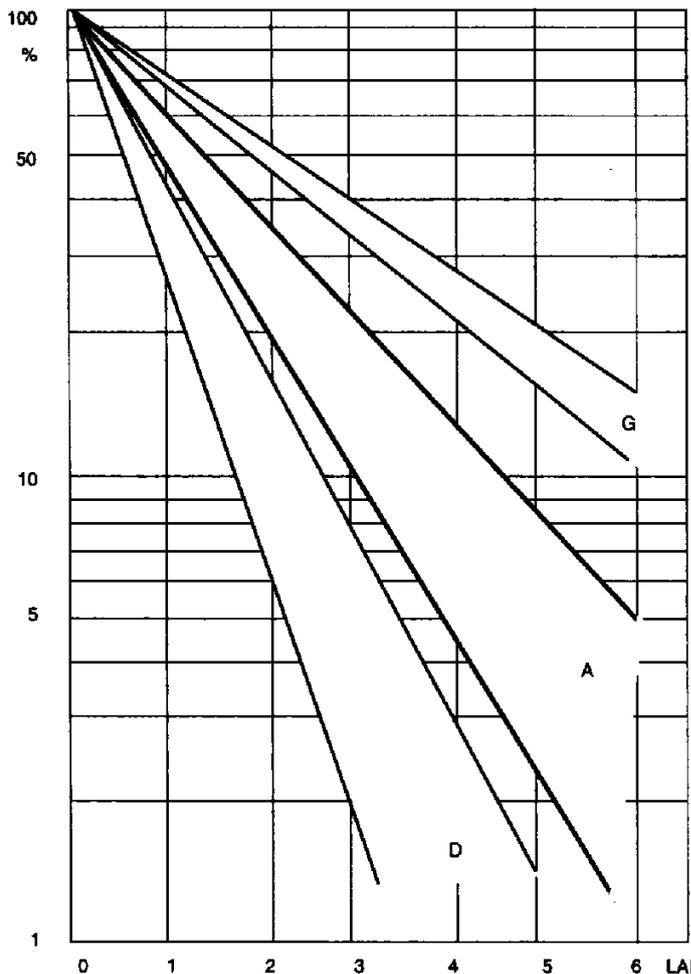


Figura 15-18. Decrecimiento exponencial de la luminosidad relativa (LR) en función del índice de área foliar (LAI). D: vegetación de dicotiledóneas herbáceas de hoja ancha; G: vegetación graminalde; A: vegetación forestal. (Adaptado de Larcher, 1983.)

tipo de follaje, que a su vez depende de la orientación, grosor y características estructurales de las hojas. De esta forma, la *luminosidad relativa* (LR, porcentaje de la radiación incidente en el exterior del follaje) que alcanza el estrato herbáceo de un bosque poco denso, como un pinar con un LAI inferior a 5, puede mantenerse en el 15-30 %, en tanto que el mismo nivel de un bosque caducifolio denso, con LAI superior a 6, como un hayedo, no dispone más que de un 1-2 % (que, sin embargo, puede ascender al 50 % durante el periodo prevernal, tras el desfronde otoñal) (Fig. 15-19). LR inferiores al 1 % parecen ser limitantes para las plantas vasculares; los talófitos pueden soportar LR del 0,5 %, e incluso, algunas algas terrestres, el 0,1 %. La noción de LR no debe abstraerse de las pautas de distribución latitudinal de la radiación: la luminosidad media estival en las latitudes polares no excede mucho a la de un sotobosque de latitudes medias.

La interceptación de radiación por el follaje tiene

repercusiones muy importantes. En primer término, determina adaptaciones ecológicas y comportamientos diferenciados de las plantas hacia los distintos tipos de regímenes lumínicos. Convencionalmente se consideran plantas *heliófilas* las que requieren $LR > 30\%$, *esciófilas* o nemorales las que requieren $LR < 30\%$, e indiferentes, las que poseen un amplio rango de requerimientos lumínicos. Entre las esciófilas se cuentan muchas plantas propias de los sotobosques, aunque no pocas son simplemente esciotolerantes, y de otros ambientes típicamente sombríos, como cuevas y extraplomos. Entre las indiferentes hay que incluir la mayoría de los árboles con elevados LAI, que tienen que diferenciar hojas de sol en el exterior y de sombra en el interior de sus copas. Las hojas de sombra del haya (*Fagus sylvatica*) y del acebo (*Ilex aquifolium*) pueden alcanzar la saturación fotosintética con una LR del 1 % en un día soleado. El comportamiento lumínico de muchas plantas puede variar a lo largo de su ciclo vital, y en

624 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

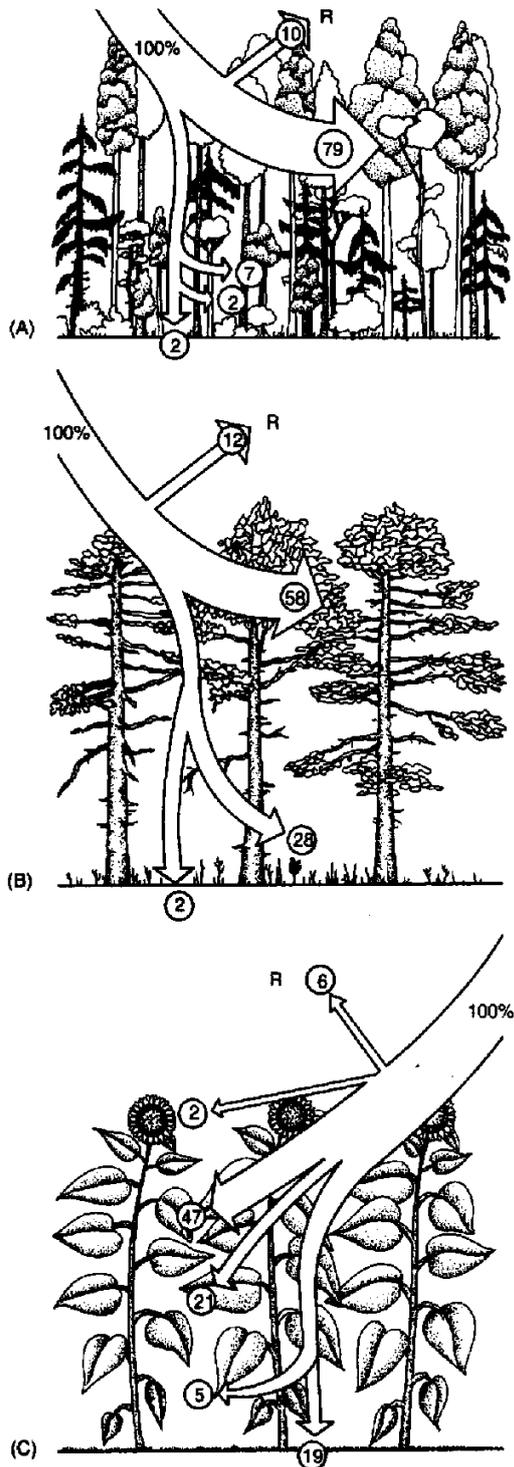


Figura 15-19. Atenuación de la luz en diversos tipos de vegetación: (A). Bosque boreal sombrío de píceas y abedules. (B). Pinar. (C). Cultivo de girasoles (R: albedo o porcentaje de la luz incidente reflejado por el follaje). (De Larcher, 1983.)

concreto pueden ser distintos los requerimientos de las plántulas y de los individuos adultos. Así, las plántulas de *Fagus* y de muchos *Quercus* son esciófilas o al menos esciotolerantes, mientras que las de otros árboles (*Populus*, *Betula*, *Pinus*) son heliófilas e incapaces de prosperar bajo un dosel denso, por lo que las primeras tienden a desplazar sucesivamente a las segundas cuando conviven en los mismos territorios.

Las plantas y órganos que viven en condiciones heliófilas o esciófilas tienen características muy diferentes. La escasez de luz determina menores disponibilidades energéticas y por tanto un descenso de la producción de biomasa y de las tasas de fotosíntesis, respiración y consumo de agua; los órganos fotosintéticos suelen aumentar su superficie, pero diferencian menos tejidos conductores, y aunque la densidad de cloroplastos suele ser menor, éstos acumulan mayores concentraciones de pigmentos, sobre todo los del fotosistema II y clorofila *b*. Las plantas heliófilas —entre las que se cuentan todas las de interés agrícola— desarrollan además adaptaciones para soportar temperaturas eventualmente más elevadas, menor humedad relativa del aire y posibles restricciones temporales del abastecimiento hídrico. La Tabla 15-1 resume las diferencias más significa-

Tabla 15-1. DIFERENCIAS MAS SIGNIFICATIVAS ENTRE LAS HOJAS DE SOL Y DE SOMBRA DE DIVERSAS ESPECIES ARBOREAS (+/-: MAYORES/MENORES CANTIDADES O TASAS)

RASGOS DIFERENCIALES	HOJAS DE SOL	HOJAS DE SOMBRA
Características estructurales:		
área	-	+
lobulación	+	-
grosor del mesofilo	+	-
número de células	+	-
nervadura	+	-
grosor de la cutícula	+	-
densidad estomática	+	-
densidad de cloroplastos	+	-
empaquetamiento de sistemas de membranas plastidiales	-	+
Características bioquímicas:		
% materia seca	+	-
% agua	-	+
concentración del jugo celular	+	-
almidón	+	-
celulosa	-	+
lignina	+	-
lípidos	+	-
antocianos, flavonoides	+	-
Ca/K	+	-
clorofilas	+	-
pigmentos del fotosistema II	-	+
clorofilas/xantofilas	-	+
Características funcionales:		
fotosíntesis, respiración y transpiración	+	-

tivas encontradas entre las hojas de sol y de sombra en diversas especies arbóreas.

La capacidad de crecimiento vegetativo de una planta es un factor decisivo para su potencial competitivo y por tanto para su papel en la dinámica sucesional, y depende a su vez de varios factores: la radiación solar incidente disponible, la eficiencia fotosintética con la que dicha radiación puede ser convertida en biomasa y la fracción de la radiación incidente que puede interceptar (excluido el albedo o porcentaje de radiación reflejada, que normalmente oscila entre un 5-15 %, aunque en las comunidades herbáceas gramíneas puede alcanzar el 25-30 %). Si los restantes parámetros son similares, la interceptación resulta decisiva y, como se ha expuesto, depende exponencialmente del LAI. La consecución de un elevado LAI depende del plan arquitectónico de la planta, pero también de su capacidad de diferenciar hojas de sol y de sombra; de hecho, el incremento del LAI por encima de 5 tiene escasa significación en cuanto a la capacidad de crecimiento, pero es muy importante para la interceptación de la luz y su monopolización por una especie: la mayoría de los árboles formadores de bosques exceden en mayor o menor medida esta cifra. Así, en climas en los que la temperatura o la disponibilidad hídrica no actúan como factores limitantes para el desarrollo de LAI elevados, la competencia por la luz se erige como factor director de la dinámica de la vegetación. No es de extrañar tampoco que ciertos biotipos especializados en esta competencia por la luz, como las lianas o bejucos y los epífitos, tengan sus máximas expresiones en climas cálidos y con buenas disponibilidades hídricas.

Al atravesar el follaje, la luz se enriquece relativamente en tonalidades verdes y rojas, por lo que el espectro de radiaciones que reciben las plantas del sotobosque es distinto al que impera en el exterior. Desde el punto de vista fisiológico es importante, por sus efectos fotocibernéticos, la relación entre el rojo cercano y el rojo lejano (e infrarrojo cercano), que están equilibrados (1/1) en la radiación solar, pero descompensados hacia el segundo (1/5 a 1/10) en la luz que ha atravesado un follaje denso.

El régimen de radiación cambia sustancialmente en los ambientes subacuáticos. En primer lugar, la reflexión de las superficies de agua es muy elevada para bajas alturas del Sol sobre el horizonte, por lo que la duración efectiva del día (el fotoperiodo) es más corta bajo el agua. En segundo lugar, la radiación IR y de onda larga es absorbida en los mm o cm superficiales, y la UV no penetra más allá de unos pocos dm. La luz visible penetra más, predominando el verde-azulado en los océanos y el verde-amari-llento en los lagos y masas de agua continentales, lo que determina modificaciones adaptativas en la composición pigmentaria de los órganos fotosintéticos,

especialmente destacadas en la zonación de la vegetación bentónica litoral. A diferencia de los ambientes sombríos terrestres, bajo el agua la radiación roja cercana es siempre más importante que la roja lejana. La intensidad de la radiación decrece exponencialmente con la profundidad, pero depende considerablemente del grado de turbidez de las aguas. La *zona eufótica*, en la que pueden desarrollarse plantas autótrofas, corresponde al intervalo de profundidades en que la actividad fotosintética es capaz de compensar la tasa de respiración (alrededor del 1 % de LR), y puede alcanzar hasta 140 m en mares muy transparentes (60 m en el litoral del Mediterráneo); en las aguas continentales, normalmente más turbidas, las plantas vasculares no superan los 5 m de profundidad y las algas bentónicas pueden alcanzar, a lo sumo, 20 ó 30 m.

Efectos fotocibernéticos: fotoperiodismo

La estrecha dependencia de las plantas respecto a la luz ha dado lugar a otro tipo de adaptaciones cuyo rasgo común consiste en la utilización de la radiación como fuente de información para el control y la regulación de los procesos vitales. La radiación azul, la UV cercana (300-380 nm) y la roja e infrarroja cercana son las más significativas en cuanto a sus efectos fotocibernéticos, incluso con bajas intensidades. Su acción se plasma a través de la alteración química o fotoconversión de pigmentos receptores, como los carotenoides y la flavina, que absorben en la banda azul del espectro, y sobre todo los fitocromos, cuyas dos formas fotoconvertibles (P660 y P730) absorben en el rojo y rojo lejano respectivamente.

Los efectos fotocibernéticos pueden clasificarse en fotomodulaciones, reversibles al cesar o cambiar el estímulo lumínico, y fotodiferenciaciones, que una vez desencadenadas son irreversibles. Ejemplos de las primeras son los fototropismos (típicamente positivos en tallos, pecíolos y muchos esporangios y carpóforos; de signo cambiante en los pedúnculos de algunas especies, como *Cymbalaria muralis*, donde es positivo en el pedúnculo florífero y negativo en el fructífero) y las fononastias, que regulan la orientación de las hojas o de las flores respecto a la dirección de la luz, así como las horas de apertura y cierre de las flores (*Gentiana*). También existen controles fotomoduladores de muchos procesos metabólicos, entre los que se cuentan las tasas de respiración, la síntesis de diversos pigmentos fotosintéticos y de ácido ascórbico, la descomposición de proteínas y grasas de reserva, etc. Los vegetales unicelulares móviles regulan la dirección de sus desplazamientos mediante fotorreceptores asociados a los flagelos.

El cultivo de plantas en la oscuridad o su desarrollo bajo regímenes lumínicos insuficientes provoca un conjunto de síndromes, conocidos como ahila-

626 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

miento o *etiología*, que ponen de manifiesto el amplio repertorio de diferenciaciones inducidas por la luz (fotomorfosis): elongación exagerada de entrenudos y pecíolos, desarrollo rudimentario de los limbos foliares, escasa formación de pigmentos fotosintéticos y de tejidos conductores y de sostén, etc. El sumario de las fotomorfosis es muy extenso y varía en función de las especies y aun de las razas locales, pero pueden citarse: entre las bioquímicas, la biosíntesis de clorofilas y antocianos y ciertos aspectos de la retranslocación interna de nutrientes; entre las histológicas, la diferenciación de estomas, tejidos vasculares y de sostén y la actividad cambial; entre las organográficas, la diferenciación de los primordios de ramas y hojas y de los limbos foliares, el desarrollo de órganos de reserva, la dorsiventralidad y las proporciones alométricas de ciertos órganos, etc. En algunos cormófitos acuáticos, como *Hippuris vulgaris*, la heterofilia, es decir, la formación de tipos morfológicos de hojas diferentes dependiendo de la profundidad, parece estar controlada por la relación rojo/rojo lejano del espectro de radiación incidente. Todos estos procesos, y algunos otros, pueden requerir la fotoinducción en forma de dosis mínimas de radiación o en forma de valores umbrales del *fotoperiodo* (duración del periodo diurno de radiación solar; Fig. 15-20); en no pocos casos, la fotoinducción necesita coincidir con ritmos endógenos o con otros elementos del clima (térmicos, hídricos); por último, ciertos procesos fotoinducidos en unas especies, requieren estímulos diferentes en otras.

El control fotoperiódico de distintas fases del ciclo vital se ha descubierto en los primeros años del presente siglo y reviste especial importancia, puesto que en él subyace el ajuste entre los ritmos del desarrollo y los climáticos. En algunas plantas ciertas morfosis son inducidas cuando el fotoperiodo supera un valor umbral (modelo de «día largo»), mientras que en otras lo son cuando el fotoperiodo se hace más corto que el umbral (modelo de «día corto»).

La relación entre el fotoperiodo y el inicio de la diapausa o reposo vegetativo, con todos sus fenómenos asociados (marchitamiento y caída del follaje en plantas deciduas, retranslocación de nutrientes, desarrollo de los mecanismos de resistencia a la helada, actividad cambial), está ampliamente documentada. Muchos árboles de distribución templada y boreal (especies de los géneros *Populus*, *Salix*, *Fagus*, *Betula*, *Quercus*, *Acer*, *Picea*, *Larix*, *Corylus*, etc.) utilizan el modelo de día corto como inductor del pre-reposo. Las especies que no inician el letargo mediante regulación fotoperiódica o mecanismos estrictamente endógenos, recurren a las temperaturas nocturnas (del orden de poco menos de 10 °C) como señal externa; la regulación termoperiódica es típica de algunos géneros oriundos de latitudes templadas meridionales, como los fresnos (*Fraxinus*),

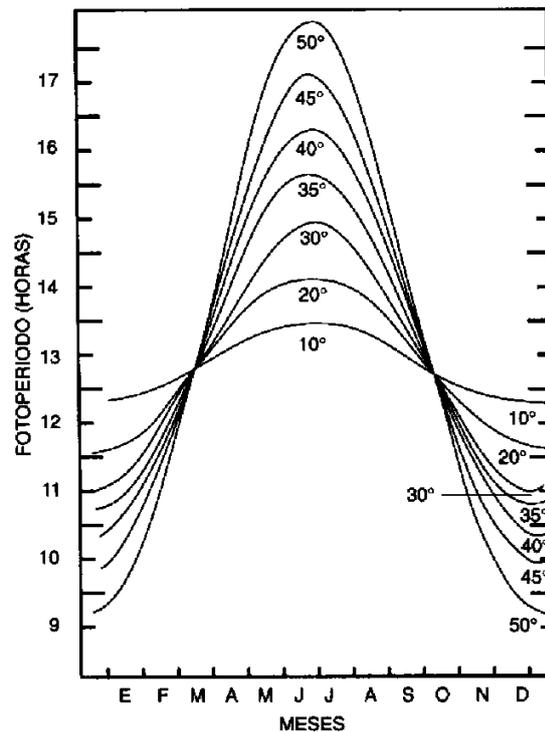


Figura 15-20. Variaciones estacionales del fotoperiodo en diferentes latitudes. A 60° de latitud los fotoperíodos máximo y mínimo son de 19 y 6 horas respectivamente, y a partir de 66° comienzan a aparecer días y noches de 24 horas en los solsticios.

castaños (*Castanea*), lilos (*Syringa*) y frutales de hueso (*Prunus*). En otros muchos casos, ambos mecanismos intervienen conjuntamente, y pueden dissociarse en situaciones experimentales, o bien el fotoperiodo inicia la transición al reposo y la bajada de las temperaturas confirma la continuación del proceso. Algunas plantas propias de clima con sequía estival, entre las que se cuentan muchos geófitos, tienen un control de día largo, que desencadena un periodo de reposo durante la época seca. En tales casos puede haber un doble periodo de reposo, estival e invernal, inducido cada uno de ellos por el tipo correspondiente de fotoperiodo. Un modelo de día largo interviene también como activador del post-reposo; en muchos casos (*Populus*, *Acer*, *Tilia*, *Pinus*, *Vitis*) la salida de la diapausa requiere haber experimentado previamente un periodo suficientemente frío (temperaturas mínimas cercanas a 0 °C durante varias semanas).

Aunque en principio cabría esperar respuestas fotoperiódicas solamente entre las plantas propias de latitudes extraecuatoriales, también se han encontrado en climas tropicales lluviosos, probablemente debido a que las pequeñas variaciones del fotoperio-

do y de la intensidad de radiación que acaecen en torno a los equinoccios, representan las señales externas más consistentes de estacionalidad en dichos climas poco variables. En variedades tropicales del arroz (*Oryza sativa*) se ha detectado sensibilidad para variaciones del fotoperiodo de sólo 10 minutos.

La inducción fotoperiódica de la floración conoce muchos modelos extratropicales. Entre las plantas de altas latitudes es común el modelo de día largo, a menudo combinado con el requisito de una previa vernalización o experiencia de frío invernal (temperaturas mínimas de -3 a 13 °C, según las especies, durante algunas semanas), que hace que puedan florecer al año siguiente y previene inoportunas floraciones otoñales. En latitudes medias son frecuentes tanto los modelos de día largo, típicos de muchas plantas de floración primaveral o estival temprana (*Avena*, *Triticum*, *Secale*, *Anthoxanthum*, *Arabidopsis thaliana*, *Vicia sativa*, *Trifolium pratense*, etc.), como los de día corto, entre los que se cuenta buena parte de nuestra flora otoñal (*Setaria*, *Xanthium*, *Amaranthus*, etc.). Muchas plantas cosmopolitas, como *Poa annua*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media* y *Thlaspi arvense*, tienen comportamientos fotoperiódicamente neutros, en tanto que otras (*Nicotiana tabacum*, *Solanum tuberosum*, *Lactuca sativa*, *Phaseolus vulgaris*, *Zea mays*, etc.) presentan razas fisiológicas con comportamientos fotoperiódicos totalmente diversos. Los modelos de día corto son típicos también de plantas propias de climas subtropicales con sequía invernal, en tanto que los de día largo aparecen frecuentemente en climas con sequía estival, como los mediterráneos. Probablemente son también muy numerosas las especies cuya floración se ve favorecida cuantitativamente por uno u otro modelo, aunque sus ritmos endógenos les permiten florecer bajo cualquier régimen lumínico e incluso en oscuridad (*Hordeum*, *Raphanus* y *Cuscuta* muestran comportamientos cuantitativamente de día largo). La floración de *Trifolium repens* requiere un modelo de día corto seguido posteriormente por uno de día largo. Los modelos de floración de las plantas tropicales se cuentan entre los más diversos, pero, exceptuando las inducciones de día corto antes mencionadas, los controles genéticos endógenos o los hidroperiódicos parecen estar más extendidos. Tanto en los modelos de día corto como en los de día largo, la duración del fotoperiodo, umbral inductor de la floración o de otras morfosis varía en poblaciones de una misma especie procedentes de distintas latitudes; parte de esta variación puede estar fijada genéticamente.

El control de las fases de actividad de las semillas constituye otro de los requisitos necesarios para adecuar el ciclo vital a los ritmos climáticos. La liberación de las semillas suele llevar aparejada su entrada en una fase de reposo, que puede ser innata o

inducida por señales externas, como el enterramiento o la experiencia de frío o de calor; esta última es característica de muchas plantas mediterráneas, que de esta forma garantizan el reposo durante la desfavorable época estival. La llegada de la siguiente estación favorable para la germinación puede percibirse de distintas formas. Las oscilaciones diarias de temperatura constituyen una señal útil en algunas especies propias de hábitats con escasa cobertura vegetal, como *Ammophila arenaria*, puesto que son tanto más acusadas cuanto más cerca de la superficie se encuentran las semillas. La experiencia de altas temperaturas puede ser un factor inductor en especies propias de climas con una alta frecuencia de incendios, en la medida que supone una señal de probable eliminación de la vegetación existente; algunas especies de *Erica* y *Cistus* son ilustrativas de este fenómeno en los climas mediterráneos. Sin embargo, muchas plantas han adoptado como más segura la señal lumínica, puesto que añade información directa sobre las condiciones de iluminación del sitio, expresadas a través de la relación rojo/rojo lejano. De esta forma es posible prevenir la germinación de plantas heliófilas en condiciones de sombra. Un recurso generalizado entre las plantas arvenses y nitrófilas consiste en la inducción del reposo seminal por enterramiento, la formación de bancos de semillas enterradas o ensombrecidas de larga duración (hasta cientos de años), y la inducción de la germinación por exposición a luz rica en radiaciones del rojo cercano; sistemas similares, dependientes de la luz, se aprecian en diversas plantas propias de estadios intermedios de las sucesiones secundarias, como *Betula* y muchas cistáceas, así como entre plantas nemorales de bosques caducifolios que necesitan sincronizar su germinación con el periodo prevernal de mayor disponibilidad lumínica por ausencia de follaje. La necesidad de experimentar un periodo de temperaturas mínimas suficientemente bajas (estratificación) puede ser otro requisito previo para la germinación (*Corylus*, *Juglans*, *Malus*, *Rosa*, *Fraxinus*), combinado después con inducciones fotoperiódicas o endógenas. La importancia de la estratificación se conoce desde antiguo por las prácticas agrícolas de cultivo de algunas especies, cuyas semillas se disponían entre capas de arena húmeda durante el invierno anterior a la temporada de la cosecha.

Las temperaturas

La cantidad de calor almacenado por un cuerpo depende de su masa, de su calor específico y de su temperatura. Esta última es una condición que decide el sentido de las transferencias caloríficas entre cuerpos en contacto: el calor se transfiere siempre del

628 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGÍA

cuerpo más caliente (que tiene mayor temperatura) al más frío. Por ello, y a pesar de que metabólicamente sean los balances energéticos (las cantidades de calor) la realidad que cuenta, las temperaturas del aire en contacto con los organismos suministran una indicación adecuada de las cantidades de calor que éstos pueden almacenar o mantener, y constituyen uno de los parámetros más empleados en bioclimatología.

Las plantas son típicos organismos *poiquilotérmicos* o *ectotérmicos*, es decir, incapaces de mantener constante su temperatura interna en ausencia de aportes caloríficos del entorno, lo cual no significa que su temperatura interna esté siempre ajustada a la externa. Solamente algunos talófitos acuáticos, y sobre todo parásitos, responden a un comportamiento *estenotérmico*, puesto que su desarrollo sólo es posible dentro de un estrecho intervalo de temperaturas. Entre ellos se cuentan también los organismos capaces de crecer normalmente en los hábitats térmicamente más extremados, como *Chlamydomonas nivalis* y otras algas de las nieves, cuyo metabolismo requiere temperaturas próximas a 0 °C, y las bacterias termófilas (*Sulfolobus* y *Thermoplasma*) y algas azules (*Mastigocladus* y *Synechococcus*) que colonizan géiseres y aguas termales con temperaturas de 60-90 °C. El resto de los vegetales, incluyendo la totalidad de las plantas vasculares, se cataloga entre los organismos *euritérmicos*, puesto que sus límites letales de tolerancia térmica oscilan aproximadamente entre los -5° y los 55-60 °C. Mediante preadaptaciones inducidas muchas plantas pueden soportar temperaturas considerablemente más bajas; en cambio, la exposición a temperaturas de 60-70 °C durante periodos cortos (30 minutos) supone un límite letal universal para las células eucariotas. Los límites térmicos para la actividad vegetal (crecimiento y producción de biomasa) son ligeramente más estrechos, entre 5° y 40 °C por término medio, y coinciden aproximadamente con los requeridos para la fijación fotosintética de CO₂.

El rango de las temperaturas del aire que se experimentan sobre la superficie terrestre es muy considerable. Las máximas registradas por procedimientos meteorológicos convencionales corresponden a los desiertos subtropicales: en Libia, México y California se han medido localmente máximas de 57-58 °C; en las depresiones meridionales de España (Andalucía) se alcanzan de cuando en cuando máximas de 50 °C. Recalentamientos locales de hasta 60-70 °C no son raros en enclaves rocosos muy soleados, y aunque su ámbito no se extienda más allá de unos centímetros sobre la superficie del suelo, pueden afectar a las plantas circundantes. Casi una cuarta parte de las tierras emergidas presenta medias de las máximas anuales superiores a 40 °C, lo que entraña exposiciones de las plantas a tempera-

turas por encima de los límites normales de actividad.

La temperatura mínima registrada sobre la Tierra (en la Antártida, cerca del Polo Sur) fue de -91 °C. En Alaska, Groenlandia y Siberia oriental las mínimas de -50 °C son frecuentes, y se alcanzan extremas de -65° a -70 °C; en altas cumbres de latitudes medias pueden registrarse mínimas de -40 °C. Más del 40 % de la superficie continental experimenta temperaturas medias de las mínimas absolutas anuales inferiores a -20 °C; solamente un tercio de las tierras emergidas está libre de temperaturas de congelación. En cualquier caso, el conjunto de los vegetales terrestres dispone de adaptaciones para afrontar toda la gama de temperaturas del aire imperantes sobre la Tierra; los verdaderos límites para la colonización vegetal se hallan en las disponibilidades hídricas, sobre las que la temperatura incide indirectamente, aumentando la evaporación o tornando inaccesible el agua por congelación. Este último caso afecta especialmente al 8,5 % de la superficie terrestre emergida en el que la temperatura nunca supera los 0 °C: en tales condiciones, sólo algunos talófitos (algas y líquenes) capaces de soportar largos periodos de deshidratación y de absorber humedad del aire, pueden desarrollarse en reducidos microhábitats favorables (nunataks).

Este intervalo térmico extremo de más de 150 °C se reduce notablemente al considerar promedios. En lo que concierne a la temperatura media anual, el rango comprende desde algo más de 30 °C en las latitudes ecuatoriales (para Dalol (Etiopía), situada a 100 m bajo el nivel del mar, se han estimado 34 °C), hasta -20 °C en latitudes subpolares, aunque las extrapolaciones calculadas para el interior de la Antártida sugieren que la media anual más baja del planeta podría cifrarse en -57 °C. El valor informativo de la temperatura media anual es relativo, puesto que su oscilación estacional puede ser más decisiva para la vegetación: valores de 0 °C en el Ecuador, con variaciones estacionales casi nulas, ya son prácticamente abióticos por sus repercusiones sobre la disponibilidad de agua, mientras que valores de -10 °C permiten todavía, en latitudes boreales continentales, una estación cálida suficientemente larga para el desarrollo de bosques de taiga.

El régimen térmico se amortigua considerablemente bajo el agua y en el interior del suelo, puesto que sus oscilaciones raramente rebasan el intervalo comprendido entre 0° y 20-25 °C, atenuándose progresivamente con la profundidad. Aunque en sí mismo este intervalo no supone riesgos letales para la mayoría de las plantas, las temperaturas que permiten la congelación del suelo constituyen un serio factor limitante, por la inaccesibilidad del agua helada (y por tanto de los nutrientes) para las raíces, y porque la congelación y descongelación del suelo

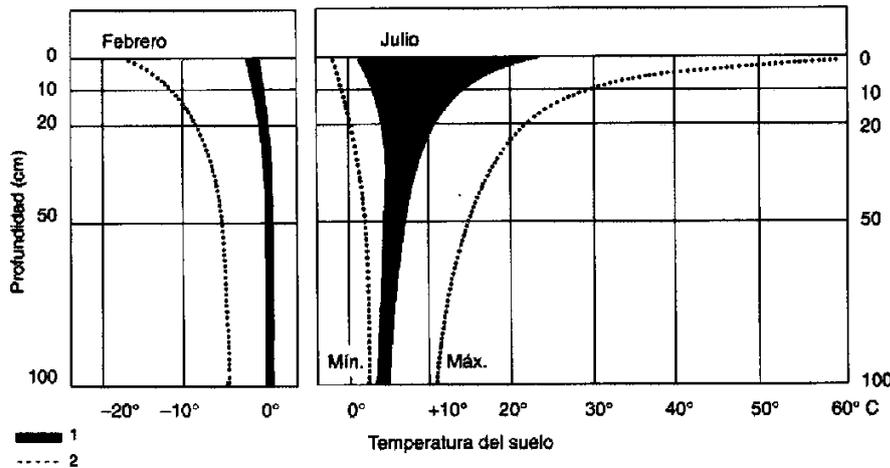


Figura 15-21. Influencia de las coberturas nival (gráfica de febrero; 1: con abundante nieve; 2: suelo desnudo) y vegetal (gráfica de julio; 1: bajo bosque de pinos; 2: suelo desnudo) sobre las fluctuaciones de la temperatura del suelo (máxima y mínima absolutas diarias) a diferentes profundidades. (Adaptado de Larcher, 1983.)

(geliturbación, gelifluxión) provocan lesiones mecánicas en los órganos vegetales subterráneos o pueden desenterrarlos y exponerlos a la desecación. En las latitudes boreales y polares aparecen los horizontes edáficos permanentemente helados (pergelisuelos o permafrost), que pueden tener centenares de metros de profundidad y que suponen otro factor limitante del desarrollo de los aparatos radiculares. Para la vegetación subacuática marina de la zona intermareal, la emersión diaria durante la bajamar supone la exposición al régimen más extremado de las temperaturas del aire y al riesgo de desecación.

Justo en la superficie del suelo es donde las amplitudes térmicas pueden ser mayores, incluso más extremas que las del aire, debido al recalentamiento diurno durante los momentos de mayor insolación y a las pérdidas radiactivas nocturnas; sin embargo, en los primeros 5-20 cm de suelo estas oscilaciones diurnas se han atenuado considerablemente, y a medio metro de profundidad (o menos, si la cobertura de la vegetación o de la nieve es importante; Fig. 15-21) solamente se perciben, con retraso y atenuación, las oscilaciones estacionales de temperatura, que pueden alcanzar muy amortiguadas los 5-7 m (Fig. 15-22). Las diferencias diurnas de temperatura entre el aire (1,5 m) y la superficie del suelo pueden alcanzar localmente hasta 60 °C: en suelos oscuros, secos y ricos en materia orgánica, condiciones que reducen la conductividad térmica, se han llegado a medir temperaturas superficiales de 90 °C en los momentos de máxima insolación. Las diferencias nocturnas nunca son tan elevadas, pero determinan fenómenos como la formación de escarcha con temperaturas del aire algo superiores a 0 °C, o la condensación del rocío.

Efectos de las temperaturas

Los daños causados por la exposición a altas temperaturas residen, en primer lugar, en la inactivación

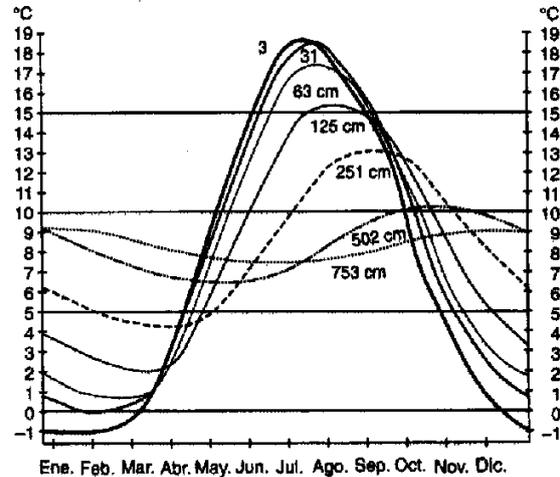


Figura 15-22. Fluctuaciones estacionales de la temperatura del suelo en diferentes profundidades bajo climas templados del norte de Europa. (Adaptado de Larcher, 1983.)

de enzimas termolábiles y en alteraciones de las membranas plasmáticas, que acarrear desorganizaciones metabólicas de las células; en segundo lugar se sitúa el incremento de la transpiración, que cuando se prolonga excesivamente puede llevar al agotamiento de las reservas hídricas y a la deshidratación protoplasmática.

Los mecanismos de resistencia al calor desarrollados por los vegetales pueden agruparse en dos clases: de tolerancia o de prevención (Fig. 15-23). Con arreglo a la tolerancia se distinguen especies *sensibles al calor*, que sufren daños importantes tras exposiciones cortas a temperaturas superiores a 30-40 (45) °C, entre las cuales se cuentan las algas eucariotas los líquenes en estado hidratado (en estado deshidratado son completamente resistentes), muchas plantas vasculares acuáticas y algunas terres-

630 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

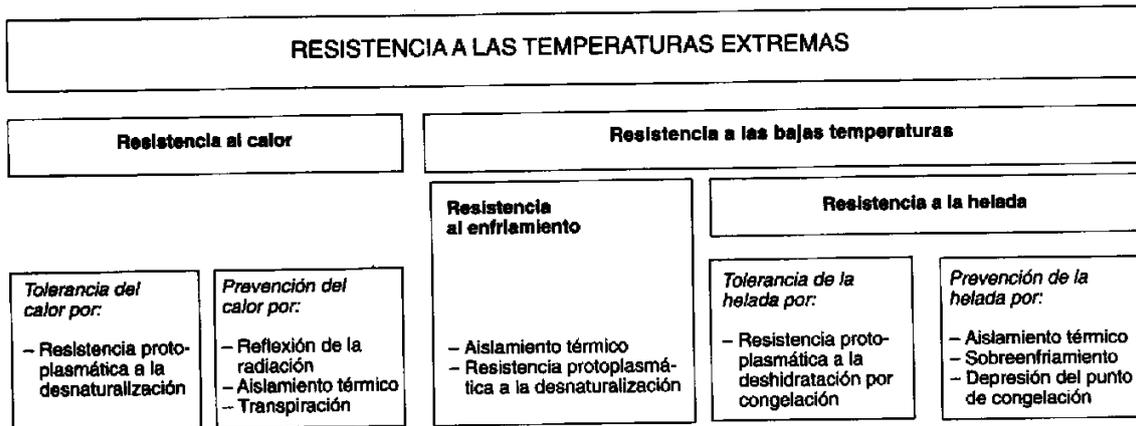


Figura 15-23. Esquema de los mecanismos de resistencia de los vegetales a las temperaturas extremas.

tres nemorales o de hojas tiernas; y especies *tolerantes al calor*, que soportan sin daños apreciables calentamientos breves de hasta 50-60 °C. La tolerancia, que se basa en modificaciones estructurales de proteínas y membranas, experimenta variaciones estacionales probablemente inducidas por el curso de las temperaturas, y no es idéntica en las distintas fases del ciclo de un vegetal: las plántulas, las yemas que han empezado a brotar y el periodo de máximo crecimiento son etapas especialmente sensibles, mientras que la germinación de las semillas puede verse estimulada en algunas especies por la exposición a temperaturas anormalmente elevadas, como las generadas durante un incendio en las capas superficiales del suelo.

La prevención de recalentamientos conoce diversas soluciones entre los vegetales. El desarrollo de mecanismos de aislamiento térmico está muy extendido, aunque su eficacia se limita a periodos cortos: cortezas gruesas, como las del alcornoque (*Quercus suber*), que además protegen del fuego; revestimientos escamosos de las yemas; situación de las yemas y otros órganos sensibles, como las flores, en el interior del follaje, etc. Los mecanismos destinados a aumentar la reflexión de la radiación o a reducir la interceptación son frecuentes en aquellos hábitats en los que el peligro de recalentamiento se debe al exceso de radiación solar directa, como las altas montañas y los desiertos subtropicales: revestimientos de ceras, pelos o escamas reflectantes, fotonastias y termonastias (como las de muchas mimosáceas y cesalpiniáceas) que regulan la orientación de los órganos para reducir la interceptación, etc. Por último, a través de la transpiración es posible mantener la temperatura de las hojas entre 5 y 15 °C más baja que la del aire, dependiendo de la intensidad de la transpiración y de la velocidad del viento.

Las bajas temperaturas pueden producir dos categorías de lesiones en las plantas. En las plantas

sensibles al enfriamiento, la exposición a temperaturas entre 0 y 10-15 °C ocasiona alteraciones de las membranas plasmáticas, desnaturalización de ciertas macromoléculas (proteínas y ácidos nucleicos) y desorganización del metabolismo energético. La exposición a temperaturas inferiores a 0 °C añade el riesgo de la formación de hielo en los tejidos vegetales. La formación de hielo intracelular conlleva la muerte rápida de la célula; no obstante, es más común que primero se forme hielo extracelularmente, entre célula y célula o entre la pared y la membrana plasmática, lo que automáticamente rebaja la presión de vapor de los espacios intercelulares y desequilibra el potencial hídrico (pág. 644) entre el interior y el exterior de la célula. Para restaurar dicho equilibrio, el protoplasma tiene entonces que aumentar su concentración y por tanto su presión osmótica cediendo agua a los espacios intercelulares, en cantidades que dependen hiperbólicamente de lo baja que sea la temperatura. La concentración excesiva de solutos en el protoplasma puede acarrear cambios de pH que provoquen la desnaturalización de algunas proteínas y la muerte de la célula. Puesto que a temperaturas bajo cero la planta no puede movilizar las reservas de agua edáficas, el efecto es equivalente al de un déficit hídrico, y por ello se habla de «sequía por congelación o por helada». Según su grado de resistencia frente a las temperaturas de congelación, las plantas capaces de soportar el enfriamiento se subdividen en *sensibles y resistentes a la helada*.

Entre las plantas sensibles al enfriamiento se cuentan muchas algas (sobre todo de mares cálidos y zonas infralitorales) y las plantas tropicales más termófilas. Los mecanismos más sencillos de prevención frente al frío consisten en el desarrollo de revestimientos aislantes (cortezas gruesas, escamas, pelos) y en la ubicación de los órganos más sensibles (yemas, flores) en el interior de copas densas, que re-

trasan y atenúan el impacto de las bajas temperaturas. El primer signo de prevención que aparece en las plantas leñosas tropicales al ascender en latitud o en altitud, consiste precisamente en los revestimientos protectores de las yemas.

Las formas de crecimiento almohadilladas o pulvinulares de ciertos caméfitos suelen tener también el significado de adaptaciones frente al frío y sobre todo frente a su acción combinada con el viento, que acentúa el efecto de las bajas temperaturas. En general, la aproximación de los brotes al suelo y el consecuente acortamiento de la talla de las plantas implica temperaturas más elevadas durante el periodo diurno de radiación, o permite aprovechar la cobertura aislante de la nieve; ambas ventajas se ponen de manifiesto por el predominio de estos biotipos en altas latitudes o altitudes. La reducción de la talla representa también un sacrificio de la biomasa aérea en favor de la subterránea, más protegida frente al efecto del frío. La reflexión de la radiación solar por hojas o pétalos, dispuestos a modo de espejos parabólicos, puede ser utilizada para incrementar la temperatura de otros órganos más necesitados, como yemas, anteras, etc.; en las tundras árticas, *Dryas integrifolia* consigue así temperaturas en el centro de sus flores que superan en más de 8 °C a la del aire.

La tolerancia al enfriamiento se consigue mediante adaptaciones enzimáticas y conformaciones adecuadas de las membranas plasmáticas. Las plantas sensibles a las heladas, entre las que se cuentan muchos árboles y arbustos perennifolios de latitudes tropicales e incluso templado-cálidas, las algas bentónicas de los mares fríos y algunas de agua dulce, se protegen sólo mediante mecanismos que retardan la formación de hielo tisular y que les permiten soportar la exposición a temperaturas de a lo sumo -5 °C. Además del reforzamiento de los mecanismos preventivos aislantes, recurren a incrementar la concentración de solutos del agua contenida en el sistema vascular y en las paredes celulares, lo que rebaja su punto de congelación, y son capaces de mantener el agua intracelular sobreenfriada, es decir, a temperaturas ligeramente más bajas que las del punto de congelación, sin que se inicie la cristalización del hielo. El sobreenfriamiento (*supercooling*) raramente puede mantenerse más de unas pocas horas, pero es eficaz frente a fríos episódicos repentinos. En los mecanismos preventivos el tiempo de exposición a la helada es un factor decisivo: el saguaro (*Carnegiea gigantea*), el mayor de los cactus, puede soportar una noche de helada, pero no dos consecutivas sin que en el día intermedio la temperatura sobrepase 0 °C, y sus límites de distribución en los desiertos de Arizona se ajustan a esta eventualidad.

El mecanismo más complejo de tolerancia al frío es el que exhiben las plantas resistentes a la helada, y comprende un conjunto de procesos metabólicos

inducidos tras la iniciación del periodo de reposo vegetativo y destinados a desarrollar la capacidad de supervivencia de las células frente a la formación de hielo extracelular. La tolerancia se adquiere progresivamente, a medida que se experimentan fríos crecientes, y por ello se conoce en la práctica agrícola como *endurecimiento (hardening)*. En primer lugar, con temperaturas bajas pero superiores a cero, los protoplasmas inician la acumulación de azúcares y otros metabolitos crioprotectores (ATP) y osmorreguladores, pierden agua y dividen las vacuolas disminuyendo su tamaño, lo que rebaja el punto de congelación y facilita el mantenimiento del agua celular sobreenfriada. Cuando las temperaturas descienden por debajo de cero, se produce un enriquecimiento de las membranas plasmáticas en lípidos y proteínas, y una reorganización de las mismas y de sus enzimas asociadas para hacerlas más resistentes frente a las fuerzas de succión de agua originadas por la formación de hielo extracelular. A medida que siguen descendiendo las temperaturas, todos estos procesos se acentúan y perfeccionan. El calentamiento primaveral induce rápidamente la salida del estado de resistencia, la recuperación del metabolismo normal y el comienzo del desarrollo de las yemas, según pautas propias de cada especie y con grados variables de reversibilidad frente a nuevos episodios de frío.

La capacidad de tolerancia finalmente alcanzada por las plantas resistentes a la helada, entre las que se incluyen muchas algas dulceacuícolas y aéreas, buena parte de las algas bentónicas de zonas intermareales, casi todos los musgos y líquenes y el conjunto de la flora vascular de territorios con inviernos fríos, muestra pautas claramente dependientes de los rigores climáticos. Así, una parte de estas plantas, que comprende los cormófitos acuáticos más resistentes, muchos hongos saprófitos y levaduras y la mayoría de los árboles y arbustos perennifolios de hoja ancha, raramente pueden soportar temperaturas inferiores a -15° ó -20 °C sin sufrir daños graves. La íntima conexión entre las resistencias al frío y a la sequía vuelve a ponerse de manifiesto por el hecho de que entre los árboles y arbustos esclerófilos mediterráneos se cuentan las especies planoperennifolias que mejor toleran la helada. Casi todos los caducifolios propios de las latitudes templadas extienden su resistencia hasta -40 °C. Las yemas y acículas de las coníferas boreales y de alta montaña pueden soportar temperaturas de -70 °C, y la inmensa mayoría de las plantas boreales, polares y de alta montaña (con la excepción de algunas estrechamente dependientes de una prolongada cobertura nival invernal) superan ampliamente también los -40 °C de tolerancia, incluyendo unos pocos árboles y arbustos planocaducifolios pertenecientes a los géneros *Betula*, *Populus* y *Salix*, entre otros. Los casos extremos corresponden a algunas especies boreales

632 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

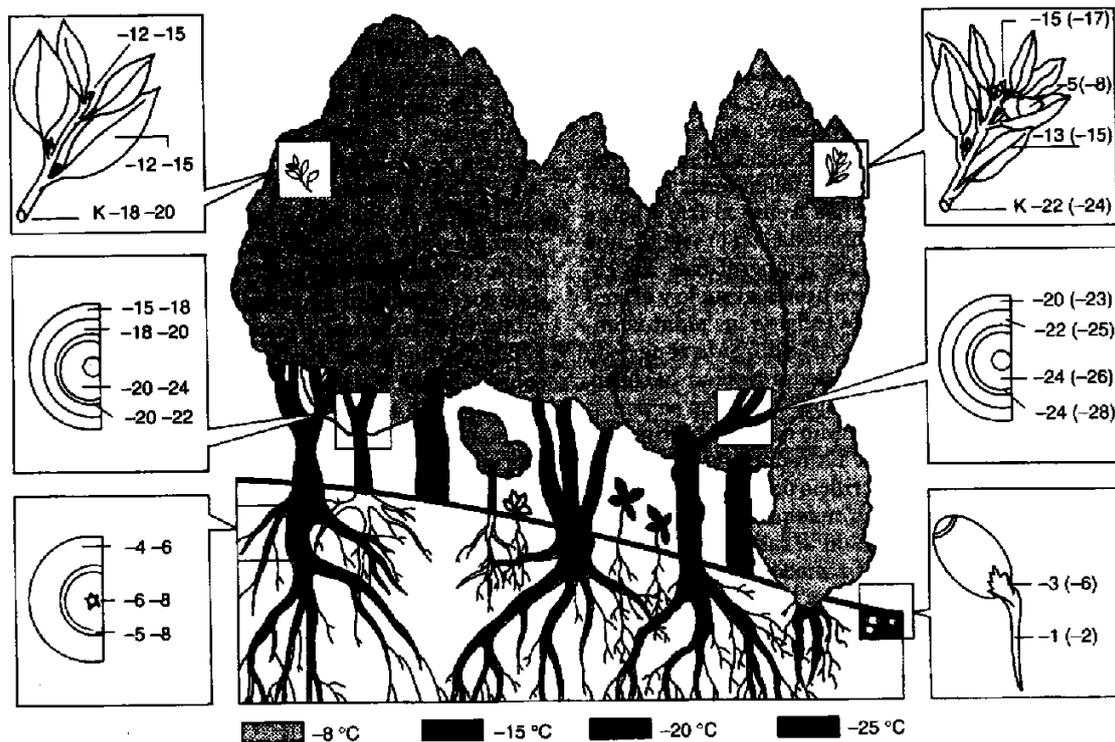


Figura 15-24. Niveles de resistencia invernal a la helada en un bosque de *Quercus ilex*. Las temperaturas marginales, sin paréntesis, corresponden a los primeros síntomas de lesiones; las temperaturas entre paréntesis, a lesiones del 50% (K: resistencia del cambium). Las tramas del cuadro central indican las temperaturas por debajo de las cuales son previsibles lesiones graves. (Según Larcher, 1983.)

y árticas de *Betula*, *Salix*, *Ribes*, *Pinus*, etc., en las que, al igual que otras plantas vasculares, musgos y líquenes árticos y de alta montaña, se ha comprobado experimentalmente la capacidad de soportar, en estado completamente endurecido, $-196\text{ }^{\circ}\text{C}$, es decir, temperaturas inferiores a la de licuación del aire.

La tolerancia al frío que puede desarrollar una especie no es idéntica en todos sus órganos. En *Quercus ilex*, por ejemplo, las plántulas se revelan especialmente sensibles (Fig. 15-24). El factor limitante de la distribución de ciertas especies puede residir, por tanto, en la baja resistencia de algún órgano o fase concreta de su ciclo vital. Así, las raíces de muchas especies de *Citrus*, un género sensible a la helada, solamente pueden crecer con temperaturas del suelo superiores a $10\text{ }^{\circ}\text{C}$; como la fructificación de estos árboles se produce en invierno y requiere un desarrollo importante del aparato radicular que garantice el suficiente abastecimiento hídrico y de nutrientes, su cultivo sólo es productivo en climas con inviernos muy suaves. El límite septentrional del tilo (*Tilia cordata*) en las Islas Británicas está determinado por la imposibilidad de completar la fecundación, debido al crecimiento demasiado lento del tubo polínico, si las temperaturas son inferiores a $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ du-

rante la época de floración; en cambio, en el clima más continental de Finlandia son las temperaturas insuficientes del final del verano, que impiden completar la maduración del embrión y del endosperma de la semilla, las que actúan como factor limitante. No obstante, las evidencias disponibles sugieren que en la mayoría de los casos los límites de distribución de las especies dependen bien de la calidad del ajuste integrado entre cada fase del desarrollo y la secuencia anual de las temperaturas (los desajustes parciales acumulan disminuciones de las tasas de producción o reproducción y pérdidas de la capacidad competitiva), o bien de otros elementos indirectamente relacionados con las temperaturas (radiación, disponibilidades hídricas, etc.). La diversidad intrapoblacional, que depende de la constitución genética y de la edad de los individuos, es otro factor a considerar, que ha permitido, por ejemplo, seleccionar razas más resistentes al frío en las especies cultivadas. Los límites de cultivo del olivo (*Olea europaea* var. *europaea*) son ciertamente más amplios (entre $2\text{--}4\text{ }^{\circ}\text{C}$ en términos de temperatura media anual y de mínimas del mes más frío) que los del acebuche (*O. europaea* var. *sylvestris*), la raza silvestre de la que procede.

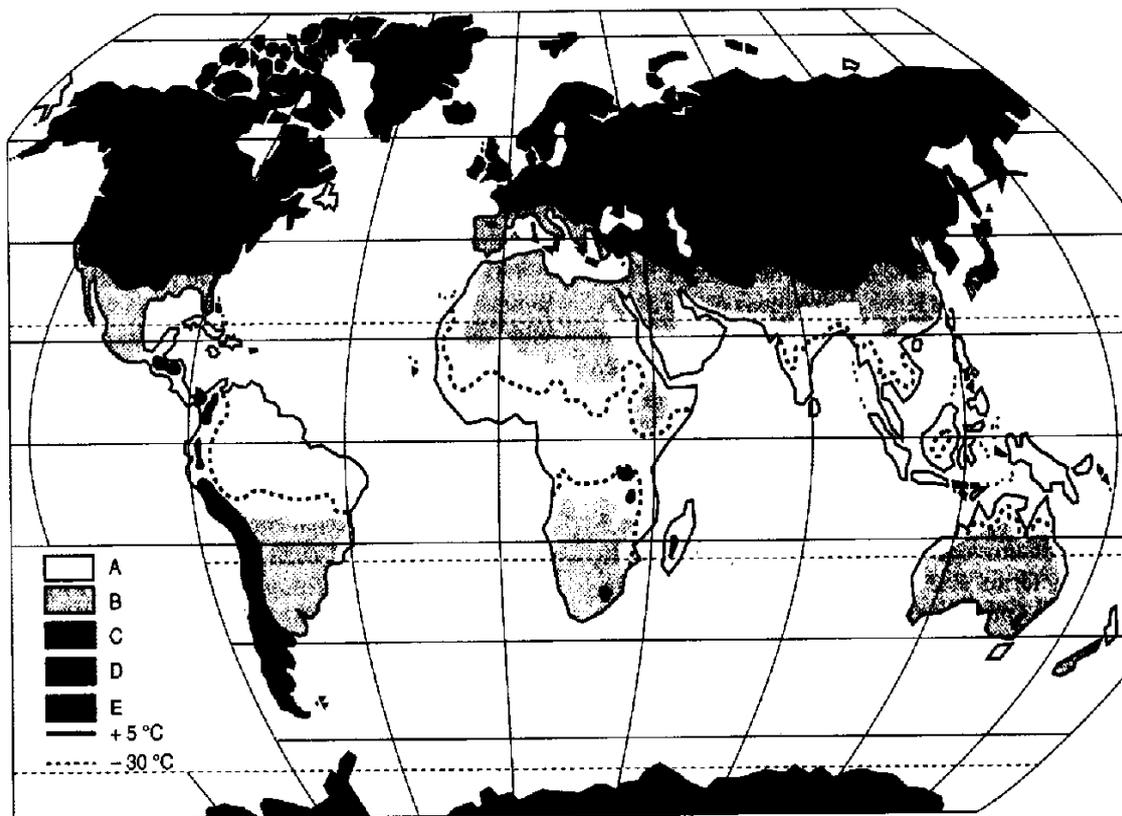


Figura 15-25. Distribución de las bajas temperaturas en los continentes. A: territorios libres de heladas; B: heladas ocasionales con temperaturas de hasta -10°C ; C: medias de las mínimas anuales comprendidas entre -10 y -40°C ; D: ídem por debajo de -40°C ; E: áreas cubiertas de hielo. (Adaptado de Sakai y Larcher, 1987.)

La relación entre las temperaturas mínimas (Fig. 15-25) y la zonación latitudinal (y altitudinal) de los grandes tipos fisonómicos de vegetación es particularmente llamativa. Los árboles planoperennifolios parecen haber dispuesto de menor potencial adaptativo frente al frío, puesto que su distribución se concentra en las latitudes tropicales y bajotempladas. Los inviernos más fríos de las latitudes templadas han favorecido el recurso de los planocaducifolios, consistente en suprimir durante la estación fría los órganos foliares, cuya adaptación al frío es muy costosa desde el punto de vista energético. Aunque la hoja caduca puede alcanzar capacidades fotosintéticas mayores que la hoja perenne, ésta es sin duda más productiva y competitiva cuando dispone de un largo periodo de actividad asimiladora; la abscisión foliar estacional supone al fin una pérdida de capacidad de interceptación lumínica. Si las primeras angiospermas fueron árboles planoperennifolios de climas tropicales húmedos, sin notables defensas frente al frío, cabe suponer dos mecanismos complementarios para el desarrollo evolutivo de la resistencia al frío. Por una parte, las fluctuaciones diarias de temperatura propias de las montañas tropicales podrían haber determinado las primeras adaptaciones metabólicas de resistencia al enfriamiento; por otra, la colonización de territorios con lluvias esta-

cionales debió de provocar la diferenciación de ritmos de crecimiento intermitentes, con periodos alternantes de actividad y reposo, así como las primeras adaptaciones de resistencia a la sequía, incluyendo la adquisición, primero facultativa, patente aún hoy en muchas especies, y luego obligada, de la capacidad de prescindir de las hojas durante la estación seca. La colonización de las latitudes templadas con inviernos fríos se vería de esta forma facilitada a través de la conjugación, perfeccionamiento y reajuste estacional de adaptaciones ya conseguidas: metabolismo resistente al frío y periodo de reposo con abscisión foliar invernal.

La inmensa mayoría de los árboles caducifolios muestran, sin embargo, limitaciones en su capacidad de resistencia al frío, ligadas probablemente al acortamiento del periodo de actividad vegetativa propio de los climas de latitudes boreales y alta montaña, donde son reemplazados por los bosques de coníferas perennifolias o por otros tipos de vegetación de menor porte. Las hojas aciculares de las coníferas tienen menor capacidad fotosintética neta que las deciduas, pero en contrapartida han permitido el desarrollo de mecanismos frente al frío mucho más importantes. En latitudes altotempladas y boreales, así como en la alta montaña templada, el hábito arbóreo perennifolio corresponde casi en exclusiva a las coníferas;

634 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

los pocos árboles planocaducifolios que conviven con ellas (algunas especies de los géneros *Betula*, *Populus* y *Salix*, entre otros) presentan síntomas adaptativos propios de plantas de etapas intermedias de la sucesión: crecimiento rápido, vida media de los individuos corta, germinación heliófila, etcétera.

Otra ventaja adaptativa de las coníferas parece residir en la estructura de su leño de traqueidas con punteaduras areoladas, menos eficaz en el transporte hídrico que los leños de tráqueas de las dicotiledóneas, pero, en cambio, capaz de recuperar con prontitud el flujo de agua xilemático interrumpido por la cristalización de hielo con formación de burbujas de aire (cavitación) tras un periodo de helada. Los largos tubos continuos de tráqueas perforadas del xilema secundario angiospérmico quedan inutilizados permanentemente tras una cavitación intensa, de manera que hasta la primavera siguiente, cuando se forma el nuevo xilema del año, el flujo hídrico se ve interrumpido, retrasando la iniciación del periodo asimilador.

Termoperiodos

Las oscilaciones diarias y estacionales de la temperatura son también utilizadas por las plantas como señales informativas para acoplar sus fases de crecimiento a los ritmos climáticos. Como radiación solar y temperatura son elementos estrechamente correlacionados, no es sorprendente que las distintas especies vegetales recurran alternativamente a uno u otro, o incluso a la acción combinada de ambos, como agentes inductores de muchos procesos moduladores o de diferenciación (pág. 625).

Un régimen de temperaturas ascendentes, como el primaveral, equivale al modelo fotoperiódico de día largo y puede actuar como inductor del post-reposo, de la germinación y de los mecanismos metabólicos de resistencia al calor. Un régimen de temperaturas descendentes, como el que impera en otoño, equivale al modelo fotoperiódico de día corto y puede inducir el pre-reposo invernal, la abscisión foliar o el reposo de las semillas, y, sobre todo, activar el endurecimiento. El control de la abscisión foliar invernal es termoperiódico en muchos árboles obligadamente deciduos con centros de origen en bajas latitudes; en cambio, la mayoría de los caducifolios de latitudes templadas han transferido este control al fotoperiodo, hecho que tiene interesantes conexiones con la evolución de la resistencia a la helada. El paralelismo entre fotoperiodo y termoperiodo se rompe cuando otros factores del clima, como la circulación atmosférica, provocan episodios anormalmente cálidos o fríos dentro del ritmo anual; como las latitudes templadas se caracterizan por una circulación atmosférica relativamente compleja, no es sorprendente que ciertos controles del ciclo vital hayan

sido transferidos al fotoperiodo, cuyos ritmos son más regulares, reforzándolos en ciertos casos con subcontroles termoperiódicos confirmativos del paso del invierno (vernalización, en el caso de la inducción de la floración; estratificación, en el de la germinación; experiencia de frío en el del post-reposo) o con la reversibilidad parcial, inducida térmicamente, de algunos procesos, como los de endurecimiento.

Los intervalos térmicos óptimo y de actividad dependen de cada especie, pero también varían con la edad de los individuos y la constitución genética de las poblaciones. La calidad de los ajustes adaptativos se pone de manifiesto en el hecho de que los rangos óptimos suelen comprender un intervalo de 10-15 °C en torno a las temperaturas medias de la época del año propicia para el desarrollo de cada proceso, en la región de procedencia de la planta. Los procesos elementales del ciclo vital suelen ser los que muestran rangos más amplios: fotosíntesis y fijación de CO₂, división celular y elongación, etc. En las plantas árticas y de alta montaña la elongación puede iniciarse ya a 0 °C. La diferenciación celular suele requerir temperaturas ligeramente superiores, en tanto que los procesos reproductores, como la floración y la fructificación, se cuentan entre los más exigentes, y su consecución se correlaciona mejor, antes que con temperaturas concretas, con biotemperaturas (sumatorios de las temperaturas diarias que exceden cierto valor umbral; pág. 655) del periodo de actividad asimiladora precedente, indicativas de la eficacia con que se han verificado las etapas previas de crecimiento, producción y acumulación de nutrientes, necesarias para alcanzar una buena tasa de reproducción. La germinación también precisa de temperaturas relativamente elevadas: incluso en las plantas árticas y alpinas es raro que se verifique a menos de 5 °C, corroborando que las plántulas constituyen una de las fases más delicadas del ciclo vital de los espermatófitos.

La oscilación térmica diaria, que es utilizada por algunas plantas como señal estimulante de la germinación, promueve también procesos como la elongación y la diferenciación celular. Las amplitudes óptimas requeridas aumentan con la latitud (hasta latitudes altotempladas) y la continentalidad de los climas de procedencia de las plantas: amplitudes óptimas de 10-15 °C son comunes en plantas continentales (hasta 20° en cactus de desiertos interiores), de 5-10° en plantas semicontinentales, e inferiores a 5° en plantas tropicales o de climas oceánicos.

El viento

Los movimientos horizontales del aire tienen su origen en el calentamiento desigual de la superficie terrestre y en las propiedades diferenciales adquiridas

por las masas de aire. Los vientos facilitan la transferencia de calor y de vapor de agua entre las superficies terrestre y oceánica y el aire; a sus expensas se produce, además, el transporte de vapor de agua, por lo que afectan a los regímenes locales de temperaturas, de humedad atmosférica y de precipitaciones.

El gradiente del desequilibrio que trata de compensarse a través del viento determina su dirección predominante y su velocidad iniciales; estos parámetros sufren modificaciones impuestas por el relieve, que puede introducir también cambios en las propiedades de las masas de aire desplazadas (efecto *föhn*, pág. 621). La influencia del relieve sobre el viento se manifiesta en todas las escalas, lo que dificulta extraordinariamente su caracterización local. La rugosidad del terreno y de la vegetación determinan el fenómeno general de la disminución casi exponencial de la velocidad del viento desde el exterior del follaje hacia la superficie del suelo (Fig. 15-26), así como la transformación de flujos de aire, en principio laminares, en otros más o menos turbulentos, es decir, con componentes verticales importantes y cambios frecuentes de dirección. Pero el relieve puede también producir aumentos de la velocidad del viento, cuando el aire se encajona en un valle o traspone un obstáculo, como un collado o simplemente la parte superior de una masa de vegetación.

Por lo que concierne a las plantas, el viento produce una serie de efectos directos favorables y desfavorables; en algunos casos, el mismo efecto puede tener un sentido u otro dependiendo del estado y de las adaptaciones de la planta. Entre los efectos ne-

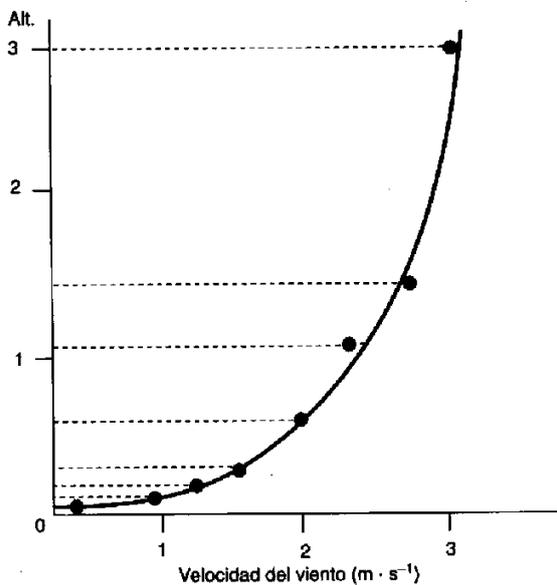


Figura 15-26. Perfil de la atenuación de la velocidad del viento sobre una área llana de césped ralo. Alt. = altura (m).

gativos pueden reseñarse los mecánicos: roturas de ramas y otros órganos, erosiones cuticulares producidas por la fricción del follaje o por la acción abrasiva de partículas de arena, etcétera.

Los vientos de procedencia marítima suelen arrastrar partículas de sal que, al depositarse sobre las hojas y las yemas, producen lesiones por desecación y plasmolisis en las plantas no tolerantes a la salinidad, o interfieren la absorción radicular de agua si se acumulan en el suelo. En las costas muy venteadas este fenómeno individualiza una franja litoral ocupada por plantas resistentes a la salinidad, entre las que destaca la participación de caméfitos espinosos pulvinulares, suculentas (como *Crithmum maritimum*) y los casos de notable especiación, como el del género *Limonium* (Fig. 15-27). Aunque las deposiciones salinas eólicas se concentran usualmente en las primeras decenas o centenas de metros del litoral, sobre todo cuando éste es abrupto, su arrastre puede detectarse ocasionalmente hasta varios kilómetros tierra adentro.

El viento facilita el intercambio calorífico entre el aire y la superficie de los órganos vegetales y del suelo, porque reduce el espesor de la capa límite de aire calmo en la que la transferencia de calor se hace sólo por conducción, y renueva las capas más externas acelerando la mezcla de masas de aire con distintas temperaturas y humedades; por el mismo motivo, también facilita la evapotranspiración. Las combinaciones de estos dos efectos pueden ser sinérgicas o antagónicas en sus efectos sobre las plantas. El aumento de la evapotranspiración es negativo cuando las disponibilidades hídricas son escasas, como ocurre en periodos de sequía por escasez de lluvia o por frío, pero puede significar un recurso para evitar temperaturas lesivas en periodos excesivamente calurosos o en condiciones de intensa radiación solar directa. El efecto rompedor del viento que procuran los setos arbustivos o arbóreos es bien conocido y se emplea, a menudo, para mejorar las condiciones hídricas de los cultivos agrícolas, reduciendo evapotranspiraciones excesivas en terrenos muy venteados. El enfriamiento facilitado por el viento es especialmente desfavorable durante los periodos de helada, porque resta eficacia a los mecanismos de prevención. Este riesgo se acentúa cuando el viento arrastra partículas de hielo, que al chocar o depositarse sobre las yemas o las hojas (cencellada) pueden producir daños mecánicos y acelerar la desecación. Debido a este efecto, en el límite altitudinal superior del bosque son comunes los árboles deformados, achaparrados y con ramas desarrolladas sólo en la dirección de sotavento (árboles-bantera). Los mismos principios expuestos dificultan la condensación del rocío o la aparición de heladas y escarchas en noches venteadas.

La redistribución de la nieve es otro efecto impor-

636 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

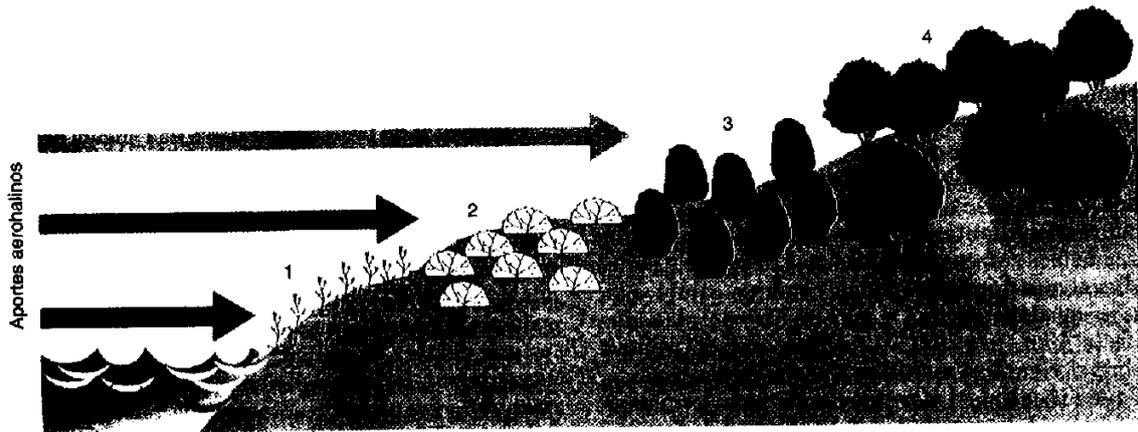


Figura 15-27. Transecto de la vegetación litoral en la costa abrupta del norte de Menorca. 1: comunidades de *Limonium* e hinojo marítimo (*Cithmum maritimum*), expuestas a fuertes vientos cargados de sales; 2: matorrales espinosos pulviniformes con *Launaea cervicomis*, *Astragalus balearicus*, *Centaurea balearica*, etc.; 3: maquis arbustivo de *Phillyrea rodriguezii*; 4: maquis arbustivo de acebuches (*Olea europaea* var. *silvestris*), en el que todavía se aprecian deformaciones en el desarrollo de las copas motivadas por la sal arrastrada por el viento.

tante del viento sobre la vegetación. Los lugares más expuestos, como collados, espolones, interfluvios y laderas de barlovento, tienden a quedar descubiertos de nieve durante el invierno, en tanto que la cobertura nival crece y permanece en los biótopos menos expuestos, protegiendo del rigor de las temperaturas mínimas a las plantas que quedan bajo su manto. Las pautas de distribución de la vegetación en las altas montañas y en las latitudes boreales y árticas obedecen en gran medida al espesor y duración de la cobertura nival, nulo o muy corto en las comunidades denominadas *psicroxerófilas* (del griego *psicrós*,

frío; *xerós*, seco, y *filos*, amigo), y prolongado en las *quionófilas* (del griego *quionos*, nieve), menos tolerantes al frío y más exigentes en disponibilidades hídricas (Fig. 15-28). Las formas de crecimiento pulvinulares y aplicadas al suelo favorecen la protección de la nieve, pero también actúan contra el viento, porque aíslan el interior de la planta de sus efectos desecantes y enfriantes, a la vez que previenen la remoción de las capas superficiales del suelo, ricas en nutrientes.

El viento puede redistribuir también ciertos materiales edáficos livianos, como la hojarasca y las ca-

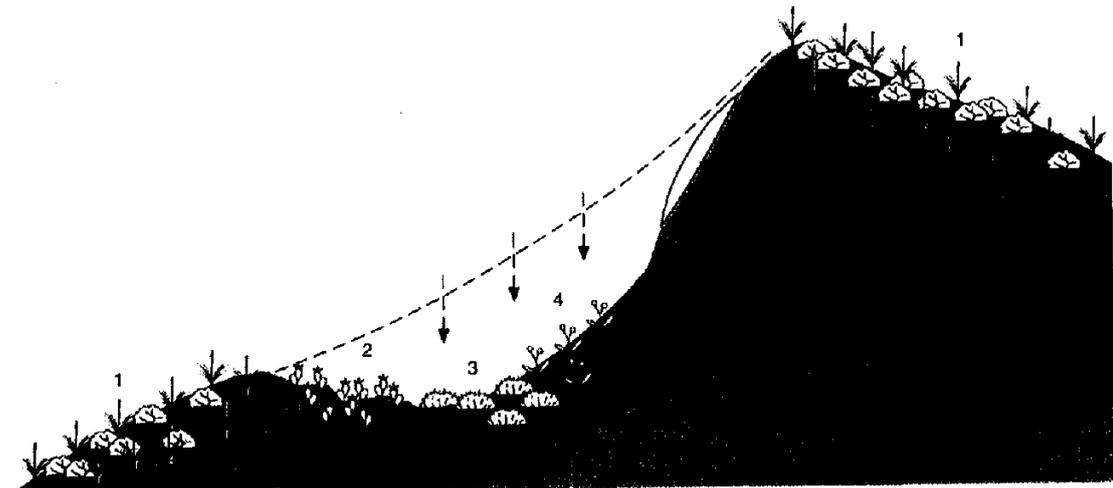


Figura 15-28. Vegetación psicroxerófila y quionófila en la alta montaña silíceo pirenaica. El nivel medio de la nieve a comienzos del verano (Junio) y en pleno verano (agosto) está indicado por las líneas de trazos y continua, respectivamente. 1: césped de *Festuca supina* y matorral de rododendros (*Rhododendron ferrugineum*); 2: comunidad de crasifolios (*Gnaphalio-Mucizonietum sedoidis*); 3: comunidad de sauces enanos (*Anthelio-Salicetum herbaceae*); 4: comunidad briofítica (*Polytrichetum norvegici*).

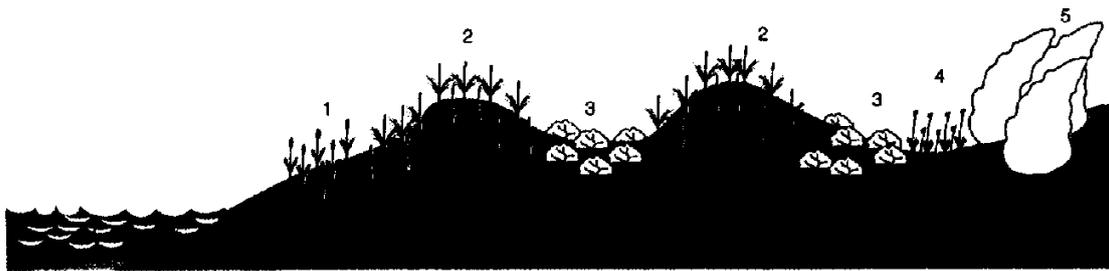


Figura 15-29. Transecto de la vegetación en sistemas dunares del litoral mediterráneo ibérico. 1: comunidades de *Elymus farctus* sobre dunas primarias o embrionarias; 2: comunidades de *Ammophila australis* sobre dunas secundarias semifiadas; 3: matorrales de *Crucianella maritima* sobre dunas fijas; 4: juncates en depresiones que se inundan temporalmente; 5: sabinas de *Juniperus turbinata* o enebrales de *J. macrocarpa* sobre dunas fijas.

pas orgánicas superficiales de suelos con poca cohesión, trasladando nutrientes desde sus lugares de origen a otros más abrigados. Los movimientos de hojarasca en los bosques tienen efectos apreciables, aunque menos destacados que en el caso de la nieve, sobre las pautas de distribución de plantas herbáceas de pequeño porte, líquenes y musgos húmidos. Los aportes eólicos de nutrientes explican también algunas diferencias de composición entre las comunidades brioliquénicas epífitas de los troncos de los árboles orientadas a barlovento o a sotavento; estas últimas son más oligotróficas o menos nitrófilas.

Como agente geológico de transporte, el viento tiende a acumular y mover lentamente, por el proceso conocido como saltación, las fracciones arenosas depuradas, formando sistemas de dunas, tanto en el litoral como en zonas continentales desérticas. Los suelos de los sistemas dunares, compuestos casi exclusivamente por arena fina, son muy pobres en nutrientes y tienen una baja capacidad de retención hídrica; todo ello, combinado con su movilidad superficial, que dificulta la colonización vegetal, crea un hábitat muy selectivo para las plantas. En el litoral, la gradación de la movilidad de la arena se superpone al efecto del arrastre eólico de sal, produciendo una zonación característica de las comunidades según bandas paralelas a la línea de costa (Fig. 15-29).

Entre las interacciones positivas del viento hay que mencionar su papel como vector de la polinización en las plantas anemófilas y como vector de dispersión en las anemócoras. Anemofilia y anemocoria han progresado con bastante independencia evolutiva; la segunda es la que muestra relaciones más estrechas con el régimen de vientos de los ambientes en que prosperan las especies, y suele ser el mecanismo de dispersión dominante en los hábitats más abiertos y expuestos: alta montaña, desierto, estratos superiores de los bosques, etcétera.

La humedad del aire

La cantidad de vapor de agua que contiene el aire influye decisivamente en el comportamiento de las masas de aire impelidas por el viento, y por tanto en las posibilidades de que generen nubosidad y precipitaciones. Además, modifica los balances térmicos y de radiación, al incrementar el calor específico del aire y por tanto su capacidad de absorción de las radiaciones de onda larga terrestres, y disminuir la proporción de radiación solar directa en favor de la difusa. Por último, es uno de los factores que regulan la tasa de evapotranspiración.

La humedad atmosférica suele expresarse en términos de *humedad relativa*, que tiene mayor significación biológica y climática que la absoluta, y que corresponde a la cantidad de vapor de agua existente por unidad de volumen de aire, expresada como porcentaje de la máxima cantidad de vapor de agua que puede contener el mismo volumen de aire a igual temperatura. Si en lugar de cantidades o concentraciones queremos referirnos a presiones parciales de vapor, el concepto equivalente (y correlacionado de forma casi lineal) es el *déficit de saturación*: la diferencia entre la presión de saturación y la presión del vapor de agua realmente existente en el aire.

La cantidad máxima de vapor de agua que puede contener el aire depende exponencial y casi exclusivamente de su temperatura (Fig. 15-30). El *punto de condensación* o *de rocío* de una masa de aire con una humedad relativa dada, corresponde a la temperatura a la que se alcanzaría la saturación de vapor (humedad relativa del 100 %); valores iguales o inferiores a esta temperatura crítica desencadenan la condensación del exceso de vapor de agua. El punto de condensación puede alcanzarse cuando el viento empuja una masa de aire húmedo desde el mar hacia la tierra emergida más fría, o la obliga a ascender por la vertiente de una montaña, o simplemente cuando la temperatura del suelo y de las plantas

638 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

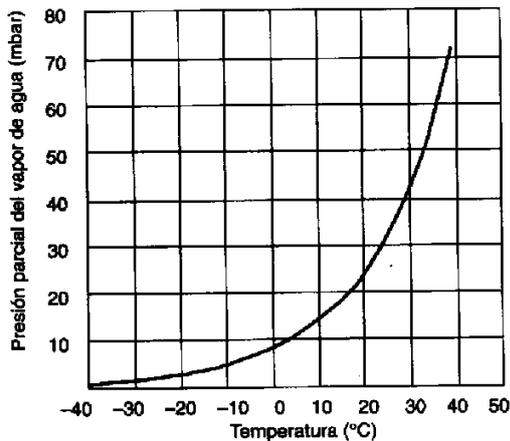


Figura 15-30. Dependencia exponencial de la presión de saturación de vapor de agua del aire con respecto a la temperatura. Por debajo de 0° C la curva se desdoblaría realmente en dos, según que se considere la presión de saturación sobre el hielo o sobre el agua líquida sobreenfriada; esta última es ligeramente superior.

desciende más que la del aire durante la noche. En los dos primeros casos la condensación determina precipitaciones y en el tercero fenómenos como el rocío o la escarcha. Si la superficie de una masa de agua, del suelo o de los organismos tiene igual temperatura que el aire, habrá evapotranspiración si la humedad relativa es inferior al 100 %, en tasas crecientes cuanto mayor sea el déficit de saturación del aire. Pero aun con humedades relativas del 100 % podrá producirse evapotranspiración si dicha temperatura superficial es mayor que la del aire; y viceversa, con humedades relativas inferiores al 100 % puede haber condensaciones de vapor de agua sobre superficies suficientemente más frías que el aire.

El contenido en vapor de agua de la atmósfera varía ampliamente sobre la superficie terrestre, pero decrece marcadamente con la altitud: el 50 % del total se halla concentrado en los 2,5 km y el 75 % en los 4 km inferiores de la atmósfera. Las pautas de variación de la humedad relativa siguen el ritmo diario y estacional de las temperaturas, con modificaciones impuestas por la circulación atmosférica y por las condiciones microclimáticas. Humedades elevadas, próximas al 100 %, son frecuentes en las inmediaciones de masas de agua, en el interior de las nubes (donde puede haber también cantidades adicionales de agua líquida o sólida en suspensión), en la niebla, durante los episodios de lluvias e inmediatamente después de los mismos; pero también en todas las situaciones de bajas temperaturas, que reducen enormemente la presión de saturación del aire. La humedad relativa disminuye durante el día y aumenta por la noche; sus valores mínimos se alcanzan en las situaciones de buen tiempo (precipi-

taciones escasas y temperaturas elevadas) y en las áreas continentales.

Las precipitaciones

El ciclo del agua en la biosfera

En la heterogénea distribución porcentual del agua sobre la biosfera (Tabla 15-2), las transferencias entre las masas oceánicas y continentales se establecen a través de la minúscula fracción atmosférica (Fig. 15-31). La evaporación en los océanos corresponde casi a la potencial o máxima posible bajo el régimen de radiación y temperatura superficiales, y es más de dos veces y media más intensa que en los continentes; éstos, que ocupan un 30 % de la superficie del planeta, sólo contribuyen al 14 % de la evaporación total. En cambio, gracias a la circulación atmosférica y al efecto del relieve, los continentes se ven beneficiados con un 20 % del total de las precipitaciones que caen sobre la Tierra.

Parte de la precipitación continental se evapora sobre los órganos vegetales aéreos sin llegar a alcanzar el suelo (*agua de interceptación*). A su vez, la que llega al suelo puede discurrir por su superficie, a favor de la pendiente, para incorporarse al sistema de drenaje superficial (*agua de escorrentía*), o infiltrarse en su interior (*agua de infiltración*). En cualquier caso, a través de los ríos y cauces subterráneos el *agua de drenaje* o *de avenamiento* revierte finalmente al mar el 6 % de la precipitación sobrante con respecto al montante de la evaporación continental.

La distribución de las precipitaciones

La precipitación se expresa en unidades de volumen por superficie (litros/m²) o su equivalente en altura del agua (mm) para un periodo de tiempo determinado. La media anual estimada de las precipitaciones sobre el conjunto de la superficie terrestre

Tabla 15-2. DISTRIBUCION DEL AGUA EN LA BIOSFERA

SITUACION	PORCENTAJE
Océanos	97,20
Superficies de agua sobre los continentes:	
Casquetes polares y glaciares	2,15
Lagos de agua dulce	0,01
Lagos salados y mares continentales	0,01
Corrientes fluviales	0,0001
Aguas subsuperficiales:	
Aguas subterráneas	0,62
Agua edáfica	0,002
Agua atmosférica	0,001
Total	100 (1360 · 10 ⁶ km ²)

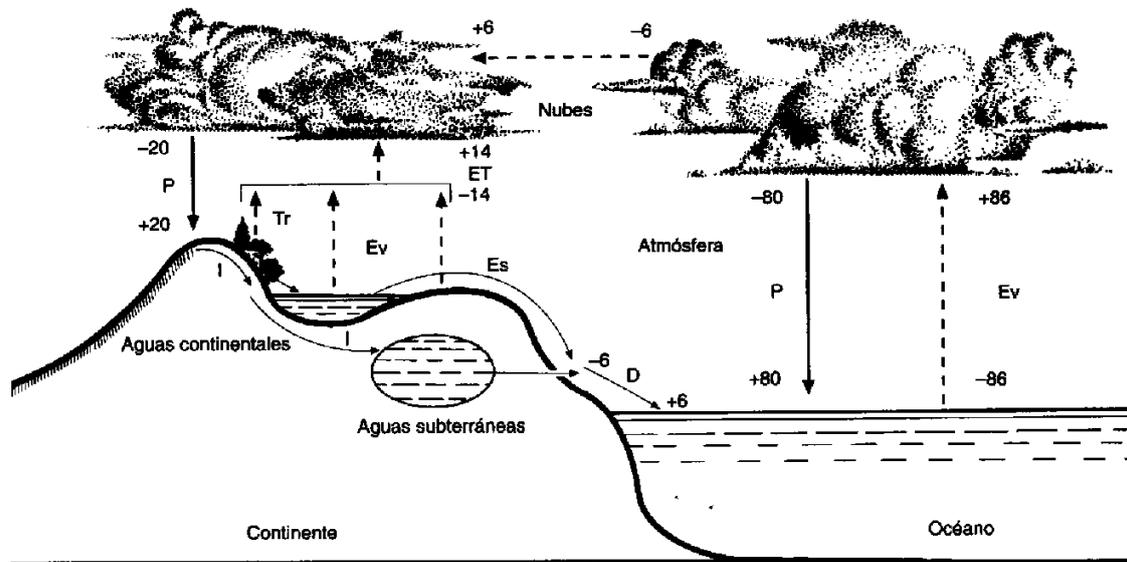


Figura 15-31. Representación esquemática del ciclo del agua en la biosfera. Las cantidades están expresadas como porcentajes respecto al total de la precipitación: P. Ev: evaporación; Tr: transpiración; ET: evapotranspiración; I: infiltración; Es: escorrentía; D: drenaje o avenamiento.

se sitúa en 1040 mm, de los que unos 700 mm corresponden a los continentes. La distribución de las precipitaciones sobre las tierras emergidas es, sin embargo, enormemente desigual. Los promedios anuales extremos registrados corresponden al monte Waialeale (1569 m), en las islas Hawai, con 11 455 mm, y al desierto de Atacama, en el norte de Chile, con menos de 0,1 mm (en este mismo desierto hay pueblos cuyos habitantes más ancianos no recuerdan haber visto llover nunca). Las variaciones interanuales y estacionales son también muy considerables: en algunas localidades de la India se han llegado a alcanzar 26 000 mm en un año y más de 9000 mm en un mes durante el monzón; el máximo diario se registró en el archipiélago de La Reunión, con 1870 mm. En contrapartida, grandes áreas de la Tierra reciben promedios inferiores a los 250 mm anuales. Incluso en territorios de modesta extensión las variaciones son considerables: en la Península Ibérica, por ejemplo, los promedios anuales máximos superan los 3000 mm en las montañas del noroeste y en el Pirineo occidental, y se reducen a 157 mm en el Cabo de Gata, que es el enclave más seco de Europa.

Los factores del clima que inciden sobre la precipitación permiten explicar sus patrones generales de variación (Fig. 15-32). La confluencia de alisios cargados de humedad en la zona de convergencia intertropical determina una banda de elevadas precipitaciones en latitudes ecuatoriales. Las oscilaciones estacionales de latitud que experimenta dicha zona siguiendo los ritmos del ángulo de declinación, diferencian una faja estrictamente ecuatorial con preci-

pitaciones regularmente distribuidas a lo largo del año, y sendas fajas al norte y al sur de la misma en las que la precipitación se concentra progresivamente en la estación estival, puesto que durante el correspondiente invierno de cada hemisferio el cinturón de altas presiones subtropicales se acerca relativamente al Ecuador y ejerce su influencia amonadora de la precipitación (Fig. 15-33). Las masas continentales y el relieve imprimen interesantes modificaciones a este esquema. La orientación meridiana y la envergadura de los Andes suramericanos interrumpe la influencia de los cinturones anticiclónicos subtropicales ampliando considerablemente las áreas amazónicas y caribes de precipitaciones elevadas y regulares aportadas por los alisios de procedencia oriental. La ausencia de grandes sistemas montañosos en África y la procedencia continental de los alisios de invierno amplían, en cambio, los territorios de concentración estival de las precipitaciones. La situación particular del Índico septentrional provoca en el sur y sureste de Asia grandes oscilaciones latitudinales de la zona de convergencia, causantes del régimen monzónico de precipitaciones, con máximos veraniegos que se ven acentuados por factores orográficos.

El predominio de regímenes anticiclónicos en las latitudes subtropicales determina áreas pluviométricamente deficitarias todo el año, que a partir de las costas occidentales de los continentes bañadas por corrientes marinas frías, se extienden en grado diverso hacia el interior, dependiendo de factores orográficos. Los desiertos de Baja California (Norte-

640 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGÍA

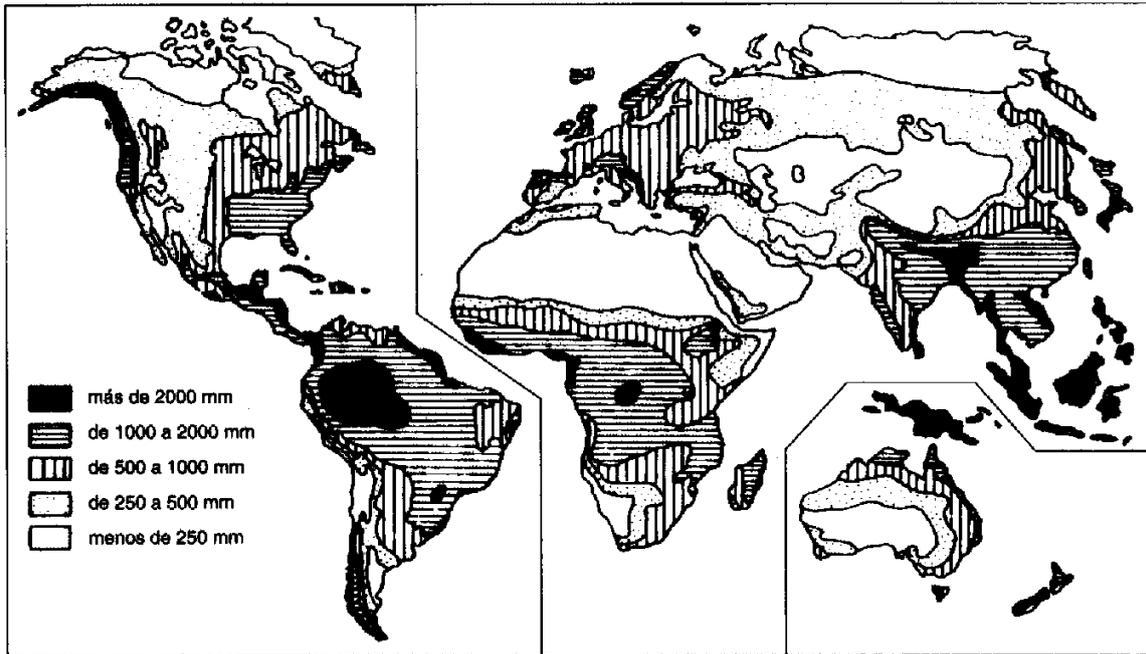


Figura 15-32. Distribución de la precipitación media anual sobre los continentes.

américa), Atacama y Perú (Suramérica), Namib y Kalahari (Sudáfrica), Australia occidental y central, se deben a estos cinturones anticiclónicos, cuya máxima expresión se alcanza en África (desierto del Sahara) y en los desiertos del suroeste de Asia. A si-

milares latitudes, las costas orientales de los continentes reciben precipitaciones de procedencia subtropical, movidas por alisios del este, relativamente cuantiosas y concentradas en el verano, cuando el cinturón subtropical se aleja del Ecuador.

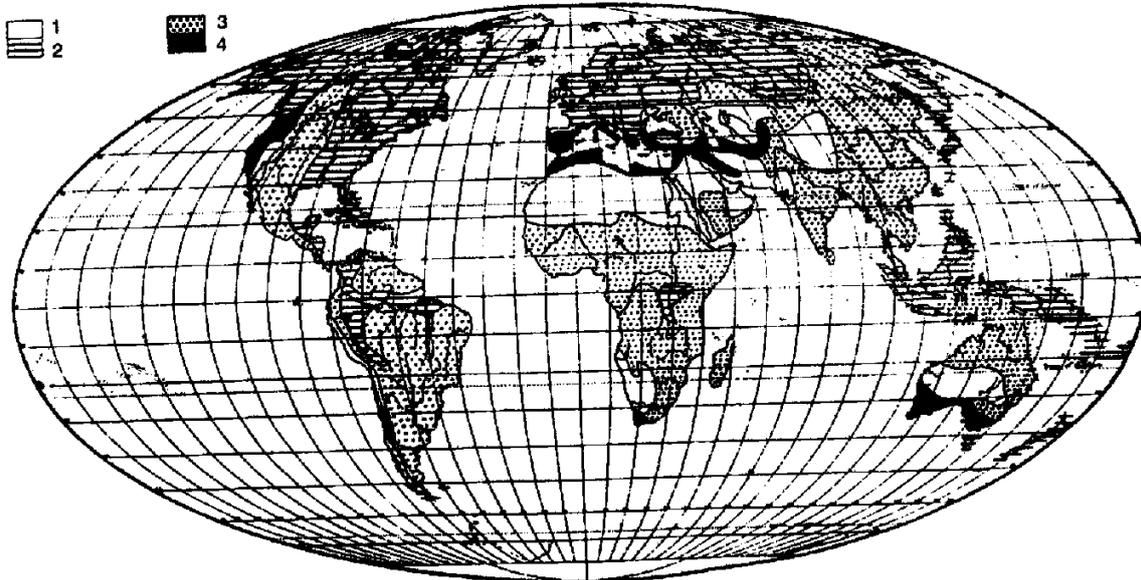


Figura 15-33. Estacionalidad de las precipitaciones. 1: precipitaciones escasas durante todo el año; 2: precipitaciones regularmente repartidas a lo largo del año; 3: máximos estivales de precipitación; 4: mínimos estivales de precipitación con lluvias invernales importantes. (Adaptado de Good.)

Las latitudes templadas medias y altas se ven afectadas por el régimen de los *vientos del oeste* que arrastran borrascas generadas en el cinturón subpolar de bajas presiones. Consecuentemente, las correspondientes costas occidentales de los continentes, bañadas además por corrientes marinas cálidas, registran elevadas precipitaciones, que van aminorándose paulatinamente hacia el interior, donde el régimen de presiones continental favorece nuevamente la concentración pluviométrica estival. El alejamiento de los vientos suministradores de humedad establece también en estas latitudes áreas con grandes déficit pluviométricos, como ocurre en Norteamérica, a sotavento de las montañas Rocosas, y en el interior desértico del enorme continente asiático. La mayor proporción de superficie oceánica en el hemisferio sur impide el desarrollo de verdaderos desiertos templados.

Las oscilaciones latitudinales estacionales de los cinturones subtropical y subpolar determinan la aparición de una banda, situada entre los paralelos 30° y 45°, que durante el invierno del hemisferio correspondiente se ve regularmente afectada por las borrascas subpolares, en tanto que durante el verano cae bajo el influjo de los anticiclones subtropicales (Fig. 15-34). Unicamente en esta banda aparecen los climas denominados *mediterráneos*, caracterizados por un marcado déficit pluviométrico durante la estación más cálida del año. Por las razones antes expuestas, se desarrollan en las costas occidentales de los continentes (sudoeste de Norteamérica, Chile y Argentina, sudoeste de África, y sur de Australia), alcanzando su mayor penetración oriental a favor de la cuenca del mar Mediterráneo. Siempre limitan hacia el Ecuador con *climas desérticos* y hacia los polos con climas regularmente lluviosos todo el año o con máximos pluviométricos estivales (Fig. 15-33).

Hacia las latitudes boreales y polares se registra un descenso paulatino de las precipitaciones, debido a la influencia creciente de los anticiclones polares, a la escasa evaporación aportada por las frías aguas oceánicas y a la poca humedad que puede almacenar el aire frío. Tan sólo constituyen pequeñas excepciones las costas boreales de Escandinavia y del sur de Alaska, donde las corrientes marinas cálidas ascienden extraordinariamente en latitud.

Precipitaciones sólidas y criptoprecipitaciones

La forma más común de precipitación es líquida y se denomina genéricamente *lluvia*; cuando en las capas inferiores de la atmósfera se alcanzan temperaturas suficientemente bajas, puede producirse la congelación del agua, originándose los diversos tipos de precipitaciones sólidas, resumibles en dos: el *granizo* o *pedrisco* y la *nieve*.

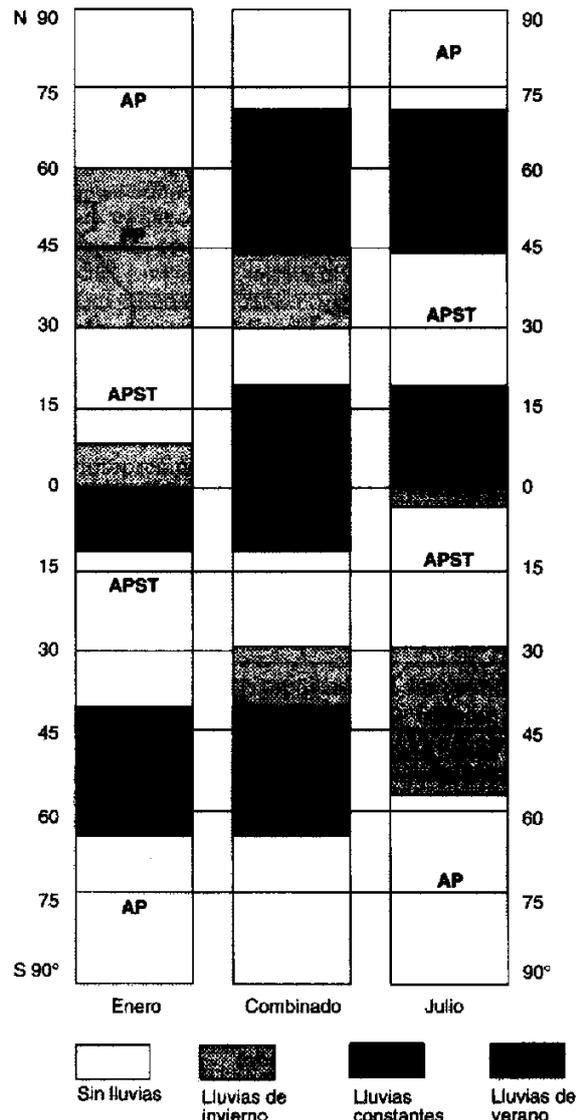


Figura 15-34. Modelo simplificado de las oscilaciones latitudinales estacionales de la circulación general de la atmósfera y sus efectos sobre la estacionalidad de las precipitaciones (por las razones que se comentan en el texto, el modelo sólo es aplicable a las áreas occidentales de los continentes). ZCIT: zona de convergencia intertropical; APST: zonas de altas presiones subtropicales; FP: frentes polares (cinturones subpolares de bajas presiones); AP: anticiclones polares. Obsérvese que las oscilaciones latitudinales son más amplias en el hemisferio norte, debido a su carácter más continental. Las cantidades de precipitación involucradas en cada banda latitudinal del modelo se indican comparativamente en la Figura 15-12.

Aunque el granizo es la forma de precipitación de menor importancia cuantitativa, sus efectos perjudiciales sobre las plantas y especialmente sobre los cultivos agrícolas son destacables, debido a la dureza y la elevada energía cinética de los granizos, que

642 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

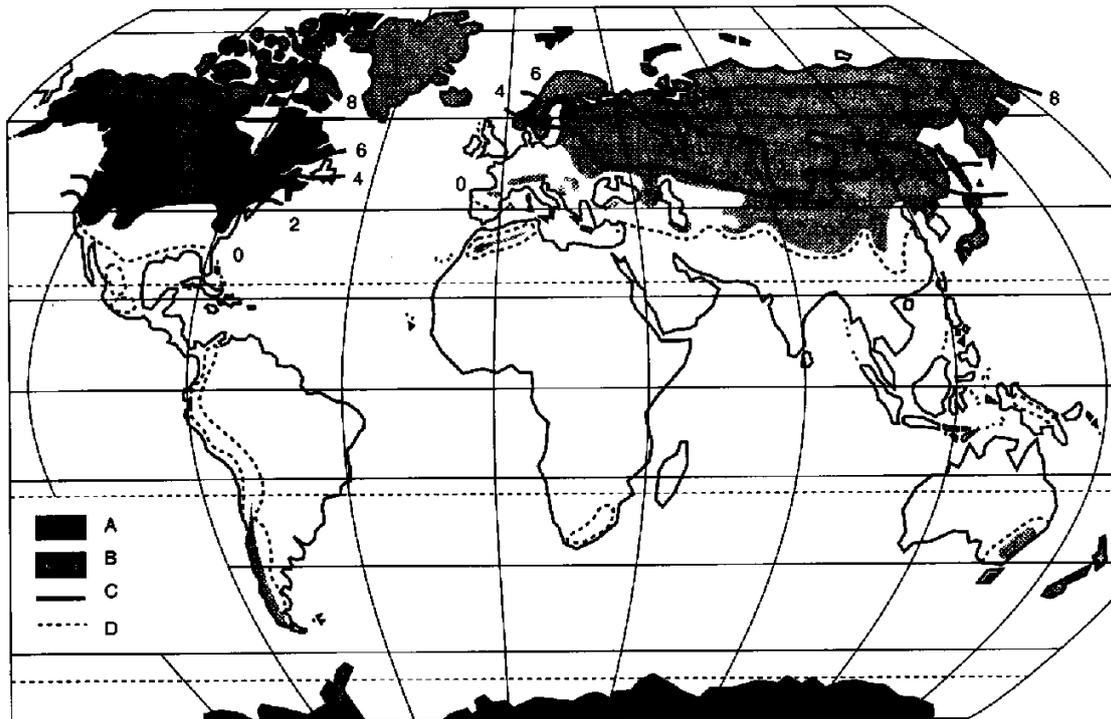
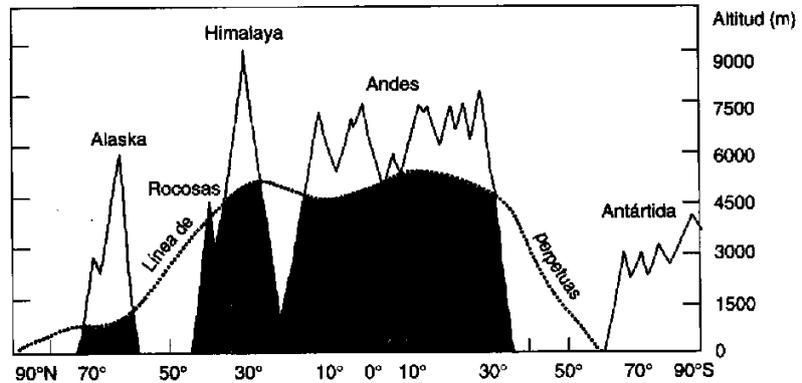


Figura 15-35. Distribución planetaria de la cobertura nival. A: hielo y nieve permanentes; B: cobertura nival estable todos los años; C: persistencia media de la cobertura nival (número de meses); D: cobertura nival irregular e inestable, aunque suele formarse cada año. (Adaptado de Sakal y Larcher, 1987.)

Figura 15-36. Altitudes aproximadas de la línea de nieves perpetuas según el gradiente latitudinal. Las indicaciones son estimativas, puesto que la línea de nieves perpetuas depende de la temperatura pero también de la innivación (que provoca, por ejemplo, la depresión en la faja ecuatorial, más lluviosa).



pueden ocasionar lesiones mecánicas en los órganos vegetativos y en las flores y frutos tempranos. Las granizadas se producen en épocas de fuerte inestabilidad convectiva de la atmósfera, que en muchos tipos de climas coinciden con periodos de actividad vegetativa.

La nieve constituye la forma más importante de precipitación en los climas boreales y polares (Fig. 15-35), así como en la alta montaña (Fig. 15-36), al menos durante la estación invernal. Los efectos de la nieve sobre las plantas son de índole hídrica, térmi-

ca, lumínica y mecánica. Aunque las nevadas se producen normalmente en periodos fríos y por tanto de reposo vegetativo, desde el punto de vista hídrico representan una «precipitación pospuesta» o un banco de agua que estará a disposición de las plantas tras el deshielo, cuando se reanude la actividad asimiladora. Una pequeña cantidad de precipitación anual, en forma de nieve invernal, puede representar en climas extremadamente fríos la reserva de agua suficiente para el corto periodo de actividad vegetativa estival.

El comportamiento térmico de la nieve introduce gradientes más diferenciados aún que los del suelo. Bajo unos centímetros de cobertura nival la temperatura se mantiene a pocos grados por debajo de cero, y por ello las plantas y los órganos vegetales que pueden pasar la estación fría bajo la nieve están expuestos a moderados rigores térmicos, pero también a un largo oscurecimiento. En cambio, el enorme albedo de la nieve y su elevado calor latente de sublimación enfrían las capas de aire suprayacentes más que en ausencia de cobertura nival, sobre todo durante las largas noches invernales, acentuando los efectos del frío sobre los órganos vegetales emergentes, que se intensifican con la acción del viento. La inercia térmica de la nieve impone asimismo un retraso de los periodos de actividad vegetativa, que no pueden iniciarse hasta el deshielo; por ello, en enclaves sometidos a innivaciones intensas es común observar círculos o halos de poblaciones de plantas en diferentes estadios fenológicos según la época de fusión y retracción de los neveros.

La acumulación de grandes espesores de nieve constituye un importante factor de alteración de los ecosistemas, debido a la presión ejercida sobre los órganos vegetales aéreos, la ruptura de ramas y copas y los deslizamientos de ladera que originan aludes y avalanchas. La conjunción de estos efectos en climas con innivaciones importantes constituye uno de los factores que establecen el límite altitudinal superior de la vegetación arbórea y la apertura de claros en los bosques.

El concepto de precipitación suele restringirse en meteorología al agua sólida o líquida que «cae»; los pluviómetros utilizados en las estaciones meteorológicas están diseñados para medir este tipo de precipitación. Sin embargo, el vapor de agua atmosférico también puede condensarse directamente sobre la superficie del suelo y de las plantas (pág. 637): con temperaturas superficiales superiores a cero se condensa de forma líquida (rocío) y con temperaturas de helada se deposita en estado sólido (escarcha o, si interviene el viento, niebla helada o cencellada).

Tanto la condensación como la congelación del vapor de agua del aire liberan calor latente a la superficie sobre la que se depositan, y por ello protegen en cierta medida a las plantas del enfriamiento. Ambos procesos dependen en gran medida de las características térmicas de las superficies. Los suelos compactos, pesados y húmedos dificultan la condensación; la materia orgánica superficial y los órganos aéreos vegetales la facilitan. En la mayor parte de los territorios la condensación alcanza valores muy moderados y no cabe esperar que constituya un recurso hídrico apreciable para la vegetación. Sin embargo, en algunos desiertos costeros, como los pacíficos de Sudamérica y los de Sudáfrica, la elevada humedad del aire es suficiente para producir regu-

larmente condensaciones que aportan prácticamente el único sustento hídrico de la vegetación xerofítica propia de estos enclaves, que se enriquece en plantas capaces de captar el vapor de agua, como los líquenes. Suelos superficialmente porosos y de textura gruesa pueden incrementar notablemente la condensación en su interior (rocío interno), que además se ve favorecida por el viento, en contra de lo que sucede con la condensación estrictamente superficial; este efecto se está utilizando con fines agrícolas en climas desérticos («cultivos enarenados» de las Islas Canarias). En otros casos, como en los denominados bosques tropicales de nieblas y en el monte verde canario, la irrupción regular de masas de aire saturado de humedad, que se condensa fácilmente en contacto con los órganos vegetales, puede producir criptoprecipitaciones cuantiosas, que han llegado a utilizarse incluso para el abastecimiento humano.

Evapotranspiración y balances hídricos

Las relaciones hídricas de las plantas

Los vegetales pueden separarse en dos grandes grupos de acuerdo con la capacidad de regular su contenido hídrico. Las plantas *poiquilohídricas* o *ectohídricas* carecen de mecanismos reguladores, por lo que su contenido hídrico depende estrechamente de las disponibilidades ambientales de agua, que absorben por capilaridad del sustrato húmedo o de su propia superficie mojada por la precipitación; algunas bacterias, algas terrestres, micelios fúngicos y líquenes son capaces, por añadidura, de extraer agua del aire húmedo. La absorción directa suele ser muy rápida, puesto que en unas decenas de minutos se alcanza la hidratación máxima, que puede suponer aumentos de peso de entre dos y quince veces el inicial: los casos extremos corresponden a líquenes gelatinosos, esfagnos y setas; es más lenta y puede prolongarse varios días cuando se extrae el vapor de agua atmosférico. Una vez agotadas las reservas de agua del entorno, los vegetales poiquilohídricos siguen transpirando ininterrumpidamente por toda su superficie y acaban por deshidratarse; por ello, cuando son sensibles a la desecación –como es el caso de los vegetales acuáticos (incluidas algunas plantas vasculares), la mayoría de las algas, muchos hongos y musgos y los gametófitos efímeros de ciertos helechos– sólo pueden vivir en ambientes con disponibilidad permanente de agua: suelos húmedos, hábitats sombríos o acuáticos, etc. En contrapartida, muchos vegetales poiquilohídricos –entre los que se cuentan algunas bacterias, algas y hongos terrestres, los musgos de hábitats secos, algunos esporófitos de helechos (*Selaginella*, *Ceterach*) y muchos líquenes– toleran perfectamente la desecación mediante

644 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGÍA

un sistema de pequeñas vacúolas que pueden perder agua paulatinamente sin dañar la organización celular; por debajo de cierto contenido hídrico (hasta sólo un 20 % en algunos líquenes) detienen su actividad metabólica, que recuperan con prontitud en el siguiente período húmedo. Los más tolerantes pueden superar sin daños exposiciones de varias semanas a aire absolutamente seco.

La estrategia de las plantas *homohídricas* o *endohídricas* ha tenido mucho más éxito en la conquista de las tierras emergidas y se basa en el desarrollo de mecanismos de regulación que conservan el contenido hídrico interno relativamente constante. Exceptuando unos pocos helechos y angiospermas, el conjunto de los cormófitos funciona endohídricamente, aunque ciertas fases de su ciclo vital, como los granos de polen y los embriones, conservan comportamientos ectohídricos. La cutícula epidérmica de las hojas y las cortezas suberizadas limitan sustancialmente la transpiración de los órganos aéreos, que se regula por medio de los estomas. El agua se obtiene del suelo a través de las raíces y se conduce al resto de la planta por el xilema. La economía hídrica de la célula está regulada por la presión osmótica de una gran vacuola central, que permite el funcionamiento continuo del protoplasma a condición de que el sistema vascular garantice la turgencia necesaria.

La economía del agua en las plantas homohídricas puede interpretarse dentro de un sistema que involucra al suelo y a la atmósfera: el motor del flujo hídrico en estas plantas reside en la diferencia de potencial entre el agua edáfica y atmosférica, y los mecanismos de regulación del mismo constituyen resistencias interpuestas entre ambos extremos. Por *potencial hídrico* se entiende el estado termodinámico (energético) del agua, considerando como cero el del agua libre a presión atmosférica; el agua retenida por fuerzas osmóticas, químicas o capilares o matriciales, tiene un potencial negativo de magnitud proporcional a la ejercida por dichas fuerzas. El potencial hídrico suele expresarse en términos de presión (equivalentes a energía por unidad de volumen): el del agua edáfica oscila entre cerca de 0 (en suelos muy húmedos) y -25 bar (suelos bastante secos), en tanto que el del vapor de agua atmosférico lo hace entre -100 (aire húmedo) y -1000 bar (aire seco). En cada nivel del continuo suelo-planta-atmósfera el agua se transporta en la dirección de menor potencial, con tasas de flujo proporcionales a las correspondientes diferencias de potencial hídrico.

Las plantas endohídricas toman agua fundamentalmente del suelo, puesto que la impermeabilización del aparato vegetativo aéreo impide toda captación. Sólo algunas especies provistas de órganos adecuados pueden completar su abastecimiento hídrico subterráneo con captaciones epidérmicas, a través de pelos humectables con la base no cutini-

zada o escamas especializadas en la imbibición, caso de muchas bromeliáceas tropicales epífitas (algunas especies de *Tillandsia* obtienen toda el agua necesaria por vía epidérmica).

El suelo puede retener, principalmente por fuerzas de capilaridad, pero también por fuerzas químicas y osmóticas —especialmente importantes en suelos salinos—, una cantidad máxima del agua de infiltración, conocida como *capacidad de campo*, que es menor en los suelos arenosos y progresivamente mayor en los limosos, arcillosos, ricos en coloides y compuestos organominerales. Este *agua de capilaridad* y, temporalmente, el *agua gravitacional* en su paso a través del suelo, conforman la reserva disponible para las raíces.

Las tasas de absorción radicular de agua dependen de varios factores:

- La diferencia entre el potencial hídrico de las raíces y el del suelo (este último disminuye exponencialmente conforme decrece su contenido de agua, que pasa a estar retenida con mayor fuerza de capilaridad por los poros más finos). La capacidad de rebajar el potencial hídrico radicular es muy desigual: las plantas higrófilas, propias de suelos siempre húmedos, no superan normalmente -10 bar; la mayoría de las plantas de interés agrícola oscilan entre -10 y -20 bar; -30 bar es un límite común para los árboles; algunos xerófitos pueden reducirlo hasta -60 bar. En agricultura y edafología el potencial hídrico edáfico de -15 bar se considera como *punto de marchitez permanente* (*permanent wilting point*, PWP), puesto que por debajo de él la mayoría de las plantas ya no pueden reabastecerse de agua.
- La superficie radicular activa en contacto con el suelo, cuyos márgenes de variación oscilan entre 1 cm²/cm³ en herbáceas y 0,1 cm²/cm³ en leñosas, las cuales exploran en contrapartida mayores volúmenes de suelo.
- La *conductividad hidráulica* de los suelos, que determina la velocidad de reemplazamiento del agua por capilaridad en un volumen de suelo agotado por las raíces, a partir de los volúmenes adyacentes. Esta capilaridad se interrumpe fácilmente en suelos arenosos o groseros, y es más segura pero muy lenta (velocidades de mm o cm por año) en suelos arcillosos: las texturas francas o equilibradas son las mejores. Una vez agotado el contenido hídrico de un volumen de suelo, el modo más seguro de mantener el suministro consiste en extender el sistema radicular. El déficit hídrico moderado es uno de los factores inductores del crecimiento y la renovación de las raíces, correspondiendo a los xerófitos las respuestas más rápidas y efectivas.

- La temperatura del suelo, que favorece la elongación radicular y la permeabilidad de las membranas. En muchas plantas de interés agrícola, como el tomate, el pepino y la judía, la absorción radicular decrece abruptamente a 10-15 °C y se suspende a 5°; en cambio, las plantas de la tundra y de la alta montaña todavía absorben a cerca de 0 °C; a -1° C el agua de capilaridad se congela por completo.

El transporte de agua dentro de la planta (Fig. 15-37) se verifica por difusión de célula a célula en el parénquima cortical de la raíz y en el mesofilo, pero el tramo más largo y más eficaz se efectúa por conducción a lo largo del xilema. Las tasas internas de flujo hídrico aumentan con la superficie de conducción (suma de las áreas de las secciones transversales de los elementos del xilema: entre 0,5 en plantas escófilas y 1-3 mm²/g en xerófitos como plantas heliófilas, árboles y arbustos mediterráneos o plantas de las estepas y desiertos) y con la conductividad específica del xilema, que a su vez depende de las resistencias al flujo provocadas por la fricción en poros o vasos estrechos, la filtración transversal, etc. La conductividad media del xilema de las coníferas es casi la mi-

tad que la de los árboles perennifolios tropicales, y ésta a su vez la mitad que la de los árboles caducifolios; las mayores conductividades se encuentran en las raíces gruesas y en los grandes bejucos tropicales. Un último factor a considerar en los árboles de gran talla es la resistencia gravitacional al ascenso del flujo hídrico (0,1 bar/m).

En tanto que la absorción y el transporte operan con agua líquida, la liberación de agua a la atmósfera por las plantas se realiza fundamentalmente en estado gaseoso y constituye la *transpiración*; las pérdidas de agua líquida (gutación) son cuantitativamente insignificantes con la excepción de algunas plantas tropicales. El mayor escalón de los potenciales hídricos es el que se produce entre el interior de los órganos vegetales transpirantes y la atmósfera. Para salvar este acentuado gradiente, que incrementan la temperatura, el viento y las bajas humedades relativas y presiones, las plantas oponen varios tipos de resistencias a la difusión del vapor de agua interno. La más importante en términos cuantitativos es la debida a la impermeabilización de la epidermis foliar y de las cortezas caulinares; no obstante, la transpiración cuticular y peridérmica representa pérdidas de agua significativas, sobre todo

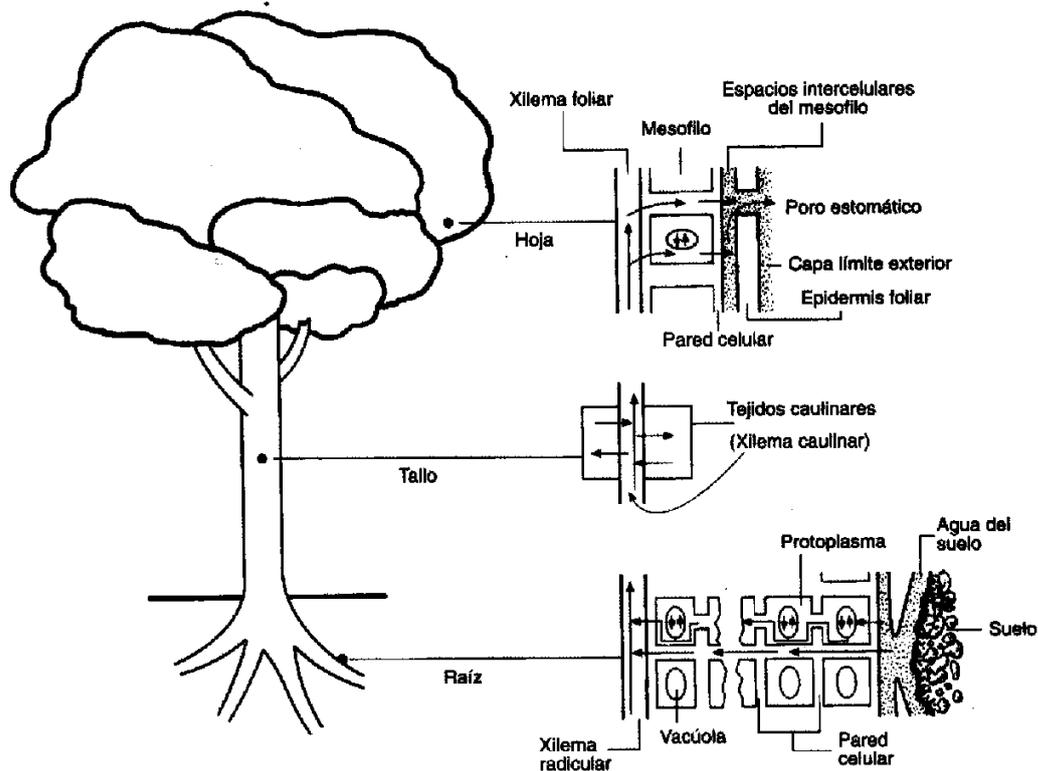


Figura 15-37. Esquema del flujo de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera. El flujo de célula a célula puede verificarse a través de las paredes celulares o de los protoplasmas; las vacuolas actúan equilibrando los potenciales hídricos en cada punto.

646 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

en plantas de suelos permanentemente húmedos o encharcados, donde puede llegar a suponer más del 50 % de la transpiración máxima (con los estomas completamente abiertos), o en plantas de sombra y de climas húmedos (hasta el 30 %). En las coníferas, los árboles esclerófilos y otras plantas xerófilas este porcentaje se reduce al 3-10 %, y en suculentas al 1-2 %. La transpiración peridérmica depende del grosor y características de la corteza y de la permeabilidad y abundancia de lenticelas: las cortezas fisuradas, como las de los pinos o los robles, pierden más agua que las lisas, como las del haya o los abedules.

En la resistencia estomática se concreta la capacidad de las plantas endohídricas para regular su contenido hídrico, puesto que los estomas pueden abrirse en grado variable o cerrarse por completo dependiendo, entre otros factores no completamente desvelados, del estado de hidratación de la planta. Esta resistencia depende de la estructura, el tamaño, la disposición y la densidad de los estomas sobre la superficie foliar.

La capa límite de aire inmóvil a través de la cual se efectúa la difusión molecular de vapor de agua añade su propia resistencia al proceso, que tiene dos componentes en los vegetales: por una parte la capa límite interna, normalmente saturada de humedad y localizada en los espacios intercelulares, en contacto directo con las paredes de las células; por otra, la capa límite adyacente a la superficie externa de los órganos transpirantes. La primera de ellas queda fuera de la influencia directa de los elementos del clima, tiene un significado preventivo frente a condiciones ambientales extremadas y su resistencia puede incrementarse orgánicamente disminuyendo y empaquetando las células del mesofilo, de tal forma que los espacios intercelulares sean menores y más angostos. La resistencia que opone la capa límite externa depende directamente de las condiciones ambientales (radiación, temperatura, humedad relativa, viento y presión atmosférica) —es interesante destacar que vientos de sólo 2 m/s la pueden hacer irrelevante frente a la resistencia estomática—, pero también depende del tamaño, la forma y las características superficiales de las hojas, de tal forma que las hojas grandes y los revestimientos de pelos, escamas o secreciones hidrófobas superficiales permiten incrementarla notablemente.

El estado hídrico de una planta depende en cada momento de las cantidades de agua que absorbe y que transpira; en las plantas endohídricas, la transpiración rebaja (hace más negativo) el potencial hídrico celular de los órganos transpirantes, lo que incrementa su presión osmótica interna a la vez que se transmite por las finas columnas de agua de los elementos del xilema hasta las raíces, incentivando la absorción de agua. Si el abastecimiento hídrico ra-

dicular es insuficiente, a partir de ciertos valores del potencial hídrico foliar o de la presión osmótica de las células del mesofilo, se producirá el cierre de los estomas y por tanto la reducción de la transpiración. Los ritmos climáticos diarios y estacionales producen variaciones de las tasas relativas de absorción y transpiración que son toleradas de modo diverso por las plantas.

La presión osmótica que puede soportarse sin lesiones en los órganos transpirantes varía ampliamente (Fig. 15-38): las plantas vasculares acuáticas y de suelos húmedos, al igual que las suculentas, no soportan presiones inferiores a -15 ó -20 bar, y constituyen, junto a los vegetales poiquilohídricos intolerantes a la desecación, plantas *esteno-hídricas*. En cambio, entre las plantas *eurihídricas*, capaces de soportar amplias variaciones de la presión osmótica celular, se cuentan las poiquilohídricas que toleran la desecación y muchas plantas vasculares propias de hábitats propensos al déficit hídrico: plantas heliófilas, árboles y arbustos esclerófilos mediterráneos, muchas coníferas, la mayoría de las plantas de estepas y desiertos, y las de suelos salinos; estas últimas pueden, por el contrario, ser incapaces de soportar bajas presiones osmóticas.

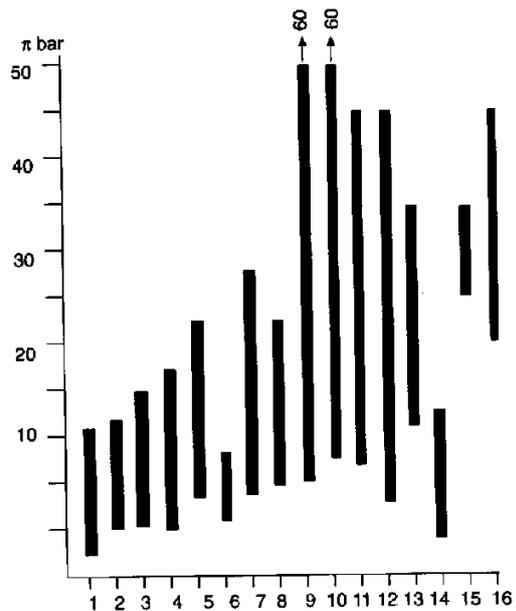


Figura 15-38. Amplitudes de presión osmótica que pueden tolerar las hojas en diferentes grupos ecológicos de plantas. 1: plantas acuáticas; 2: geófitos; 3: plantas de prados higrófilos; 4: plantas de interés agrícola; 5: malas hierbas; 6: herbáceas de bosques higrófilos; 7: herbáceas de bosques xerófilos; 8: árboles y arbustos caducifolios; 9: coníferas; 10: leñosas mediterráneas; 11: caméfitos de climas fríos; 12: plantas de las estepas; 13: plantas de desiertos; 14: suculentas; 15: árboles de los manglares; 16: plantas de saladares (15 y 16: halófitos). (De Larcher, 1983.)

La regulación del contenido hídrico permite diferenciar entre plantas *hidrolábiles* o *aniso-hídricas*, obligadamente eurihídricas y capaces de soportar pérdidas importantes de agua sin por ello restringir su transpiración, y plantas *hidroestables* o *isohídricas*, provistas de mecanismos destinados a mantener su contenido hídrico sin variaciones diarias ni estacionales marcadas. Entre estas últimas, caracterizadas por estomas de respuesta rápida, que se cierran ante un moderado déficit hídrico, sistemas radiculares extensivos y a menudo reservas internas de agua en las raíces, el leño o las hojas, se cuentan la mayor parte de las plantas estenohídricas –nemorales, suculentas– y la mayoría de los árboles, que afrontan el problema añadido de abastecer de agua a hojas situadas a gran altura, y que muestran comportamientos diferenciados entre hojas de sol y de sombra, estas últimas con comportamientos siempre más estenohídricos e hidroestables. La depresión de la transpiración a mediodía (Fig. 15-39) es un rasgo característico de las plantas hidroestables.

Balances hídricos

La cantidad de agua que el clima pone a disposición de las plantas a través de las precipitaciones sufre una primera merma destacable a causa de la *intercepción* (pág. 638). Los porcentajes de precipitación interceptada dependen de la estructura y densidad del follaje, pero también de la cantidad y el tipo de lluvia: pueden aproximarse al 100 % si las cantidades precipitadas son pequeñas y caen suavemente. Los bosques y matorrales densos interceptan más agua que la vegetación herbácea de pastos o cultivos (típicamente, en torno a un 10 %): 20-35 % como promedio en bosques de coníferas, 15-30 % en bosques

templados y entre 35-70 % en bosques tropicales ombrófilos.

La redistribución microclimática de la precipitación neta depende también muy estrechamente de la textura y estructura de la vegetación. En los bosques se concentra en torno a los troncos y a la periferia de las copas: la base de los troncos de un hayedo puede recibir por escorrentía cortical hasta cinco veces más agua de lluvia que un claro.

De la precipitación neta que alcanza la superficie del suelo, una parte fluye por su superficie y otra se infiltra en su interior: las proporciones del reparto dependen de la pendiente, la cobertura vegetal, las características edáficas superficiales y la cantidad y calidad de la precipitación. La infiltración, por ejemplo, se ve favorecida por lluvias finas y suaves, como el «chirimiri» o el «orvallo», en tanto que la escorrentía e incluso la erosión de las capas superficiales del suelo se aceleran en aguaceros o chaparrones con gotas de gran energía cinética. Los suelos porosos y ricos en humus o en hojarasca favorecen la infiltración; una elevada compacidad superficial, como la producida por el exceso de pisoteo o de pastoreo, la dificulta, al igual que la excesiva densidad de raíces superficiales propia de algunos pastos. Del agua infiltrada en el suelo, una parte es retenida y otra fluye gravitacionalmente a través de él durante un cierto tiempo, hasta hundirse en capas freáticas profundas (percolación) o alimentar posteriormente el drenaje superficial de cotas más bajas, incorporándose, junto con la escorrentía, al *agua de avenamiento*. A su vez, parte del agua edáfica puede evaporarse directamente, a través de la superficie del suelo, aunque normalmente la mayor proporción será absorbida por las raíces y finalmente transpirada en los órganos aéreos de las plantas (Fig. 15-40).

La ecuación completa del balance hídrico (Tabla 15-3) en una comunidad vegetal concreta añade dos posibles vías suplementarias de aporte de agua: las acumulaciones de agua de escorrentía que se producen en topografías favorables (vaguadas, depresiones, fondos de valle, etc.), y la captación de agua de capas freáticas profundas, a las que algunas plantas (freatófitos) pueden acceder mediante sistemas radiculares de gran longitud (caso de muchos árboles de ribera: *Salix*, *Populus*, *Ulmus*, *Tamarix*, *Platanus*, etc.; las raíces de algunas especies de *Acacia* penetran a 30 m de profundidad). En ambos casos, las mayores disponibilidades hídricas permiten que la transpiración pueda exceder ampliamente a la precipitación: hasta un 200 % en comunidades helofíticas de carrizos (*Phragmites australis*) y hasta un 160 % en plantaciones de *Eucalyptus*, capaces de extraer agua de las capas freáticas. El último término de la ecuación, las variaciones del contenido hídrico de los suelos y la vegetación, puede considerarse nulo en periodos suficientemente largos de tiempo, pe-

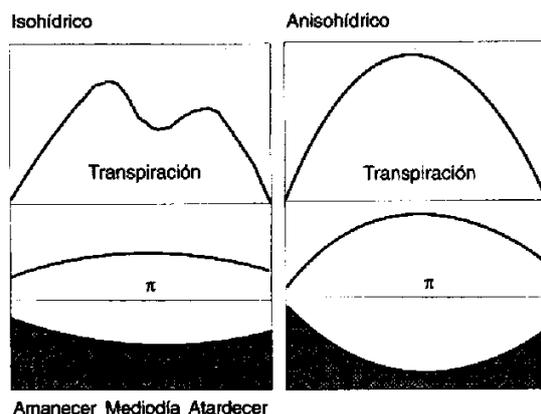


Figura 15-39. Esquema del comportamiento de plantas isohídricas y aniso-hídricas durante los ciclos diarios. En la parte superior, gráfica de la transpiración; en la inferior, presión osmótica y contenido hídrico (área rayada) de los órganos transpirantes. (Adaptado de Larcher, 1983.)

648 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

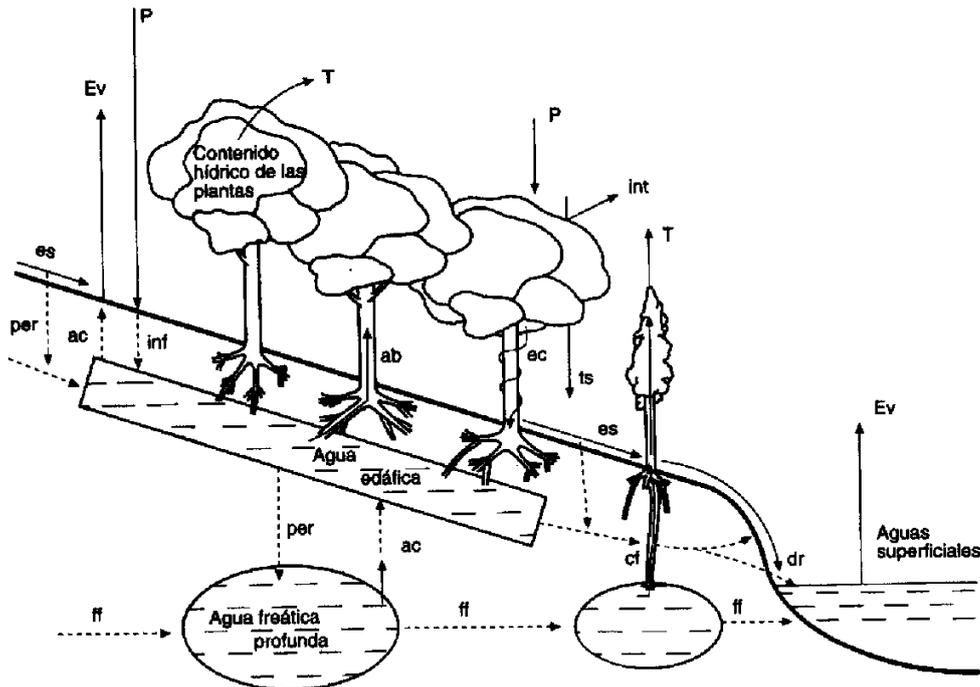


Figura 15-40. Esquema del balance hídrico de una comunidad vegetal. P: precipitación; T: transpiración; int: interceptación; Ev: evaporación; es: escorrentía superficial; per: percolación; inf: infiltración; ac: ascensos capilares de agua a través del suelo; ab: absorción radicular; ec: escorrentía cortical; ts: transcolación; cf: captación hídrica de capas freáticas profundas por un freático; dr: drenaje o avenamiento; ff: flujos de aguas freáticas profundas.

Tabla 15-3. ECUACION DEL BALANCE HIDRICO (Véase también la figura 15-40)

Precipitación + (Captación de capas freáticas) + (Aportes por avenamiento)	=	Evaporación + Intercepción + Transpiración	Evapotranspiración
		+ Escorrentía + Percolación + (Variación del contenido hídrico del suelo y la vegetación)	

Tabla 15-4. CANTIDADES APROXIMADAS DE EVAPOTRANSPIRACION POTENCIAL (ETP) EN DISTINTAS COMUNIDADES VEGETALES

COMUNIDAD Y PERIODO CONSIDERADO	ETP (mm/DIA)
Desiertos subtropicales (promedio anual)	10-15
Bosques mediterráneos (verano)	5-6
Bosques ecuatoriales (promedio anual)	3-4
Bosques caducifolios templados (días soleados de verano)	4
Bosques caducifolios templados (promedio anual)	2
Bosques caducifolios templados (Invierno)	0,1-0,2

ro tiene valores positivos o negativos a corto plazo, así como cuando la vegetación incrementa su biomasa durante el proceso sucesional.

La evaporación (o evapotranspiración) potencial, definida como la máxima cantidad de agua que puede evaporarse sobre una superficie de agua libre e inagotable en las condiciones climáticas de un lugar determinado, es un concepto muy utilizado en climatología como estimación aproximada del segundo término de la ecuación. En la Tabla 15-4 se indican algunos valores orientativos. Si la evaporación po-

tencial, medida en evaporímetros o calculada mediante modelos teóricos, excede a la precipitación, como ocurre en más de un tercio de las tierras emergidas (Fig. 15-41), cabe esperar periodos de sequía con interrupciones intermitentes o duraderas de la actividad vegetativa, por falta de abastecimiento hídrico. Normalmente la evapotranspiración real en superficies concretas de vegetación es menor que la potencial, debido a que el reabastecimiento hídrico es más lento que la transpiración, pero puede superarla en bosques pluristratos de gran talla, puesto que la transpiración es proporcional a la cantidad de biomasa.

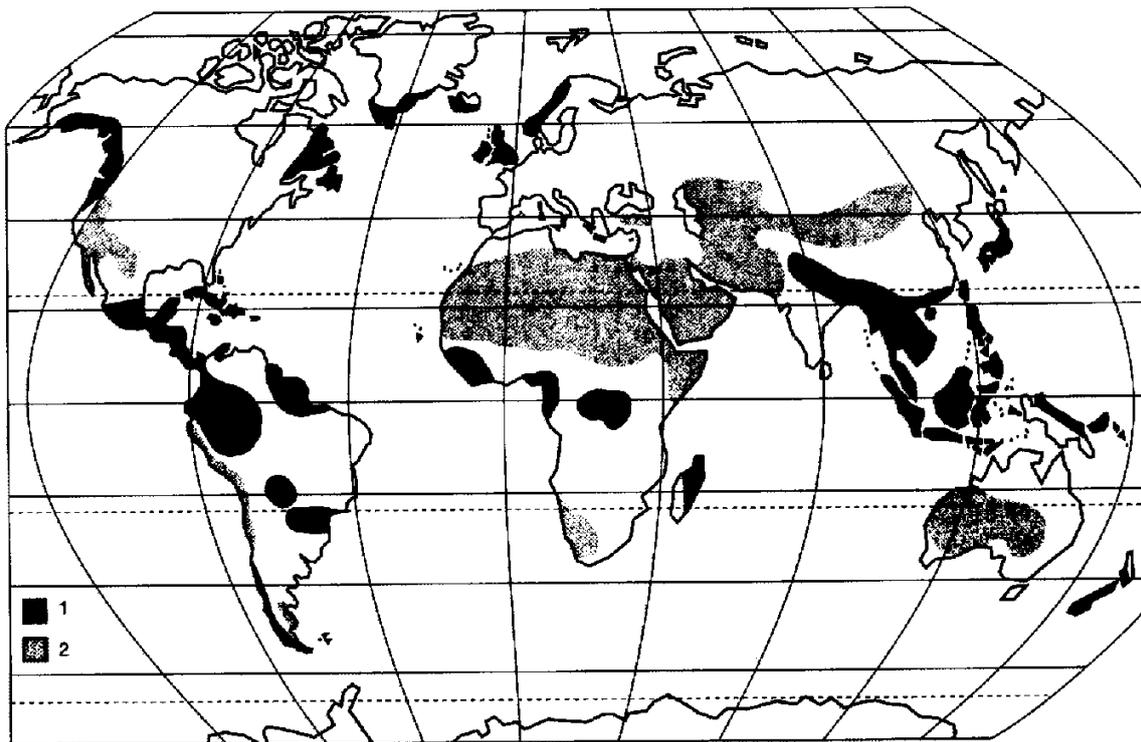


Figura 15-41. Distribución de los territorios extremadamente húmedos (1), cuya precipitación anual supera el doble de la evaporación potencial anual, y extremadamente áridos (2), cuya evaporación potencial anual supera el doble de la precipitación, de la superficie terrestre.

Excluyendo el caso particular de los hidrófitos, que son, con diferencia, las plantas con mayores tasas de transpiración, el porcentaje de agua precipitada que se incorpora al flujo transpirativo es un índice significativo del control conseguido por la vegetación sobre su economía hídrica, y de hecho aumenta conforme se avanza hacia las etapas maduras de la sucesión. Los bosques templados y tropicales pueden controlar por esta vía hasta el 70-80 % del agua precipitada, porcentaje que se rebaja considerablemente, casi a la mitad, en situaciones de pendiente pronunciada. Como cabía esperar, la vegetación de climas poco lluviosos es particularmente efectiva en este sentido, y así, en las estepas y sabanas y en la puna andina la transpiración puede llegar a canalizar el 80-95 % del total de precipitaciones. La Fig. 15-42 ilustra los balances hídricos de un bosque caducifolio templado. Los porcentajes mínimos corresponden a la vegetación de alta montaña, donde raramente exceden el 25 % y pueden reducirse a sólo un 1 %, debido a la exigua biomasa, a la abrupta topografía, que favorece la escorrentía y el drenaje, y a la existencia de largos periodos fríos de inactividad vegetativa. ●

La resistencia a la sequía

Durante los periodos de sequía las plantas están expuestas a la reducción de su contenido hídrico, lo que puede acarrear pérdidas de potencial hídrico y de turgencia, aumento de la presión osmótica, interrupción de la expansión y crecimiento celulares y alteraciones estructurales de proteínas y membranas. La verdadera tolerancia a la desecación protoplasmática requiere una bioquímica celular específica y solamente se presenta en los vegetales poiquilohídricos y eurihídricos, y en unas pocas plantas vasculares (*Ramonda serbica*) y algunas especies balcánicas de *Haberlea* (gesneriáceas), ciertos helechos (*Selaginella*, *Ceterach*) y diversas plantas de los desiertos; la inmensa mayoría de las plantas homohídricas tiene que recurrir a mecanismos preventivos de la desecación. Frente a periodos breves de sequía, el cierre de los estomas y la consecuente reducción de la transpiración pueden ser mecanismos suficientes para conjurar estos riesgos, pero frente a sequías estacionales o permanentes se requieren otras adaptaciones constitucionales que permitan mantener cierta tasa de productividad durante tan largos periodos.

650 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

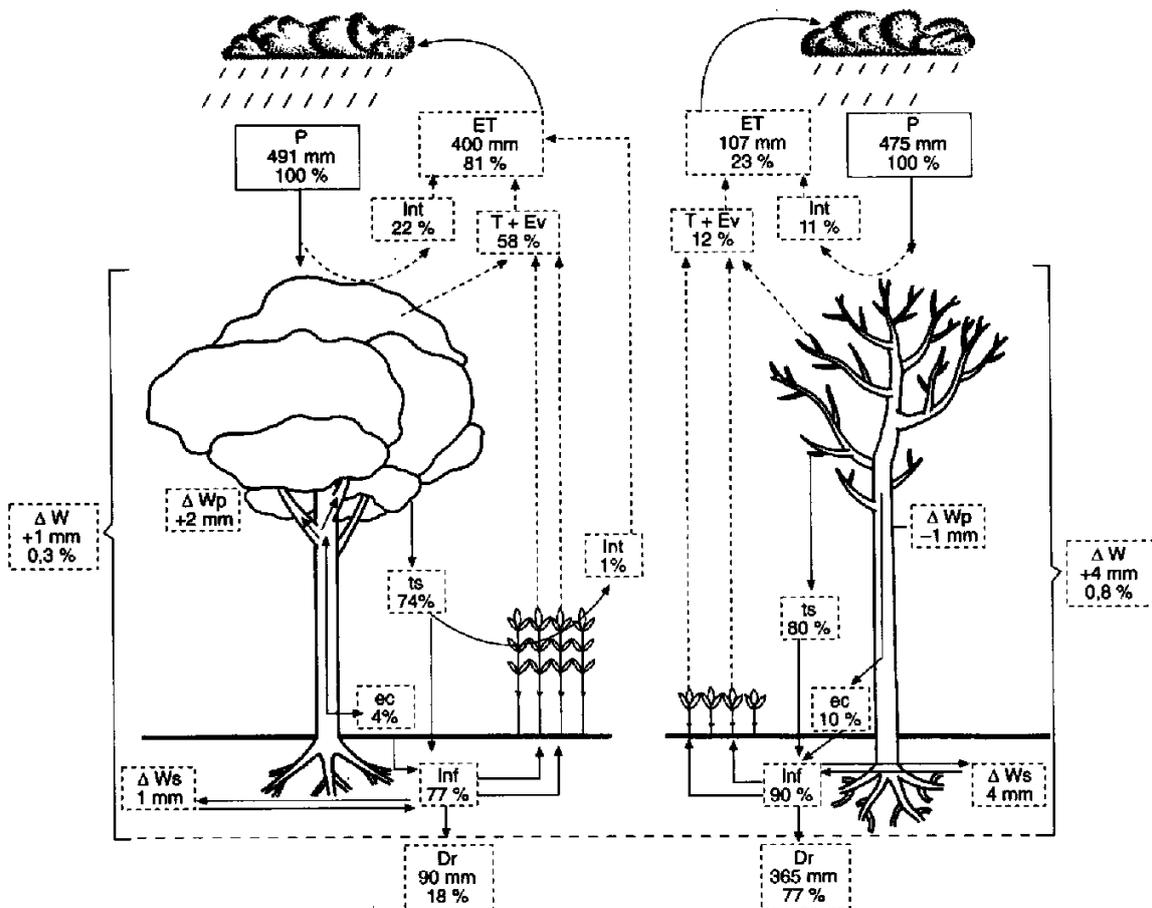


Figura 15-42. Balances hídricos de un robledal en las estaciones cálida y fría -de Schnock, según Larcher (1983)-. (ET: evapotranspiración; Wp, Ws: variaciones del contenido hídrico de plantas y suelo; para las restantes abreviaturas, véase la Fig. 15-40.)

Una primera opción consiste en eludir la sequía, acomodando el ciclo vital a los periodos anuales de buena disponibilidad hídrica y reduciendo el aparato vegetativo durante la época seca a órganos poco transpirantes: semillas en el caso de los terófitos, bulbos y rizomas en el de los geófitos. Ambos biotipos están bien representados en los climas desérticos y pluvioestacionales (con sequía estacional). Los verdaderos *xerófitos* (plantas capaces de vivir en hábitats con déficit hídricos) poseen diversas adaptaciones de sus aparatos vegetativos (*xeromorfosis*) que palián los efectos de la sequía.

El desarrollo de aparatos radiculares grandes (y con frecuencia profundos) es una *xeromorfosis* típica. Al acentuarse la sequía se asiste a un incremento progresivo de la proporción de biomasa subterránea, escasamente transpirante, en detrimento de la aérea. Mientras que en los árboles tropicales, los caducifolios de invierno y las coníferas boreales, la bio-

masa radicular no representa más allá del 10-20 % de la total, en las plantas de estepas y desiertos y en las de alta montaña puede alcanzar el 70-90 %; esta tendencia se agudiza en las plántulas, que con frecuencia invierten más del 90 % de su biomasa en las raíces. La profundidad del suelo se convierte en un factor especialmente crítico para los cormófitos, por las limitaciones que impone para el desarrollo de un sistema radicular suficiente. La competencia radicular por el agua condiciona las pautas de distribución de los individuos, que tienden a distanciarse entre sí en los climas pluviométricamente deficitarios, a la par que favorece la estratificación subterránea de los aparatos radiculares. La reducción de la talla que puede apreciarse a lo largo de los gradientes de incremento de la sequía, facilita el abastecimiento hídrico de las hojas superiores, y suele complementarse con un incremento de los sistemas conductores de raíces, tallos y hojas.

Tabla 15-5. CARACTERÍSTICAS DE LOS ESTOMAS EN DIVERSOS GRUPOS DE PLANTAS
(SEGUN LARCHER, 1983. SINTETIZADO DE VARIOS AUTORES)

TIPO DE PLANTAS	DENSIDAD ESTOMÁTICA (POR mm ²)	LONGITUD DE PORO (µm)	ANCHURA MAXIMA (µm)	ÁREA ESTOMÁTICA (% DEL ÁREA FOLIAR)
Herbáceas heliófilas	100-200 (300)	10-20	4-5	0,8-1
Herbáceas esciófilas	40-100 (150)	15-20	5-6	0,8-1,2
Gramíneas	(30) 50-100	20-30	ca. 3	0,5-0,7
Palmeras	150-180	15-24	2-5	0,3
Arboles tropicales	200-600 (900)	12-24	3-8	1,5-3
Arboles caducifolios templados	100-500	7-15	1-6	0,5-1,2
Plantas esclerófilas	100-1000	10-15	1-2	0,2-0,5
Coníferas	40-120	15-20	-	0,3-1
Arbustos de desiertos	150-300	10-15	-	0,3-0,5
Suculentas	15-50 (100)	ca. 10	ca. 10	0,1-0,4

Por otro lado, la transpiración puede aminorarse de diversas formas. La reducción del tamaño de los estomas, compensada parcialmente con el aumento de su densidad y eventualmente reforzada por una mayor longitud del poro, es habitual entre los xerófitos (Tabla 15-5), al igual que el reforzamiento de la cutícula y de las capas suberizadas peridérmicas; las raíces gruesas se revisten también de cortezas suberosas. La resistencia opuesta por la capa límite interna (pág. 646) se incrementa reduciendo y estrechando los espacios intercelulares de los órganos transpirantes, para lo cual es eficaz reducir también el tamaño celular en el mesófilo, puesto que las pérdidas de turgencia son soportadas mejor por células más pequeñas. Las hojas se hacen, por lo tanto, más compactas y con frecuencia desarrollan más tejidos esclerenquimáticos de sostén —esclerofilia, como ocurre en encinas (*Quercus ilex*, *Q. rotundifolia*) y coscojas (*Q. coccifera*)—, que previenen igualmente los efectos de la pérdida de turgencia. La concentra-

ción de los estomas en el envés foliar, su ubicación en criptas o concavidades de la epidermis (como en *Nerium oleander*, Fig. 15-43), los revestimientos epidérmicos de pelos (Figs. 15-43, 15-44) o escamas y la secreción de resinas o esencias volátiles hidrófobas (como en muchas labiadas de los matorrales mediterráneos), aumentan la resistencia a la difusión en la capa límite externa (pág. 646). Algunas de estas adaptaciones son funcionales también para prevenir el recalentamiento (pág. 630), y otras se comentaron a propósito de las diferencias entre las hojas de sol y de sombra de muchos árboles (Tabla 15-1). La costosa fabricación, en términos energéticos, del follaje esclerófilo se compensa haciéndolo persistente, para lo cual cada hoja tiene una vida media de varios años.

La superficie transpirante puede reducirse temporalmente enrollando o plegando las hojas sobre la cara provista de estomas, como hacen muchas gramíneas (Fig. 15-44) y ciperáceas —el esparto (*Stipa tenacissima*) economiza de esta forma un 40 % de la transpiración—, o diferenciando hojas de menor tamaño durante las épocas más críticas, como algunas

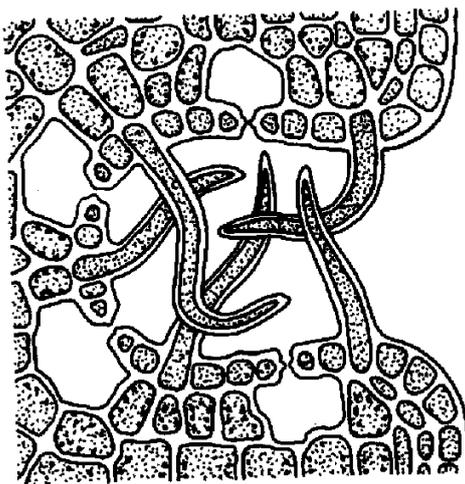


Figura 15-43. Criptas estomáticas en el envés foliar de la adelfa (*Nerium oleander*).

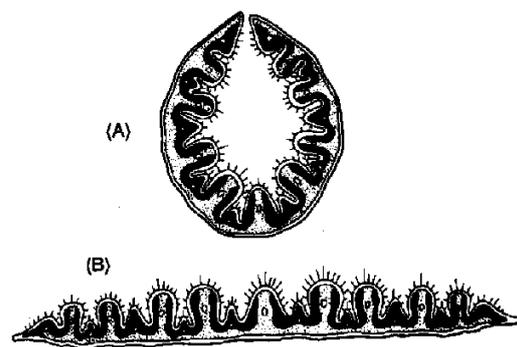


Figura 15-44. Regulación de la transpiración a través del enrollamiento foliar en *Stipa capillata* (los estomas se localizan sólo en la cara adaxial de la hoja, que además está recubierta de tricomas). A, B: Secciones transversales de hojas en estado enrollado y desplegado, respectivamente.

652 Capítulo 15 BIOCLIMATOLOGIA

especies de *Teucrium*. La abscisión foliar total o parcial durante los periodos de sequía representa un mecanismo más drástico, pero muy extendido entre las plantas de las sabanas y desiertos tropicales, así como en los matorrales mediterráneos. Otra alternativa consiste en reducir permanentemente el aparato foliar, traspasando la función fotosintética a los tallos, más ahorrativos en tasa de transpiración: *Ephedra*, diversos géneros de papilionáceas (*Retama*, *Cytisus*, *Genista*, etc.), quenopodiáceas (*Hammada*, *Salsola*), etcétera.

El aprovisionamiento de agua durante el periodo húmedo y su almacenamiento en las raíces, el leño u órganos suculentos especializados, representa otra baza efectiva frente a los periodos de sequía. Una vez agotada el agua edáfica, las posibilidades de supervivencia se reducen al balance entre transpiración y reservas internas de agua. El cierre de los estomas suele iniciarse cuando se ha perdido alrededor del 5-10(15) % del contenido hídrico máximo –las plantas hidroestables lo inician antes que las hidrolábiles–, y se completa cuando las pérdidas llegan al 10-20 % (algunas plantas muy hidrolábiles, como *Convolvulus arvensis*, soportan hasta el 30 %). A partir de este punto, la transpiración cuticular y peridérmica extrae agua de las reservas internas hasta que aparecen los primeros síntomas de lesiones por deshidratación. En el haya (*Fagus sylvatica*) son ya conspicuos cuando las pérdidas de agua totalizan un 20 %, y en la mayoría de los caducifolios templados aparecen con pérdidas del 30 %. Los árboles esclerofilos, las gramíneas esteparias y muchas coníferas soportan disminuciones del contenido hídrico algo superiores al 40 %, y algunos xerófitos de los desiertos y diversas plantas heliófilas alcanzan hasta el 60 %. El extremo de esta tendencia corresponde a las plantas suculentas, entre las que se cuentan muchas cactáceas, crasuláceas, aizoáceas, agaváceas, etc., cuyas enormes reservas internas de agua les permiten sobrevivir a meses e incluso años de sequía: algunos *Echinocactus* sólo pierden un 30 % de agua al cabo de seis años de cultivo experimental en suelo seco. Aunque la mayoría de las suculentas habitan en climas desérticos, su representación se extiende por todas las latitudes, allí donde existen biótopos con balances hídricos muy desfavorables, como ocurre en la alta montaña, en los suelos con muy baja capacidad de retención o sobre rocas desnudas.

Los efectos de las temperaturas de congelación se traducen finalmente en términos de sequía fisiológica (pág. 630), por lo que son frecuentes las convergencias adaptativas entre las plantas propias de climas secos o fríos. En climas muy fríos, el riesgo de deshidratación es más grave al final del invierno, cuando el aumento de la radiación y las temperaturas intensifica la transpiración, pero el suelo se halla todavía helado; precisamente en esta época se

detectan la mayor parte de las lesiones vegetativas.

Todos los mecanismos de prevención de la sequía son costosos en términos energéticos y ocasionan disminuciones de la capacidad productiva y competitiva de los xerófitos. Uno de los aspectos más problemáticos estriba en que los mecanismos tendentes a reducir la transpiración funcionan también a la inversa, restringiendo la tasa de difusión de CO₂ hacia el interior del mesofilo, y por tanto la tasa de fotosíntesis. Muchas plantas suculentas, con reducciones estomáticas extremas, han solventado el problema separando temporalmente la fotosíntesis, obligadamente diurna, y la absorción de CO₂, que realizan sólo durante la noche gracias al metabolismo ácido de crasuláceas (CAM). Las plantas C₄ pueden mantener tasas de fotosíntesis más elevadas que las C₃ en condiciones de sequía, debido a su mayor capacidad de carboxilación con bajas concentraciones de CO₂. De hecho, las plantas C₄ duplican en *eficiencia transpiratoria* (cantidad de materia seca producida por unidad de agua transpirada) a las plantas C₃. En general, la eficiencia transpiratoria de los xerófitos es elevada, como cabe esperar de su economía conservadora del agua: en las coníferas y árboles esclerofilos es superior a la de los caducifolios templados, y en éstos mayor que la de los árboles tropicales.

Clasificaciones bioclimáticas

La historia de la bioclimatología es en buena parte la de las tentativas de sistematizar las complejas pautas de variación del clima. La definición y caracterización de un tipo de clima, es decir, de una unidad dentro de un sistema de clasificación, implica el reconocimiento de una porción de la superficie terrestre cuyos rasgos climáticos concuerdan con el modelo y en la que existen elementos florísticos y faunísticos, así como tipos de vegetación característicos. El ajuste entre el continente climático y el contenido biológico que se le hace corresponder ha inspirado diversos sistemas de clasificación: los de origen más antiguo obedecen a una concepción humboldtiana y utilizan la vegetación terrestre, interpretada a través de formaciones, tipos fisonómico-estructurales o comunidades definidas por su composición florística, como contenido que da coherencia a la tipología climática; pero también se han ensayado clasificaciones de índole agronómica o edafológica, basadas en la viabilidad de los distintos cultivos o en la tipología de los suelos. Modernamente se han desarrollado asimismo sistemas puramente meteorológicos, basados en los modelos de la circulación atmosférica y en la dinámica de las masas de aire. Estos distintos sistemas tienen fundamentos comunes, en cuanto que los factores que determinan las