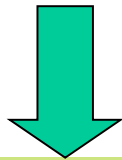


Tema 7. Origen, composición y estructura de la vegetación mediterránea

7.1. Origen de la vegetación mediterránea

Clima mediterráneo es *joven*, aunque existen evidencias de climas similares al final del Mioceno (-7 Ma) y en el periodo central del Plioceno (-4 Ma)

El clima mediterráneo propiamente dicho, con su característico periodo de sequía estival, no aparece hasta 3,2-2,8 Ma AP, pero los primeros indicios de vegetación mediterránea típica no aparecen hasta algo más de 2 Ma AP (SUC, 1984), y de forma plena en el Pleistoceno, después de la primera glaciación (1,8 millones de años AP).



En ese momento las cinco áreas que integran el bioma ya eran claramente disjuntas:

**POBLAMIENTOS VEGETALES
EVOLUCIONARON
INDEPENDIENTEMENTE**



Las áreas que integran la región mediterránea son **disjuntas** (distribución discontinua).



- Aparición del clima mediterráneo es parte de una tendencia al enfriamiento global
- Definitivo establecimiento en la Cuenca Mediterránea (hace 2,8 Ma) coincide con el establecimiento de una masa de hielo permanente en el ártico y con la intensificación de la corriente del Atlántico N
- La precipitación estival disminuyó debido a que los océanos se tornaron más fríos y las masas terrestres más calientes, dentro de una tendencia a la **aridificación**
- Periodo más reciente (últimos 2,6 millones de años) salpicado de **episodios glaciares** alternando con periodos interglaciares, los primeros superando ampliamente a los segundos en duración

(Momentos extremos de avance y retroceso de los casquetes glaciares desde las zonas polares hacia latitudes ecuatoriales)



- **Aproximadamente el 80% del Cuaternario del Norte de Europa ha sido tiempo glacial. Estos descensos térmicos sostenidos han tenido efectos directos e indirectos, a través de su influencia en la disponibilidad hídrica, sobre la distribución de los bosques.**

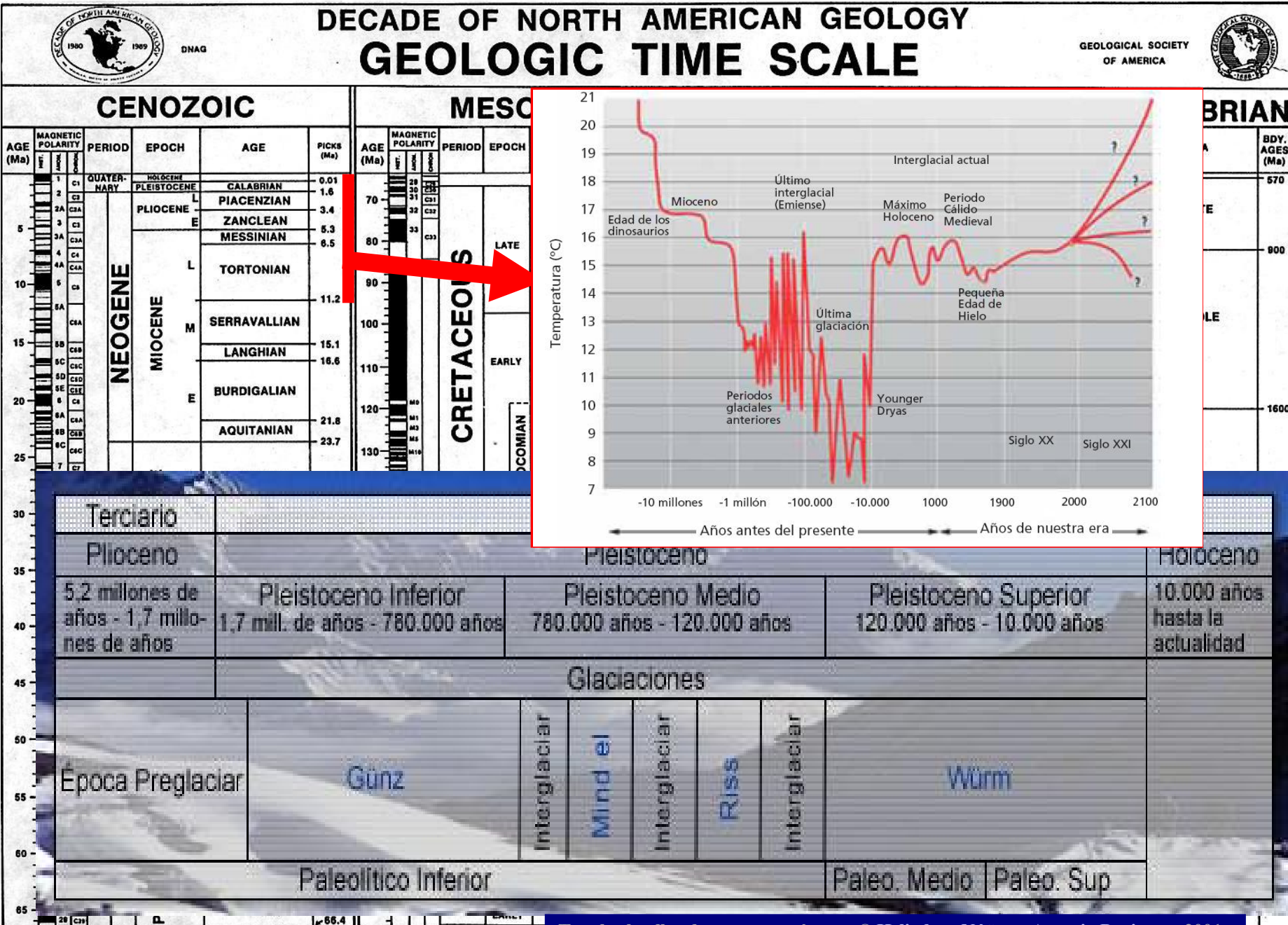
- **Mientras muchas de las especies arbóreas y arbustivas desaparecían en las zonas glaciadas, las latitudes mediterráneas experimentaron un incremento de la aridez,**

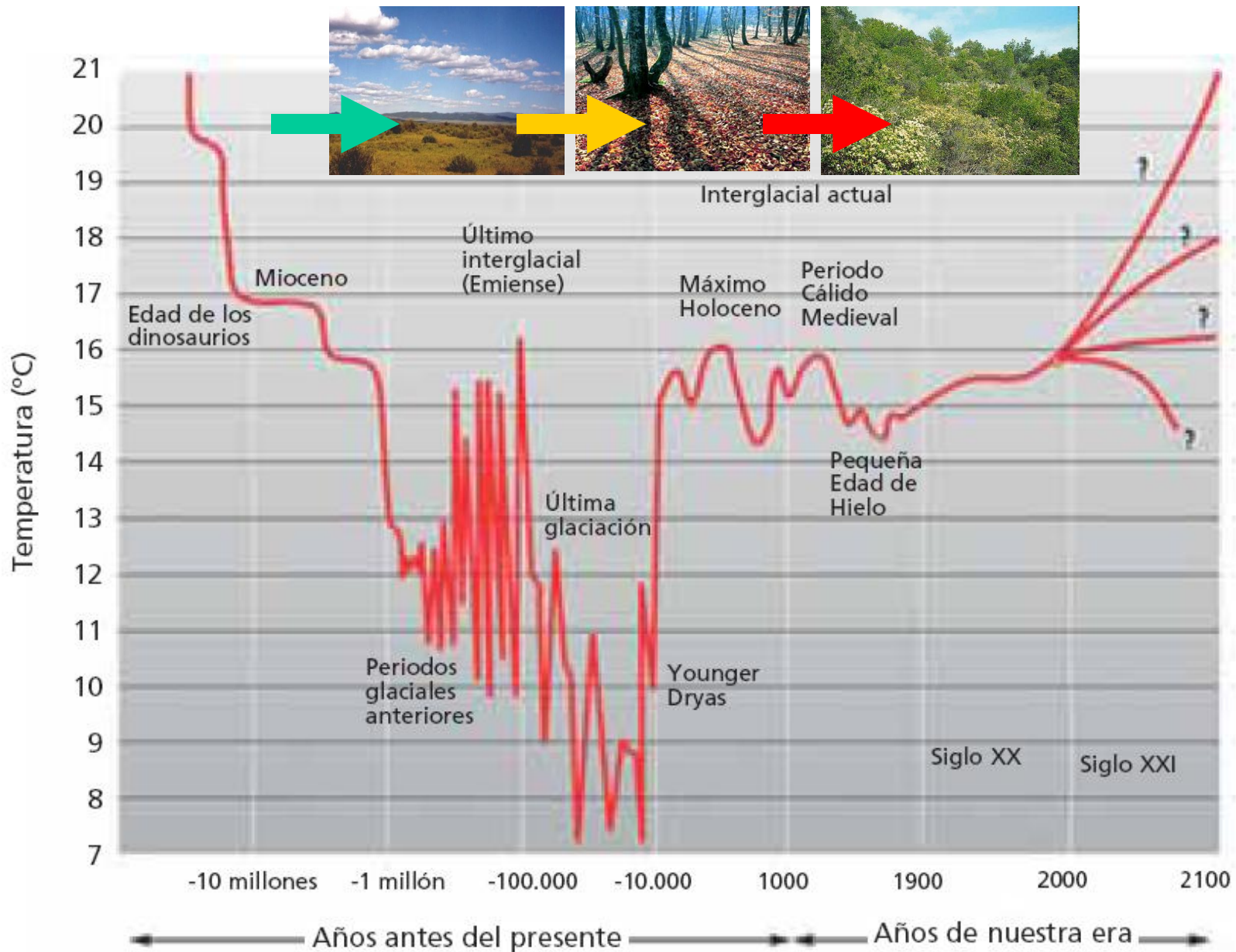
- **La alternancia de ecosistemas dominados por estepa y bosque corresponden con los grandes cambios climáticos entre periodos glaciales e interglaciales**

En testigos de sedimentos de lagos circunmediterráneos, los episodios fríos indican la presencia de **estepa** y los cálidos, **bosques templados de hoja caduca** (*Quercus, Ulmus, Tilia, Corylus, Carpinus, Fagus*)

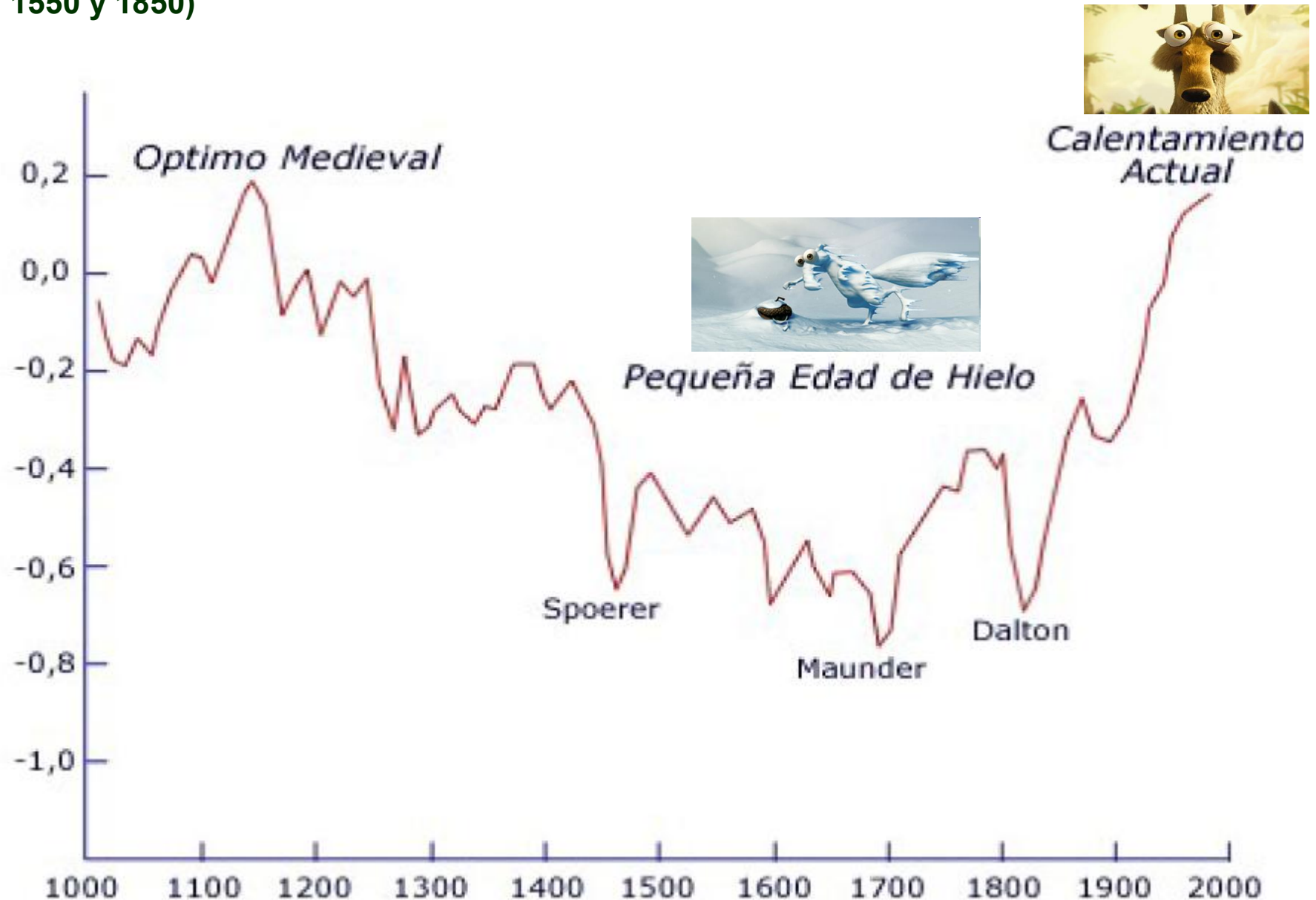
- **Especies forestales conservaron poblaciones en refugios microclimáticos en las montañas del Sur de Europa y en algunas áreas próximas al mar; con la llegada de cada fase interglaciar, serían la base para la colonización de las regiones centrales y septentrionales de Europa, lo cual requirió de procesos de migración a larga distancia y gran escala.**

- **Dentro de estos grandes ciclos glaciares e interglaciares, existen variaciones importantes en las condiciones climáticas medias**





Incluso en los últimos mil años, se han producido dos variaciones destacables de signo opuesto: el **Periodo Cálido Medieval** (entre 900-1200) y la **Pequeña Edad del Hielo** (entre 1550 y 1850)



•Después del Ultimo Maximo Glacial (LGM), las fluctuaciones no fueron sincrónicas alrededor del Mediterráneo:

-En el W, tras un máximo de aridez (-15.000 años), el clima se tornó algo más húmedo hacia -12.000 años, retornando luego la aridez hacia -5.000

-En el E, el máximo de aridez fue más tardío (-11-12.000 a.), el retorno a condiciones húmedas fue gradual hasta un máximo en -6.000, volviendo a las condiciones áridas contemporáneas hacia -5.000

•Las evidencias de niveles lacustres se complementan con datos polínicos que señalan la expansión hacia el W de vegetación esclerófila (*Quercus* perennifolios, olivos, *Phyllirea*, *Pistacia*) a expensas del bosque caducifolio; se interpreta como una respuesta al incremento de la aridez en la 2º mitad del Holoceno

•Actualmente en el Mediterráneo occidental nos encontramos en el periodo más seco de los últimos 30.000 años



•Influencia humana:

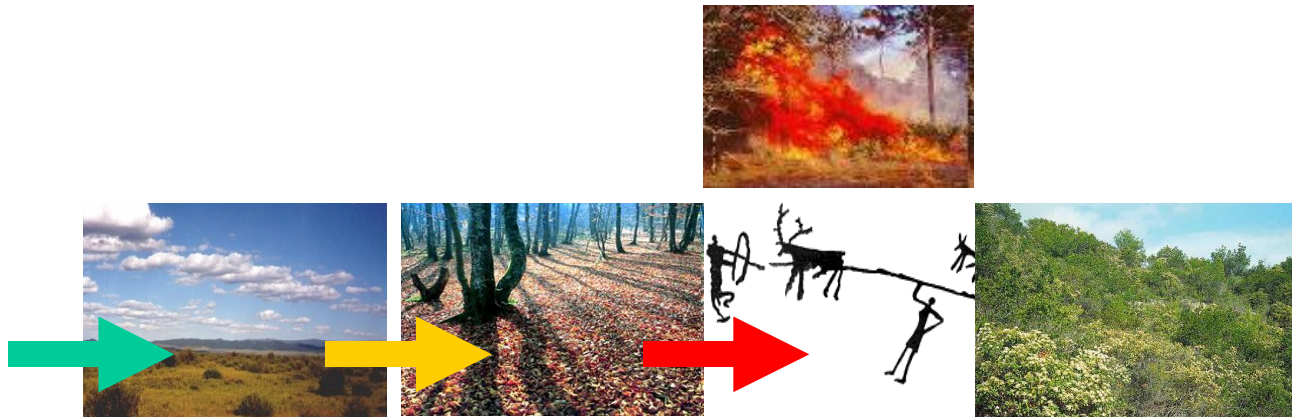
Desde comienzos del Neolítico ha provocado una contracción del bosque y cambios notables en su dinámica y composición; en su ausencia, los ecosistemas de la Península Ibérica diferirían bastante de los actuales

Uno de los procesos más significativos ha sido la sustitución de bosques de robles caducifolios y marcescentes por bosques de especies esclerófilas

Los resultados de simulaciones fitoclimáticas demuestran que este proceso podría haber sido causado, tanto por

- un cambio climático debido al incremento de la temperatura, como por
- la erosión del suelo inducida por las actividades humanas

(probablemente, ambas causas hayan actuado sinérgicamente).



Existe un importante debate sobre la influencia de causas climáticas o antropogénicas como responsables de este proceso de “esclerofilización”;

- **Algunos autores consideran que el clima sólo explica los cambios hasta hace 7.500-5.000 años, siendo luego el protagonismo exclusivo del hombre**
 - ✓ **árboles caducifolios han coexistido con los perennifolios esclerófilos desde hace 12.500 años en Andalucía pero no se vuelven dominantes hasta -6.000; el pastoralismo y la agricultura explican que se encuentren hoy en muy pocas de sus localidades potenciales, y en su lugar dominan bosques estructural y florísticamente empobrecidos (ALLEN, 2003; VALLADARES, 2007)**
- **Otros consideran que cambios en el clima han podido influir hasta épocas más recientes**

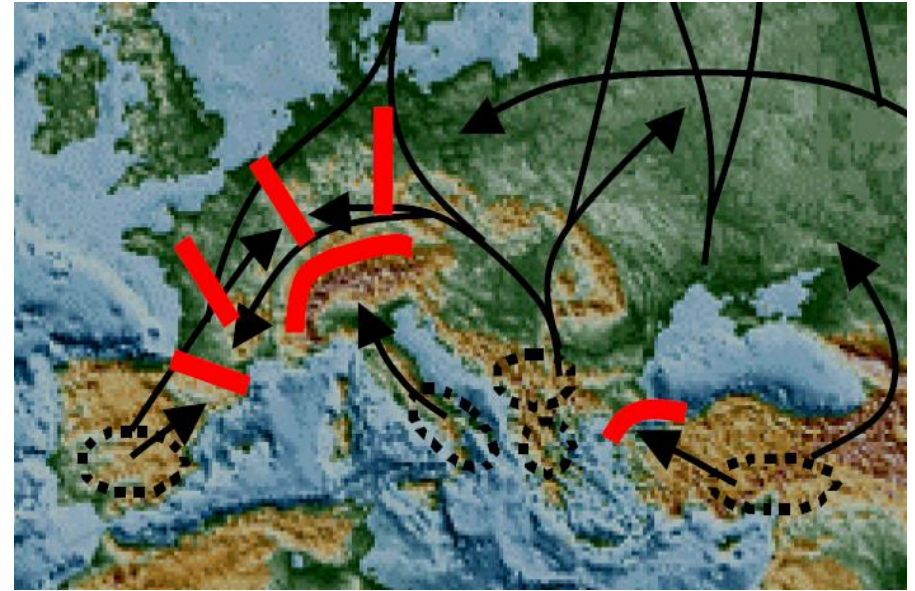
El proceso ha continuado sin interrupción hasta hoy. En los últimos siglos:

Los bosques caducifolios de media montaña han sido paulatinamente sustituidos por encinares supra-mediterráneos y por bosques de coníferas muchas veces repoblados.

En el N de Marruecos y posiblemente en el S de España, bosques de quejigo andaluz (*Quercus canariensis*), de hoja marcescente, fueron sustituidos por alcornoques (más resistentes a la sequía y a los incendios)

LA COMPOSICIÓN DE LA FLORA MEDITERRÁNEA ACTUAL ES BÁSICAMENTE UNA COMBINACIÓN DE:

- Las influencias previas a la aparición del clima mediterráneo, incluyendo supervivientes de la flora terciaria que se extendían en su área de distribución al actual Mediterráneo, o habían evolucionado en dicho escenario
- Los procesos biogeográficos y evolutivos que han tenido lugar dentro de la propia cuenca dentro del periodo de establecimiento del clima mediterráneo



Correspondería con la distinción crítica en el análisis de la flora mediterránea que introdujo HERRERA (1992), entre:

- (1) Taxones presentes antes del plioceno (>~4 Ma)**
- (2) Taxones que evolucionaron en el Cuaternario, bajo un clima de tipo mediterráneo (~2-3 Ma)**

<http://ebd06.ebd.csic.es/pdfs/Herrera.2007.12.Quercus.pdf>

Los dos grupos muestran asociaciones de caracteres distintivas:

- (1) Esclerófilos, frutos carnosos, con semillas grandes, dispersadas por vertebrados:
*Olea, Arbutus, Pistacia, Chamaerops, Smilax***
- (2) Hojas no esclerófilas, anemócoros, con frutos secos y de semillas pequeñas:
*Cistus, Lavandula, Thymus, Erica, Genista***



Se han encontrado patrones similares en California y Chile

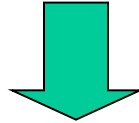
- Se venía atribuyendo a fenómenos de **convergencia evolutiva**.
- Como la vegetación esclerófila perennifolia estaba ampliamente distribuida por el mundo en el Terciario, las similitudes actuales entre taxones mediterráneos podrían ser debidas a condicionantes **históricos o filogenéticos**

VERDU *et al.* (2003) confrontaron la hipótesis de **convergencia** frente a la **filogenética**, para explicar los atributos ecológicos de las especies leñosas en áreas mediterráneas, incluyendo un grupo tropical (*Mexical*). Este análisis indicó que los síndromes característicos en las plantas mediterráneas pueden explicarse en relación con la edad del linaje (Terciario vs. Cuaternario). Hallaron también que las similitudes entre las comunidades vegetales eran debidas a taxones del Terciario (pre-mediterráneos) y no a los del Cuaternario (mediterráneos)

Además, las similitudes entre taxones mediterráneos eran debidas a “inercia filogenética”, ya que las semejanzas entre los síndromes de características desaparecían cuando se excluía a los géneros comunes del análisis

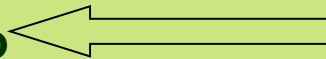
Flora mediterránea actual:

Con carácter general, evoluciona a partir de un **conjunto de especies de ambientes tropicales y templados** que fueron capaces de adaptarse a las nuevas condiciones climáticas reinantes



Las plantas de las que derivan ya presentaban características (ej. esclerofilia) como adaptación a:

estrés hídrico



factores topográficos (“*sombra de lluvia*”)
inundaciones estivales (crecimiento en época seca: invierno)

pobreza de nutrientes del suelo



Ocupaban un espacio marginal en sus respectivos ambientes, fueran templados o tropicales



La existencia de periodos anteriores al Pleistoceno con condiciones climáticas similares a las mediterráneas también favoreció la aparición de plantas adaptadas a la escasez de agua

En el **hemisferio norte (California y Cuenca Mediterránea)** la **flora** evolucionó a partir de elementos de la flora Terciaria pertenecientes a:

- **ambientes tropicales cálidos y húmedos**
- **ambientes templados húmedos**



La flora mediterránea **chilena** lo hace también a partir de ambientes **tropicales cálidos y húmedos**, y de ambientes templados y húmedos de origen **paleoantártico**.

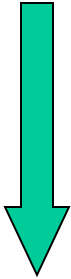
La flora de las áreas mediterráneas de **Sudáfrica** y **Australia** evoluciona **solo a partir de elementos tropicales**; se suponen comunes a ellas ya en el Mesozoico; se mantiene ligero crecimiento estival -favorecido por la pluviosidad- indica origen tropical de la flora

La **riqueza** de la flora mediterránea es el resultado de:

- biogeografía: “*cruce de caminos*” (influencias biogeográficas): **linajes invasores**
- aislamiento entre zonas y dentro de ellas: barreras geográficas y ecológicas (relieve, heterogeneidad ambiental): **especiación**
- cambios climáticos (glaciaciones): avance y retroceso de áreas mediterráneas: **divergencia genética y endemismo**
- historia humana



Esto ha ocasionado (sobre todo el segundo y tercer factor):

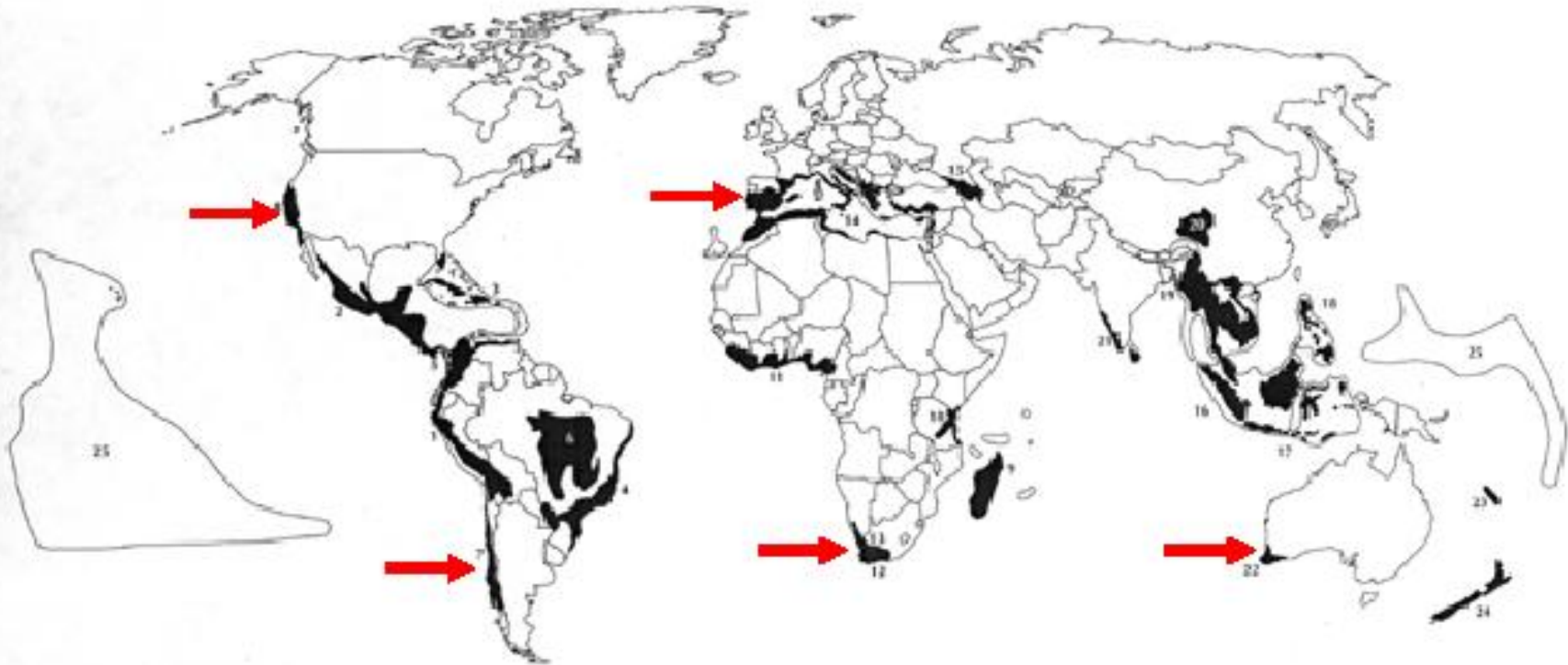


- **especiación** intensa: 25.000 especies sólo en la Cuenca Mediterránea (10% de las plantas superiores descritas con sólo el 1,6% de la superficie terrestre)
- mantenimiento de **especies relictas** en ambientes favorables

Alto grado de endemidad es una característica de todas las floras mediterráneas:

- **CUENCA MEDITERRÁNEA:** 25.000 especies de fanerógamas y helechos
Aprox. 50% endémicas
- **REGIÓN CAPENSE:** 8.500 especies de plantas
68% endémicas
19,5% de los géneros
- **ESPAÑA:** 1.114 especies de plantas vasculares endémicas
14,85-22,28% del total (5.000-7.500)
+599 subendémicas (+N Africa)
22,84-34,26%

The 25 Biodiversity Hotspots

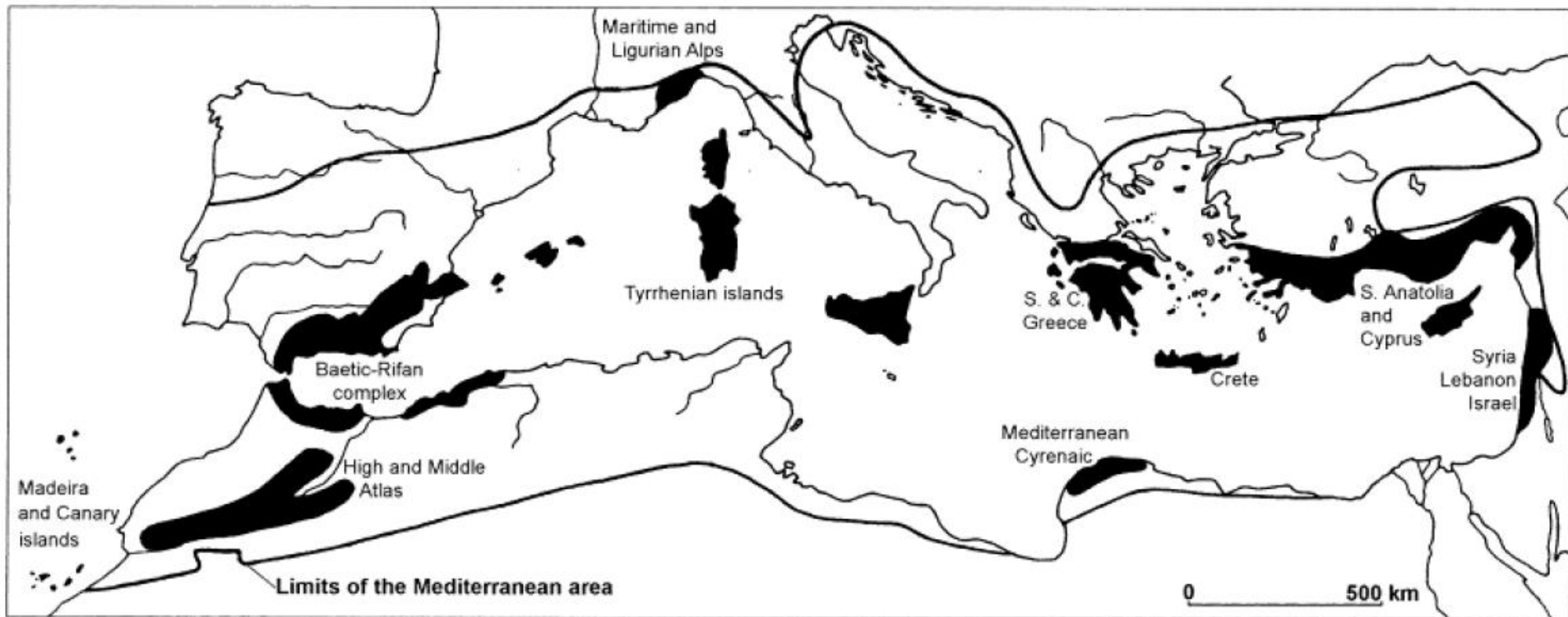


1. Tropical Andes
2. Mesoamerica
3. Caribbean
4. Atlantic Forest Region
5. Chocó-Darién-Western Ecuador
6. Brazilian Cerrado
7. Central Chile
8. California Floristic Province
9. Madagascar and Indian Ocean Islands

10. Eastern Arc Mts. & Coastal Forests
11. Guinean Forests of West Africa
12. Cape Floristic Province
13. Succulent Karoo
14. Mediterranean Basin
15. Caucasus
16. Sundaland
17. Wallacea

18. Philippines
19. Indo-Burma
20. Mountains of South-Central China
21. Western Ghats and Sri Lanka
22. Southwest Australia
23. New Caledonia
24. New Zealand
25. Polynesia/Micronesia

Source: Cincotta, 2000 (275)



Según MÉDAIL & QUÉZEL (1999)

Califomy 324.000 km² /
4.460 sp. / 48%
endemism

Mediterranean Basin
2.300.000 km² / 25.000
sp. / 50% endemism

Mediterranean Chile
140.000 km² / 2.900 sp. /
50% endemism

South Africa 90.000 km² /
8.600 sp. / 68% endemism

S.W. Australia 112.260 km² /
8.000 sp. / 75% endemism



Biodiversity hotspot ("Punto caliente" de biodiversidad)	Especies de plantas endémicas
Tropical Andes	20.000
Cuenca mediterránea	13.000
Madagascar and Indian Ocean Islands	9.700
Mesoamerican Forests	9.000
Caribbean Islands	7.000
Indo-Burma	7.000
Atlantic Forest Region	6.000
Philippines	5.832
Cape Floristic Region of South-Africa	5.682
Eastern Himalayas	5.000
Sundaland	5.000

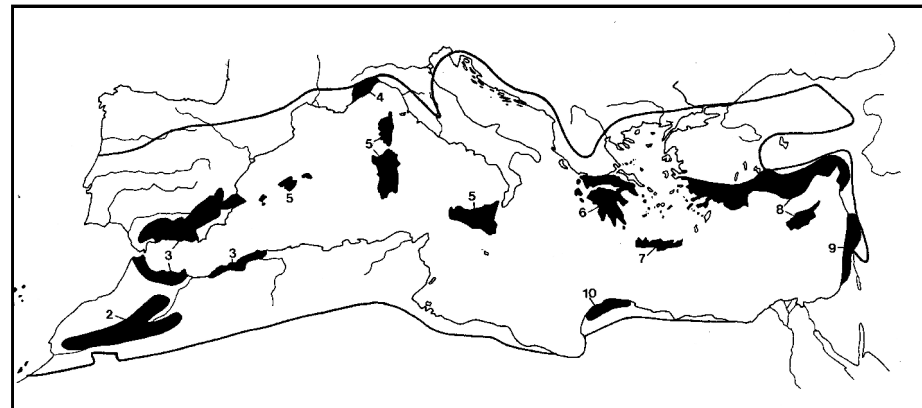
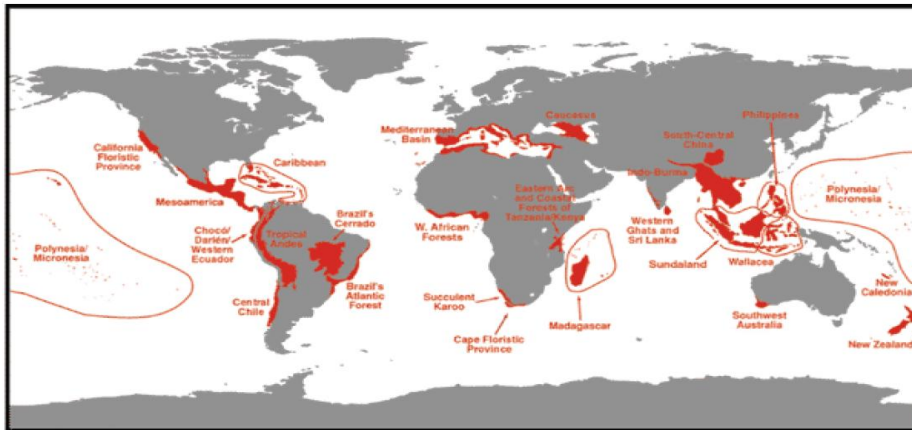


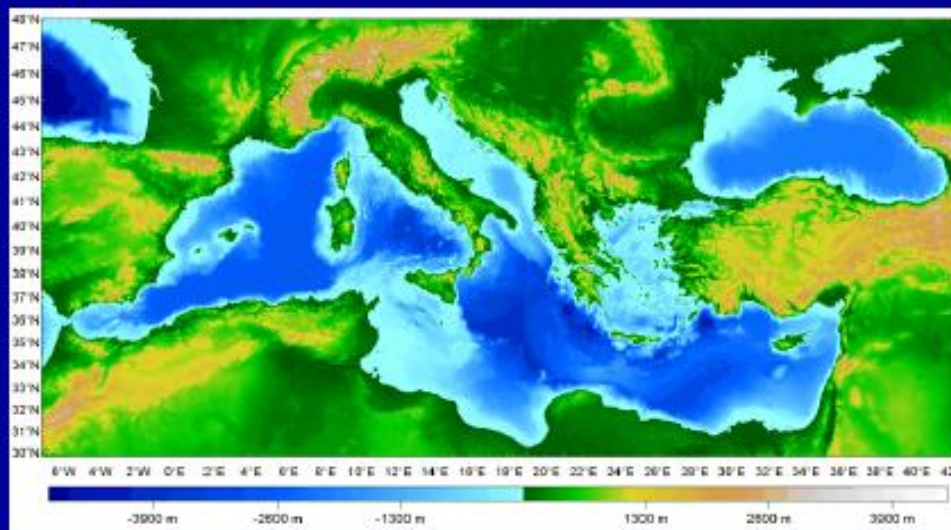
LÓPEZ-PUJOL J. 2005

TAULA 1.3. RIQUESA FLORÍSTICA DELS 25 HOTSPOTS MUNDIALS DE BIODIVERSITAT (SEGONS DADES DE MYERS ET AL. 2000).

<i>Hotspot</i>	Vegetació primària restant, en km ² (% de la superfície total)	Espècies de flora vascular (i % respecte la riquesa florística del planeta)	Espècies endèmiques de flora vascular (i % respecte la riquesa florística del planeta)	% de la flora d'un hotspot que és endèmica
Província florística de Califòrnia	80.000 (24,7)	4.426 (1,5%)	2.125 (0,7%)	48,0
Madagascar ¹	59.038 (9,9)	12.000 (4%)	9.704 (3,2%)	80,9
Conca Mediterrània	110.000 (4,7)	25.000 (8,3%)	13.000 (4,3%)	52,0
Província florística del Cap	18.000 (24,3)	8.200 (2,7%)	5.682 (1,9%)	69,3
Sud-oest d' Austràlia	33.336 (10,8)	5.469 (1,8%)	4.331 (1,4%)	79,2
Nova Caledònia	5.200 (28,0)	3.332 (1,1%)	2.551 (0,9%)	76,8
Nova Zelanda	59.400 (22,0)	2.300 (0,8%)	1.865 (0,6%)	81,1

¹ Inclou les illes Maurici, Reunió, Seychelles i Comores.





Mediterranean Basin

Area: $1.12 \times 10^6 \text{ km}^2$

Plant species: 25,000

Heterogeneity

Topographic: high

Climatic: high

Communities: maquis, garrigue, phrygana, batha, woodlands, conifer forests

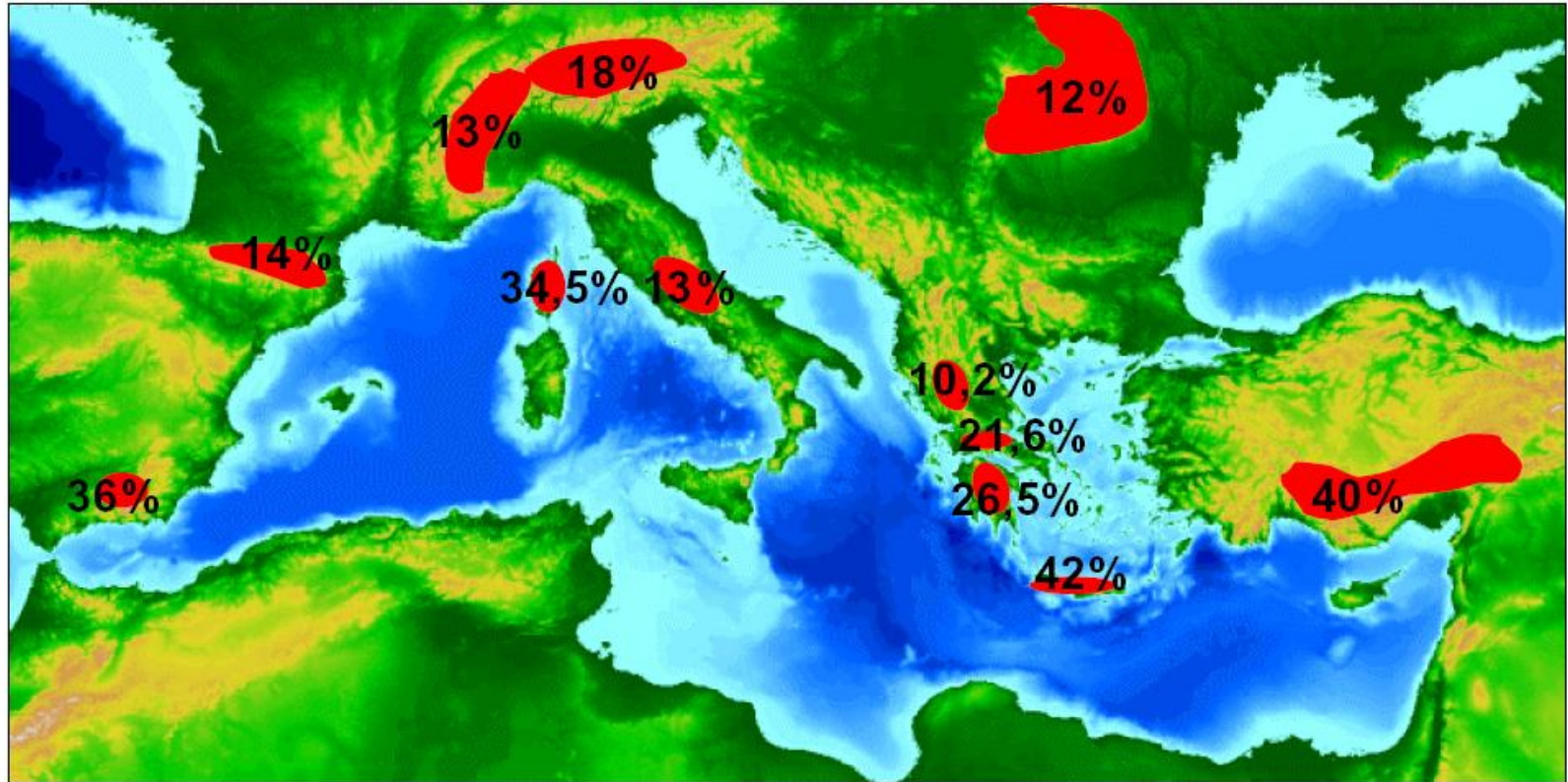


FIGURA 1.3. TAXA D'ENDEMICITAT DE LES FLORES MUNTANYENQUES (> 1.700 M), SEGONS DADES DE LA TAULA 1.4. LÓPEZ-PUJOL J. 2005

Evolución de las especies domesticadas e invasoras:

La fuerte selección a favor del carácter ruderal en los ambientes agrícolas y situaciones perturbadas por el hombre, proporciona una explicación convincente sobre la **asimetría de las invasiones**: muchas más plantas del Mediterráneo se han vuelto invasoras en otras regiones (especialmente en otros ecosistemas de tipo mediterráneo como California) que en la dirección opuesta (THOMPSON, 2005).

Las especies que han invadido la Cuenca Mediterránea son en general escasas; se postula que el intenso y antiguo grado de perturbación que ha sufrido hace que los “antiguos invasores” prevengan la entrada de “nuevos invasores”, y que la complejidad de las interacciones entre los componentes de las biocenosis maduras les hace **resistentes** a la invasión (BLONDEL & ARONSON, 1999)

La mayoría de los invasores en el Mediterráneo proceden de **regiones templadas**, algunas **excepciones** son *Xanthium spinosum* (de Chile), *Acacia dealbata* (de Australia), y *Carpobrotus edulis* y *Oxalis pes-caprae* (de la región Capense)



Oxalis pes-caprae

MEDITERRANEAN PLANTS

Extensive Distributions



holm oak (*Quercus ilex*)



strawberry tree (*Arbutus unedo*)



sage-leaved cistus
(*Cistus salvifolius*)



Spanish lavender
(*Lavandula stoechas*)



tree heather (*Erica arborea*)



olive (*Olea europaea*)

MEDITERRANEAN SPECIES

WESTERN

cork oak (*Quercus suber*)

EASTERN

Judas tree (*Cercis siliquastrum*)maritime pine (*Pinus pinaster*)cedar of Lebanon
(*Cedrus libani*)dwarf fan palm
(*Chamaerops humilis*)Greek spiny spurge
(*Euphorbia acanthothamnus*)

Cuenca Mediterránea

• Linajes invasores:

Estudios moleculares (Filogeografía) ayudan a esclarecer sus orígenes, vías y periodos de migración

“Situada en una encrucijada entre Europa, Asia y Africa, esta región ha sido considerada como un área de extraordinaria tensión para linajes de plantas de origen biogeográfico muy variado” (COMES, 2004)

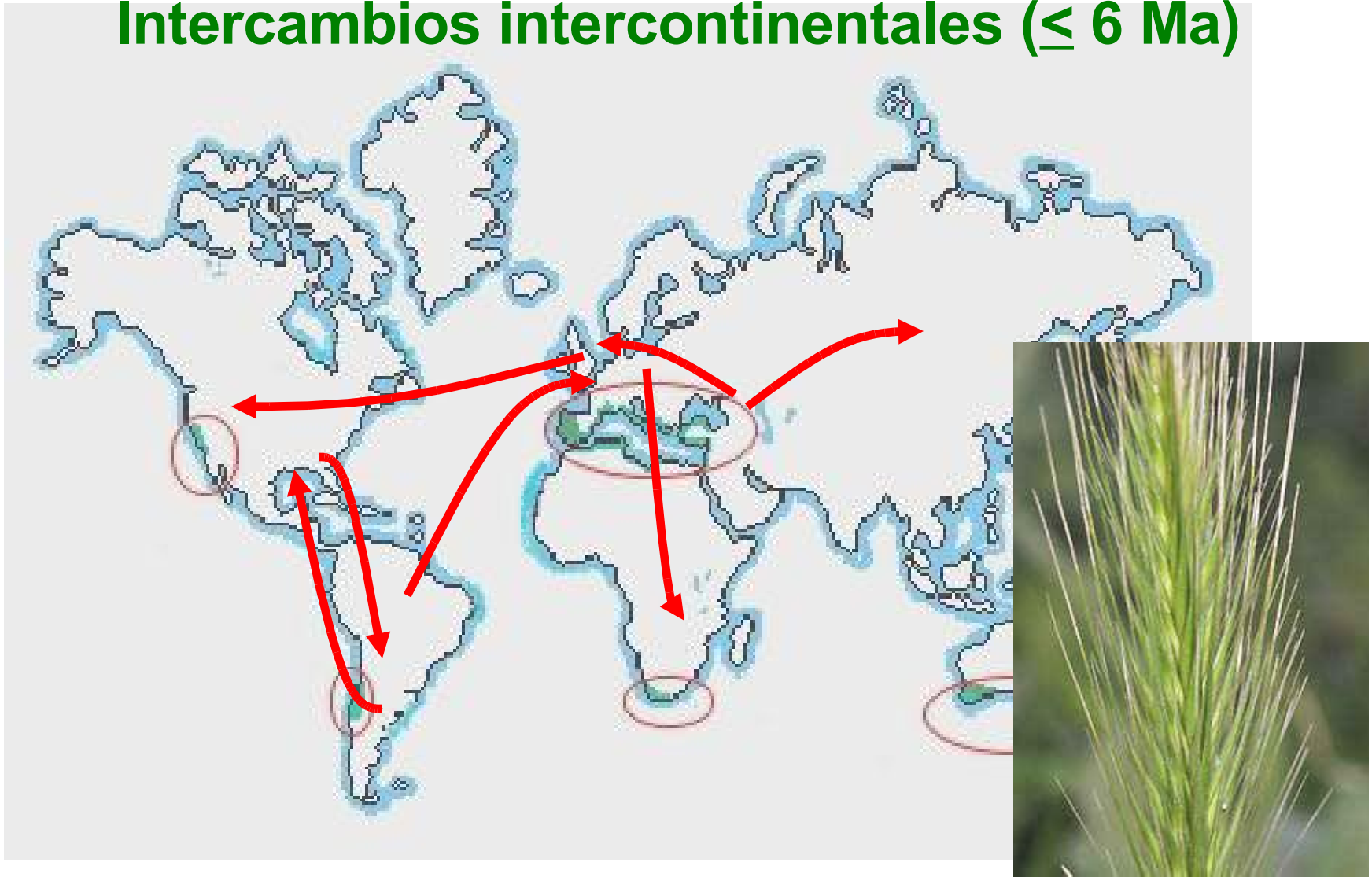
Orígenes:

- Afrotropical (*Androcymbium*) Llegó a la cuenca y se empezó a diversificar en el Mioceno (ca. –12 Ma)
- Euroasiático Templado: *Ranunculus*
- Irano-Turaniano (SW Asia): *Hordeum* (Cebada) Se origina hace 12 Ma entre el E del Mediterráneo-Mesopotamia, de aquí se dispersa a Europa y Asia Central, y también a zonas de clima Mediterráneo de Sudáfrica y América, e incluso a mayores altitudes y latitudes.



Ejemplo: *Hordeum* Origen (-12 Ma)

Intercambios intercontinentales (≤ 6 Ma)



• Especiación *in situ*:

Estudios regionales más detallados revelan la existencia de:

- **Paleoendemismos** (origen Terciario): *Saxifraga florulenta* (Alpes Marítimos); evolucionó en el Mioceno (11,6-7,2 Ma BP) y no se ha diversificado; en un escenario de calentamiento global, la estricta adaptación de esta especie a sustratos silíceos de alta montaña representa un riesgo de extinción.
- **Radiación adaptativa muy reciente**: Ej. *Senecio* (casi 10 especies en el Cuaternario tardío (≤ 1 Ma)); estas *explosiones* podrían deberse a la invasión de nuevos hábitats “desocupados”, tras resultar diezmada la flora mesófila terciaria por la irrupción del clima mediterráneo en la frontera Plio-Pleistocena.
- **Influencia de las oscilaciones climáticas cuaternarias** ($\leq 1,8$ Ma) –y las variaciones asociadas en el nivel del mar- sobre los patrones de diversificación geográfica y las altas tasas de especiación en algunos grupos de plantas (oportunidades para la alopatría, ej. *Nigella* en islas del Egeo) y en la estructura genética de muchos otros (helechos, *Pinus*, *Quercus*, plantas costeras)

Patrones filogeográficos de la flora mediterránea

- **Filogeografía**: disciplina reciente, complementaria a la **paleoecología** (basada en el análisis de restos fósiles y registros polínicos), que ha ampliado considerablemente nuestra comprensión de los ambientes históricos y la dinámica de las especies en ellos
- Basada en herramientas moleculares (“relojes moleculares”): suponen que las moléculas evolucionan con una velocidad constante; las diferencias entre la forma de una molécula en especies diferentes se asumen proporcionales al tiempo transcurrido desde su divergencia)

Glaciaciones cuaternarias: cambios climáticos y filogeografía de árboles en el Mediterráneo

- Las glaciaciones masivas empezaron en el hemisferio norte hace aproximadamente 2,5 Ma, y tuvieron lugar principalmente durante el Pleistoceno, con un ciclo dominante de 100.000 años
- Para estas regiones, el Cuaternario sería *“una era fría interrumpida periódicamente por acontecimientos cálidos catastróficos”* (DAVIS, 1976)
- Una aproximación al estudio del impacto del cambio climático sobre los organismos, es el estudio de sus efectos en el pasado

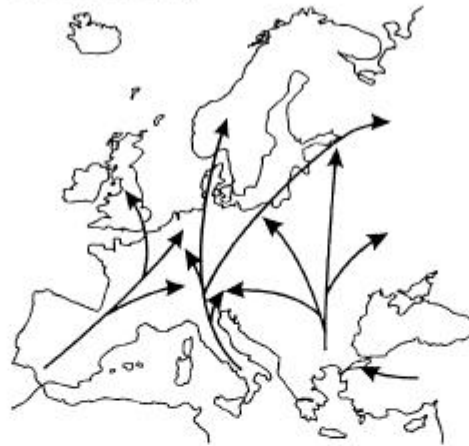
- **Estudios de árboles revelan que la mayor parte de la variación genética en especies ampliamente distribuidas en Europa, se concentra en las montañas de la cuenca Mediterránea**
- **Esta diversidad genética se aprecia sólo a escala regional: las poblaciones locales son genéticamente poco diversas, pero divergentes, resultado de una larga persistencia *in situ*, en condiciones de aislamiento**
- **Gracias a esta estabilidad local, la estructura genética actual de poblaciones mediterráneas de árboles a menudo refleja aún su aparición en la Cuenca antes del origen del propio clima mediterráneo en el Plioceno**

- Los estudios anteriores revelan el importante papel de la Península Ibérica como uno de los principales refugios glaciales de la flora templada y mediterránea Europea:
- La mayor parte de los árboles europeos deberían su supervivencia a la existencia de reservorios meridionales: en cierto sentido ésto justificaría **contemplar incluso a las especies caducifolias como “árboles mediterráneos”**.
- Las zonas de refugio se localizarían en valles de las Cordilleras Béticas y en el litoral, que retuvieron poblaciones de especies leñosas mediterráneas (*Quercus, Pinus, Arbutus, Erica, Pistacia...*) y caducifolias (*Corylus, Betula, Fraxinus, Ulmus, Juglans...*) mientras que en la meseta predominaba la vegetación esteparia (gramíneas, *Artemisia, Ephedra...*)
- En la costa mediterránea persistieron formaciones termófilas con robles y pinos (*P. halepensis*) dispersos, junto a *Periploca, Chamaerops, Maytenus, Osyris, Withania, Calicotome*

Grasshopper
(*Chorthippus parallelus*)



Hedgehogs
(*Erinaceus spp*)



Bear
(*Ursus arctos*)



Alder
(*Alnus glutinosa*)



Oaks
(*Quercus spp*)



Shrew
(*Sorex araneus*)

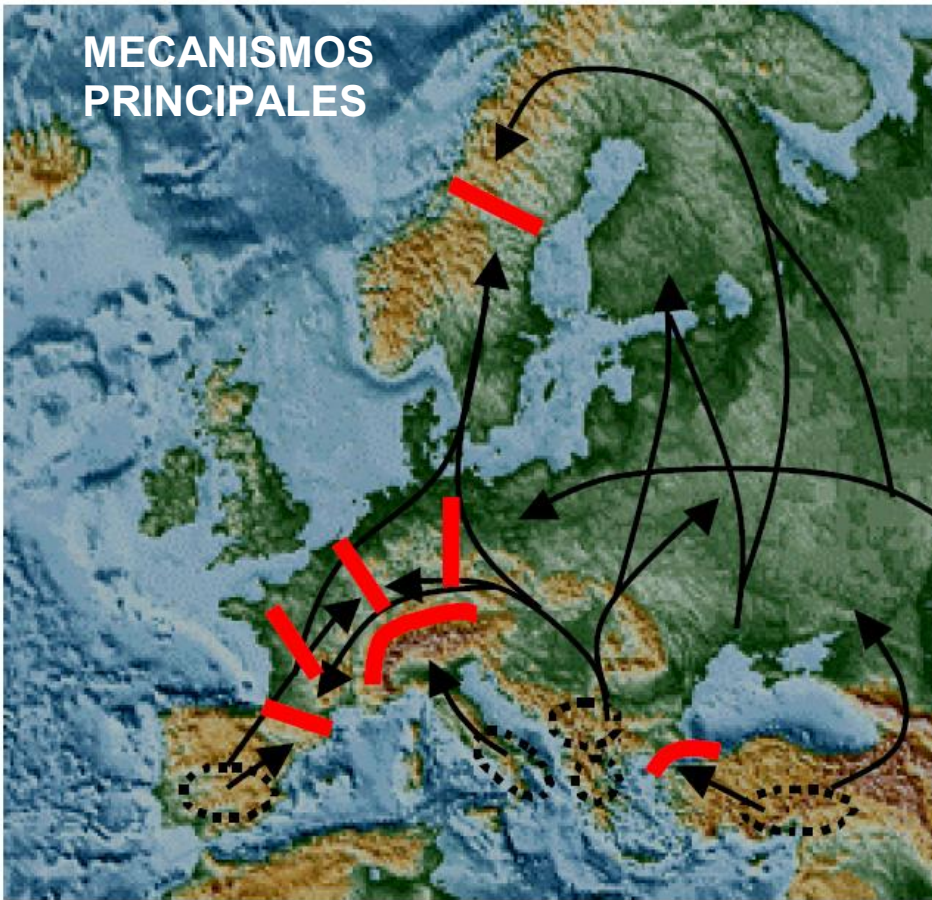


Molecular Ecology (2001) 10, 537–549

Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time

GODFREY M. HEWITT
School of Biological Sciences, University of East Anglia, Norwich, NR4 7TJ, UK

MECANISMOS PRINCIPALES



- ← Possible s rute s migratòries
- Principals refugis glacials
- █ Zone s d'hibridació

-Los países que contienen los refugios glaciales tienen una mayor riqueza de plantas, a causa del papel que estos jugaron como lugar de supervivencia pero también de creación de nuevas especies (diversidad de relieve, hábitats y microclimas de las zonas montañosas del S de Europa)

-Las zonas de hibridación pueden constituir una barrera efectiva al flujo genético entre especies/razas adyacentes

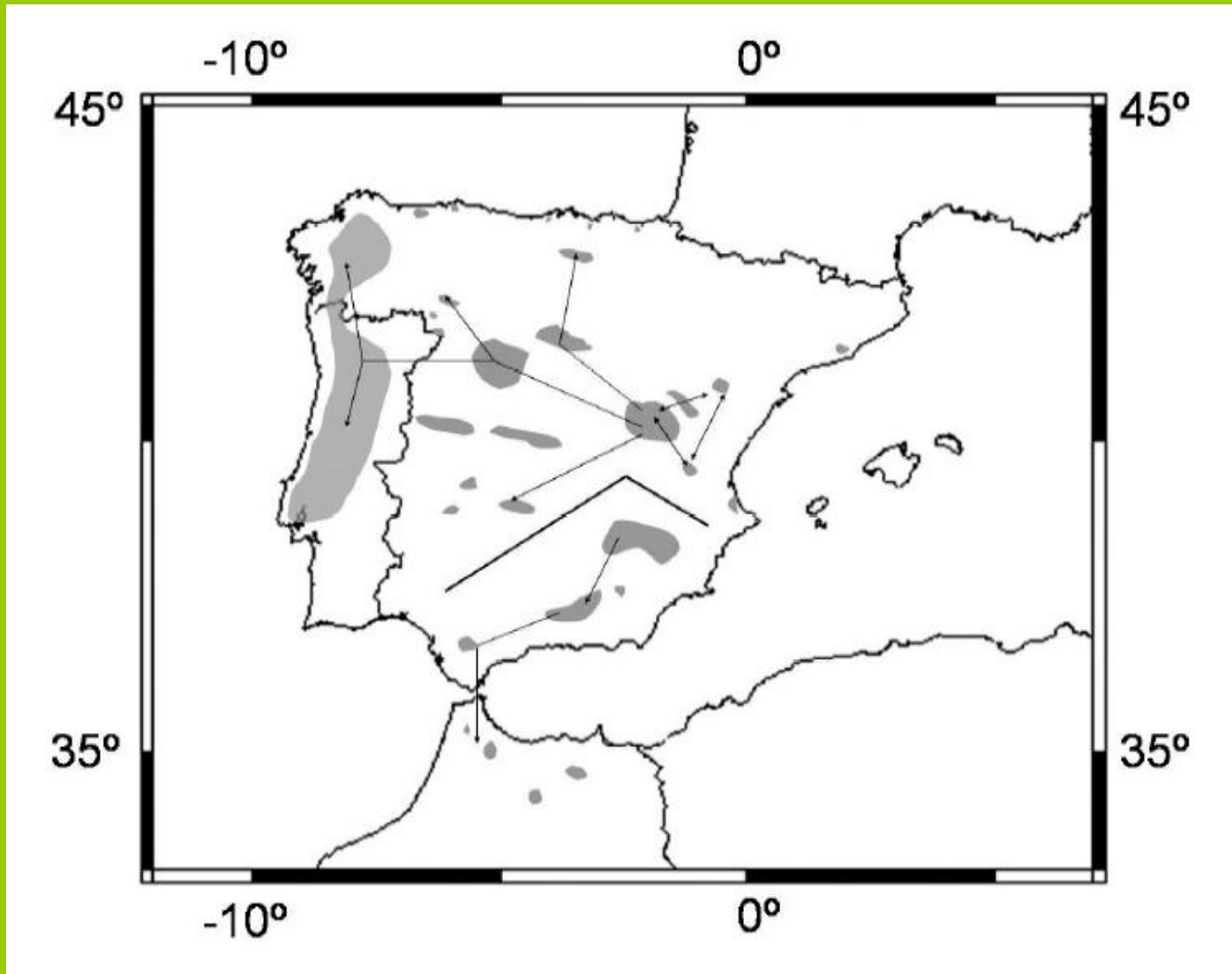
- Por otro lado hay un gradiente de endemismos creciente en sentido N-S (máxima en los macizos montañosos meridionales de la P. Ibérica, Peloponeso, Turquía)

- Las poblaciones de plantas permanecían “bloqueadas” en estas montañas, viéndose obligadas a realizar migraciones altitudinales que proporcionaban oportunidades para la especiación alopátrica, s. t. en las zonas culminales: endemismos es máxima en las más elevadas (Ej. S^a Nevada)

- Según la localización de los refugios “pleniglaciales” y el tipo de migración entre periodos, hay dos tipos:

1) Especies que se refugiaron en enclaves costeros mediterráneos y atlánticos (dando lugar en algunos casos a linajes disyuntos, que luego se “reencontraron” en el centro de la Península: *Quercus ilex/rotundifolia*, *Pinus pinaster*, *Olea europaea...*, también animales (*Oryctolagus cuniculus*)
Realizan migraciones “horizontales”: fuertes expansiones y contracciones

[También hay refugios norteafricanos para *Q. ilex/rotundifolia*, que presenta linajes diferenciados con los del S de España (igual en *Q. suber*); incluso las aves que dispersan sus bellotas mantienen diferencias genéticas (subespecies diferenciadas de Arrendajo)]

Ej: *Pinus pinaster*

2) Linajes distribuidos principalmente por las sierras y montañas de la Península Ibérica: respondieron a los grandes cambios climáticos del Cuaternario principalmente con **migraciones altitudinales: bajando cuando disminuyeron las temperaturas y subiendo a comienzo de los periodos interglaciales.**

[Existen indicios de que algunas especies de las montañas ibéricas cuentan con poblaciones cuya distribución no ha cambiado sustancialmente desde el Terciario (hace más de 1,8 millones de años): estas poblaciones son por lo menos dos órdenes de magnitud más antiguas que cualquier población de plantas o animales en el centro y norte de Europa, y muestran un elevado nivel de diferenciación genética y endemismo local.]

Por ejemplo, el pino silvestre (*Pinus sylvestris*) mantiene poblaciones en diferentes montañas de la Península cuyo aislamiento ha dado lugar a la formación de varias subespecies endémicas (*pyrenaica*, *catalaunica*, *iberica*, *nevadensis*)

Distribuciones disjuntas:

• Biogeografía histórica. Hipótesis:

- Dispersión (a larga distancia)
- Vicarianza: aislamiento por barreras físicas (deriva continental) o cambios climáticos

• Biogeografía ecológica

- Adaptaciones estructurales y fisiológicas que determinan la forma de vida: explican paralelismos a nivel de especies, comunidades y ecosistemas

- Características geológicas y topográficas
- Patrones de convergencia evolutiva
- Relaciones filogenéticas
- Impronta paralela de la actividad humana

Similitudes y diferencias:

- Mayor aislamiento: carácter más invasivo de las especies introducidas desde otras áreas

California-Cuenca mediterránea:

- conexiones geológicas
- afinidades pleistocenas
- algunas líneas filogenéticas comunes
- alto riesgo de incendio
- modelos de usos del suelo similares
- invasiones de especies

California-Chile:

- afinidades pleistocenas
- estructura tectónica similar
- conexiones geológicas discontinúas a través del istmo de Panamá y de los Andes
- conexiones biogeográficas de origen antrópico (colonización española y fiebre del oro en California)

Chile-Cuenca mediterránea:

- afinidades pleistocenas sin conexiones geológicas
- colonización española
- modelos de usos del suelo similares pero menor riesgo de incendio en Chile
- fuerte impacto del pastoreo y deforestación
- invasiones de especies

Cuenca mediterránea-Sudáfrica:

- algunas conexiones geográficas (cordilleras montañosas África merid.)
- invasiones de especies, de coníferas de la cuenca mediterránea (y California)

Chile- Sudáfrica:

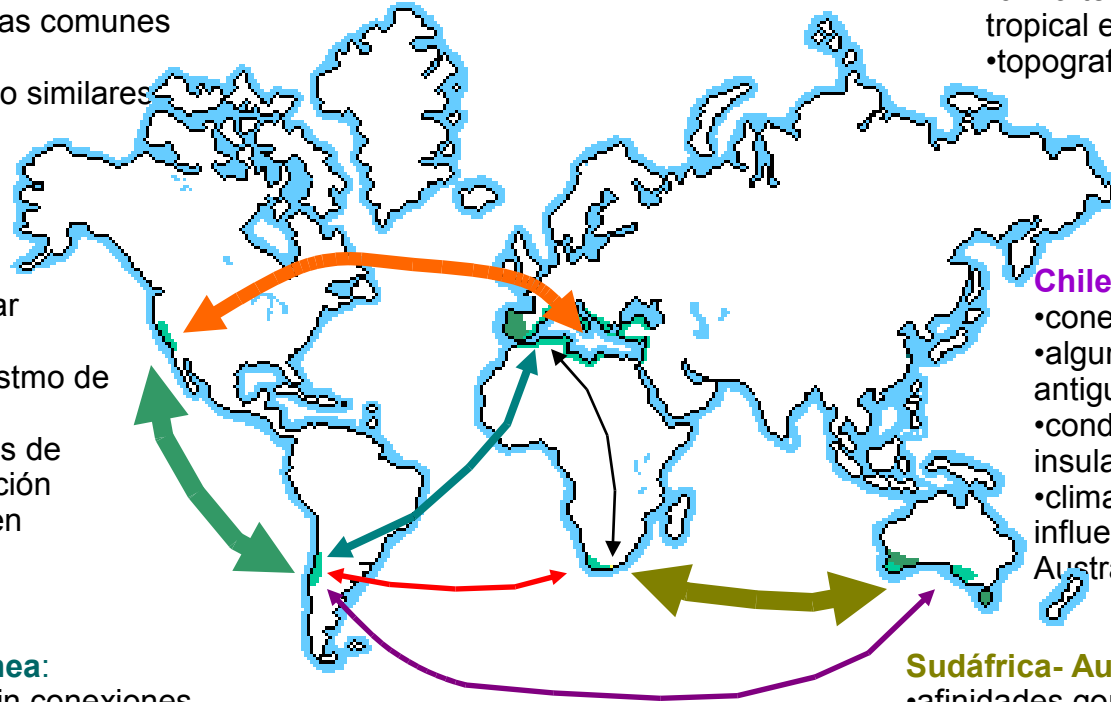
- conexiones y líneas filogenéticas paleoantárticas
- clima templado-con influencia tropical en Sudáfrica
- topografía accidentada

Chile- Australia

- conexiones paleoantárticas
- algunas líneas filogenéticas antiguas comunes
- condiciones evolutivas de insularidad
- clima templado con influencia tropical en Australia

Sudáfrica- Australia

- afinidades gondwanicas
- similitud litológica y edáfica (gran extensión de suelos oligotróficos)
- clima con influencia tropical
- gran diversidad de especies
- riesgo de incendio muy alto
- colonización noreuropea
- invasiones mutuas de especies



7.2. Estructura, competencia y adaptaciones

Estructura, competencia y adaptaciones

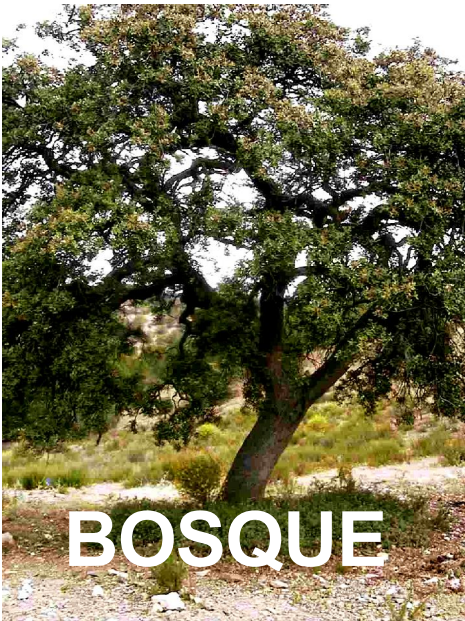
- Domina la vegetación **esclerófila** tanto en especies arbóreas como arbustivas.
- Los tipos biológicos dominantes son los:

Fanerófitos: yemas > 40 cm del suelo

Caméfitos: yemas < 20-40 cm del suelo

“ARBUSTOS ABUNDANTES Y ÁRBOLES PEQUEÑOS”

- Dependiendo de distintas condiciones climáticas, topográficas, etc., la vegetación puede formar **bosques** o **matorrales** mediterráneos como las formaciones más típicas.



Precipitación
> 300-500 mm <
 (Dependiendo también de
 condiciones edáficas)



Los **bosques** constituyen la vegetación climácica en todas aquéllas zonas en las que haya suficiente –pero no excesiva- agua disponible para el crecimiento de árboles

Cabe esperar que un tipo u otro de bosque domine cualquier paisaje siempre que:

- ✓ La estación vegetativa no sea demasiado corta
- ✓ La disponibilidad de agua no sea inferior a un determinado umbral

• Factores limitantes para el desarrollo del bosque mediterráneo:

- ✓ Sequía climática
- ✓ Sequía fisiológica (*p.ej.* exposición al viento)
- ✓ Fuegos naturales (pueden mantener formaciones abiertas como pastizales y brezales, aunque hay formaciones forestales resistentes al fuego)
- ✓ Bajas concentraciones de nutrientes (siempre que haya una retirada permanente del sistema, o se acumularán a lo largo de la sucesión natural)
- ✓ Fuegos de origen antrópico, pastoreo



El **matorral** puede ser resultado de condiciones extremas de clima o de suelo, o debido a la degradación del bosque mediterráneo por el hombre:

- Su densidad puede ser altísima.
- Estructura relativamente simple: estrato arbustivo y otro herbáceo

Tiene gran importancia en el contexto **mediterráneo** debido a:

- ✓ Larga historia de ocupación humana, alta densidad de población y reiterados procesos de degradación: permiten su extensión por amplias zonas de óptimo forestal
- ✓ Condiciones climáticas: extensas zonas con $< 400 \text{ mm/m}^2$ de P anual impiden implantación de formaciones arbóreas cerradas

EJEMPLOS



maquia (Europa)

**matorral
(Chile)**



**chaparral
(California)**

**mallee
(Australia)**



fynbos (Sudáfrica)

veld, karoo (Sudáfrica)



Las comunidades de **caméfitos leñosos** presentan una gran relevancia ecológica en áreas de clima mediterráneo. Dominan extensas áreas en las que la escasa profundidad del suelo, altos niveles de estrés o frecuentes perturbaciones impiden el desarrollo de árboles y arbustos.

Muchas especies son importantes colonizadoras de espacios abiertos, pudiendo comportarse como invasoras y excluyendo competitivamente a plantas pascícolas

•Caméfitos Mediterráneos:

- ✓ Incluyen un alto porcentaje de endemismos amenazados, como ciertas especies de suelos yesosos
- ✓ Entre ellos encontramos taxones representativos de todas las formas de crecimiento presentes en la flora leñosa mediterránea: especies con dimorfismo estacional, caducifolias invernales, caducifolias estivales, e incluso especies que forman cojinetes espinosos con tallos fotosintéticos y hojas efímeras

(PALACIO, 2006)



• El **bosque mediterráneo** se distribuye sistemáticamente en las áreas más húmedas del bioma. Hay distintos tipos, dominando los perennifolios esclerófilos (planifolios y coníferas) salvo en los subclimas más húmedos y fríos donde aparecen árboles marcescentes (semicaducifolios)

De los bosques esclerófilos típicos de la Cuenca Mediterránea, el más complejo es el **encinar**.

• **Estrato arbóreo:** la encina (*Quercus ilex/rotundifolia*) con hasta 20-25 m de altura



- Estrato **arbustivo** de durillo (*Viburnum tinus*), lentisco (*Pistacia lentiscus*), terebinto (*P. terebinthus*), labiérnago (*Phyllirea latifolia*), madroño (*Arbutus unedo*), aladierno (*Rhamnus alaternus*), etc., denso y muy diverso, de 3-5 m de altura.

Arbutus unedo



Rhamnus alaternus



Pistacia terebinthus



Pistacia lentiscus

- Estrato **arbustivo bajo**, de 0,5-1 m de altura, con especies como *Ruscus aculeatus*, esparraguera (*Asparagus albus*), *Rubia peregrina*, etc.



- Estrato **herbáceo**: más pobre en especies y menos denso, debido a la privación de luz y competencia por los nutrientes

- Estrato **lianoide** (muy singular): de *Lonicera*, *Smilax*, Rosáceas, *Clematis*, etc.



La mayor riqueza florística y estructural (p.e. desarrollo de un estrato lianoide) se da en los encinares litorales, faltando en los continentales las especies de carácter más termófilo

En zonas más continentales o con mayor tendencia a la aridez:

Carrascales de *Quercus rotundifolia*

Comunidades forestales ibéricas formadas por *Quercus rotundifolia*. Generalmente, incluso en estado maduro, de menor altura, frondosidad y humedad que los bosques formados por la especie estrechamente relacionada *Quercus ilex*; además, con frecuencia aparecen degradadas, como bosques abiertos o incluso matorral arborescente. Especies características del sotobosque son *Arbutus unedo*, *Phillyrea angustifolia*, *Rhamnus alaternus*, *Pistacia terebinthus*, *Rubia peregrina*, *Jasminum fruticans*, *Smilax aspera*, *Lonicera etrusca*, *Lonicera implexa*.



Adaptaciones a las condiciones ambientales:

La **sequía estival**, el **frío** en **invierno** y la **oligotrofia** son los tres problemas a solucionar:

- El frío es un factor ambiental adverso que hay que soportar
- El agua y los nutrientes son recursos por los que hay que competir

Los escasos estudios experimentales sobre interacciones entre plantas y sus consecuencias a nivel de comunidad indican que:

- La sequía estival y la irregularidad de las precipitaciones hacen del **agua** y los **nutrientes** los recursos más limitantes para el crecimiento de las plantas, y el objeto de **competencia** más intensa
- En medios tan extremos y sometidos a la acción de los **herbívoros** son frecuentes las asociaciones entre plantas para amortiguar los efectos de la climatología o el consumo por los animales: importancia de la **facilitación**.

Ejemplo: *Ziziphus lotus*

Retama sphaerocarpa

Plántulas de *Pinus sylvestris* y distintas especies de matorral espinoso

Importancia de las interacciones positivas planta-planta en la sucesión ecológica:

En ambientes como los mediterráneos, donde las plantas suelen padecer situaciones de **estrés**, la modificación ambiental producida por una planta vecina (microclima, suelo, protección frente a herbívoros) puede ofrecer un beneficio superior al costo que conlleva la proximidad espacial (competencia)

Esto favorece el desarrollo de interacciones de **facilitación** entre los arbustos pioneros y las plántulas de especies leñosas de crecimiento lento

Ya que el bosque mediterráneo apenas puede regenerarse en áreas abiertas por falta de agua y/o por exceso de herbivoría, ni bajo la copa de los árboles ya establecidos por falta de luz y/o exceso de depredadores de semillas o herbivoría, el **nicho de regeneración** principal para muchas especies arbóreas en una amplia gama de condiciones ecológicas es bajo las plantas pioneras capaces de colonizar precisamente lugares con esas condiciones

Importantes en la **restauración** de ambientes semiáridos

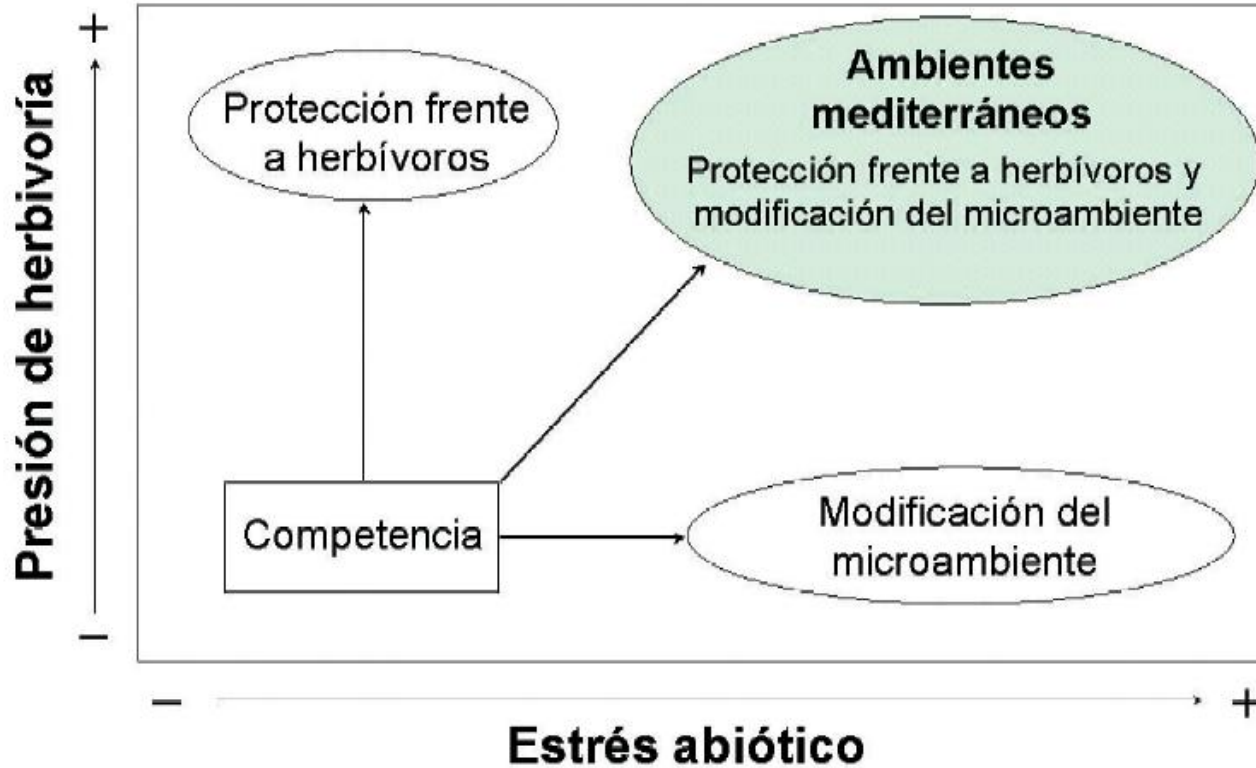


Figura 13.1. Interacciones entre plantas en ambientes mediterráneos. Según el modelo vigente sobre interacciones entre plantas (Bertness y Callaway 1994) la importancia de la facilitación en relación a la competencia incrementa al hacerlo el estrés abiótico o el estrés biótico del sistema. En situaciones de alto estrés abiótico (p. ej. sequía, heladas), las plantas se beneficiarían de la modificación del microambiente provocada por los vecinos (p. ej. disminución de la radiación, incremento de la humedad del suelo). Por otro lado, en situaciones de alto estrés biótico (p. ej. herbivoría), la facilitación vendría ejercida por mecanismos de protección. En los ambientes mediterráneos ambas fuentes de estrés confluyen, disparando los dos mecanismos de facilitación.

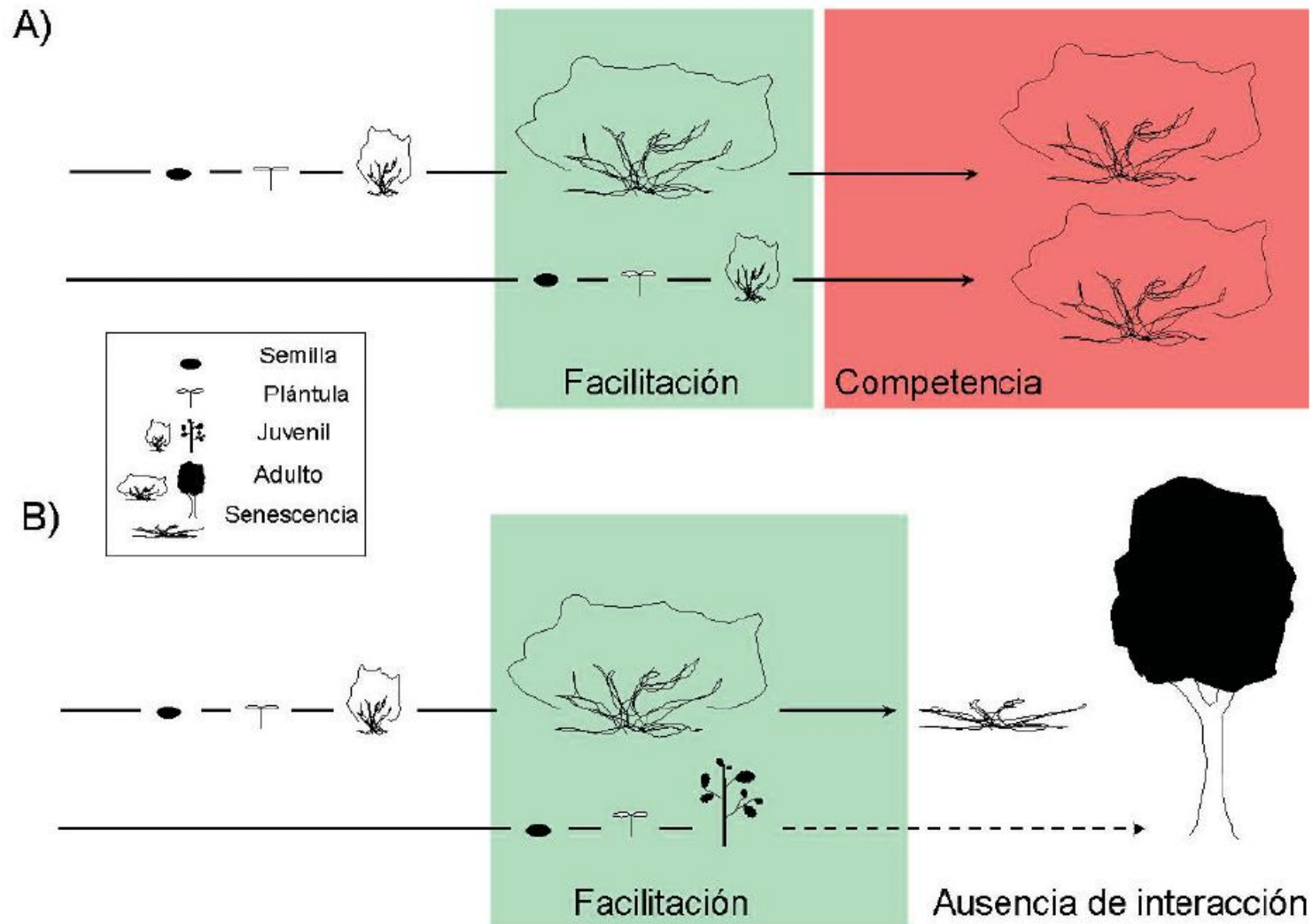


Figura 13.4. Cambios en el signo de la interacción entre plantas dependiendo de la fase del ciclo vital considerada. En el caso A), la interacción se produce entre dos especies de arbustos pioneros. Al crecer el juvenil de la especie facilitada, el balance de la interacción con la especie nodriza es condicional, pasando de facilitación nodriza-plántula, a competencia por los recursos entre dos plantas con características de tamaño similar. En el caso B), por el contrario, la especie facilitada es una leñosa de crecimiento lento, por lo que el arbusto nodriza puede morir antes de que la planta facilitada se convierta en adulto y acapare los recursos, no llegando entonces a producirse competencia.

Ejemplos de facilitación (TIRADO, 2003):

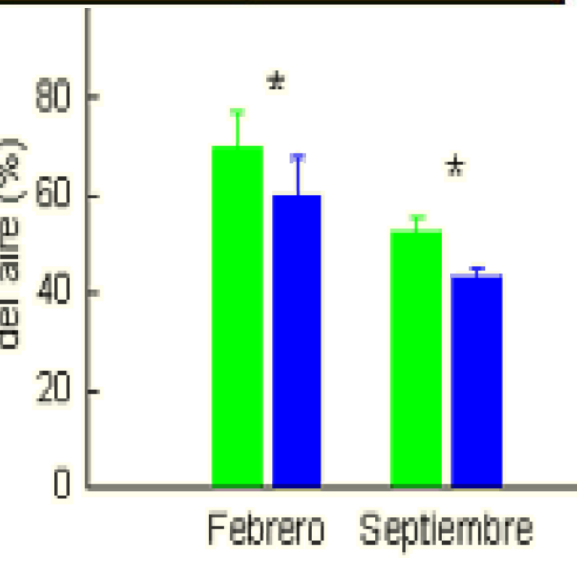
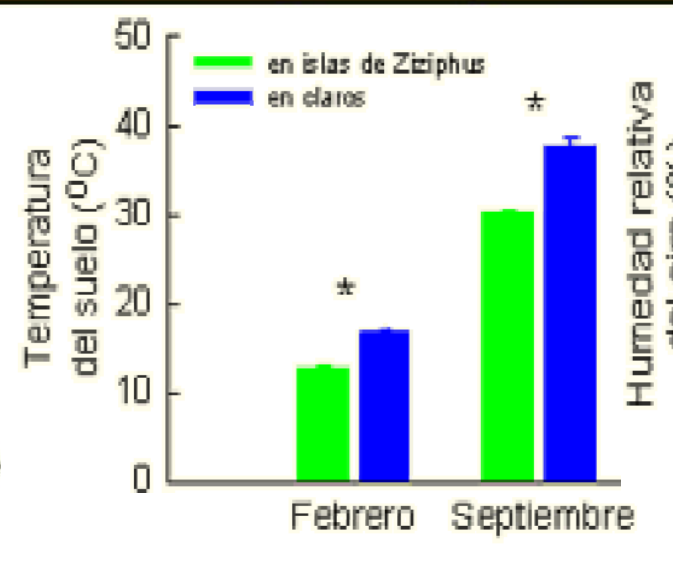
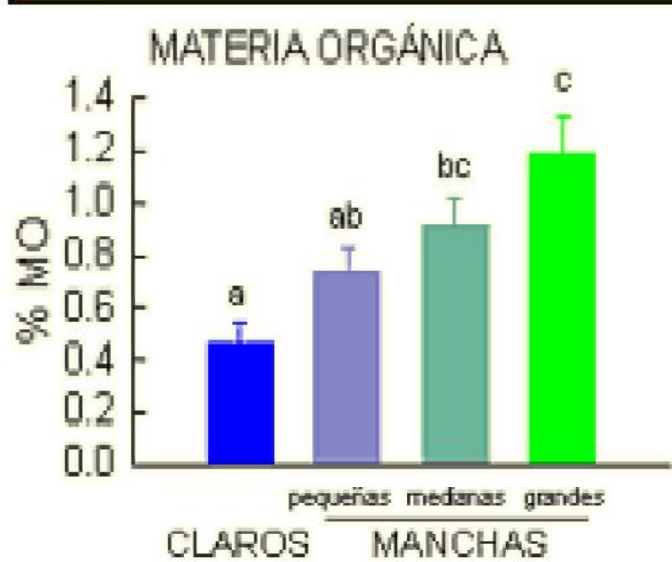
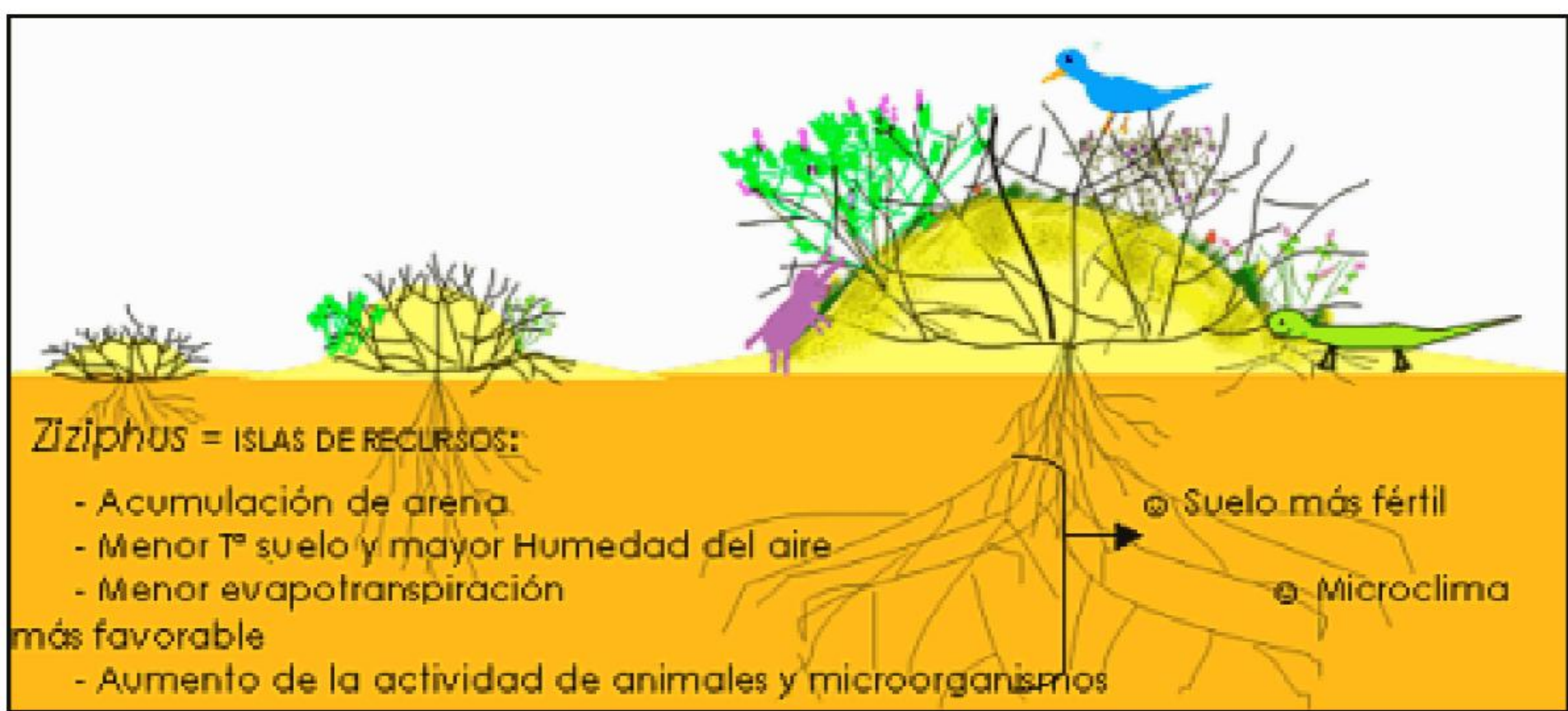
Azufaifos del P. N. de Cabo de Gata

En las dunas de Torregarcía crece el azufaifo (*Ziziphus lotus*), favoreciendo la acumulación de arena y de muchas especies de plantas que sólo se desarrollan bajo su copa. Junto al azufaifo viven muchas especies de matorral, como la cambronera (*Lycium intricatum*), la sosa (*Salsola oppositifolia*), el marrubio (*Ballota hirsuta*), la esparraguera (*Asparagus albus*), *Phagalon saxatile*, *Rubia peregrina...*, acompañados de numerosos matorrales terófitos y plantas herbáceas.



Reyes Tirado

Estas comunidades constituyen auténticas 'islas de fertilidad', que hacen posible que en una zona tan seca y calurosa el ecosistema sea muy rico y diverso en flora y fauna. Este tipo de vegetación constituye un importante cobijo para muchos animales, y con frecuencia conejos y zorros eligen estas 'islas' para asentar sus madrigueras.



Su principal área de distribución se encuentra en el Norte de África y Arabia. Llega a Europa localizándose en el sureste de España, fundamentalmente en Murcia y Almería (iberoafricanismo).

Xerofitismo: reduce la superficie transpirante presentando hojas de medianas a pequeñas y con cierto carácter esclerófilo, por el engrosamiento de la epidermis y revestimientos cerosos. Además presenta espinas (defensa contra los herbívoros).

Evita la falta de agua mediante un gran sistema radicular que le permite extraer el agua: i) del nivel freático, mediante raíces centrales que pueden llegar a alcanzar los 60 m, y ii) subsuperficialmente por escorrentía.

Su fenología obedece al carácter freatófilo y termófilo. Al contrario que muchas especies mediterráneas, posee su mayor actividad en verano (florece y fructifica), en otoño empieza a perder la hoja y permanece sin ella todo el invierno.

Azufaifo (*Ziziphus lotus*)



Ejemplos de facilitación:

Palmitares del P. N. de Cabo de Gata

Bajo los Palmitos (*Chamaerops humilis*) que se desarrollan en muchas de las laderas y barrancos de la Sierra de Cabo de Gata se asocian otros matorrales, como tomillo almeriense (*Thymus hyemalis*), esparraguera (*Asparagus albus*), lavandula (*Lavandula multifida*), *Teucrium charidemi*, *Phlomis lignitis*, etc., que encuentran bajo esta palmera -la única autóctona del continente europeo- mejores condiciones de vida.



El frío en invierno:

-Reduce la actividad de las plantas

-Si la temperatura es excesivamente baja produce daños (hojas perennes son especialmente vulnerables)

*La mayoría de las plantas mediterráneas no pueden crecer por debajo de los 10°C (sobre todo las típicamente termófilas –algarrobo, acebuche: no brotan <17 °C)

*Hay plantas más tolerantes, como la **encina**:

-12 °C sin daños a las hojas

-20 °C sin daños al tronco

*La resistencia varía según la especie y la época: heladas muy tempranas o tardías, cuya ocurrencia puede condicionar la distribución de especies

*En lugares de invierno frío domina la flora caducifolia

*La relación entre aumento de temperatura y disminución de la pluviosidad determina que las especies de zonas frías no puedan ocupar las más cálidas aunque puedan soportar altas temperaturas



Daños a las plantas:

- Los tejidos pueden sufrirlos al congelarse el agua que contienen
- Riesgo es menor en las raíces (oscilaciones térmicas no tan acusadas en el suelo)
- Partes vivas de los tallos aisladas del exterior por tejidos muertos (corteza)
- Hojas y yemas son órganos más vulnerables
- Se puede ver afectado el sistema de conducción (xilema) por formación de burbujas de gases disueltos en el agua (embolia-muerte de la planta)



Mecanismos de defensa:

- *Protección de meristemos por escamas (hojas modificadas)
- *Síntesis de azúcares o alcoholes (anticongelantes) que rebajan la t^a de congelación de los líquidos en los que están disueltos
- *Caída de la hoja
- *Conductos del xilema son más estrechos en regiones más frías (dificulta la formación de burbujas)

La escasez hídrica y la pobreza edáfica:

- Podemos encontrar una amplia gama de tolerancias a la sequía:

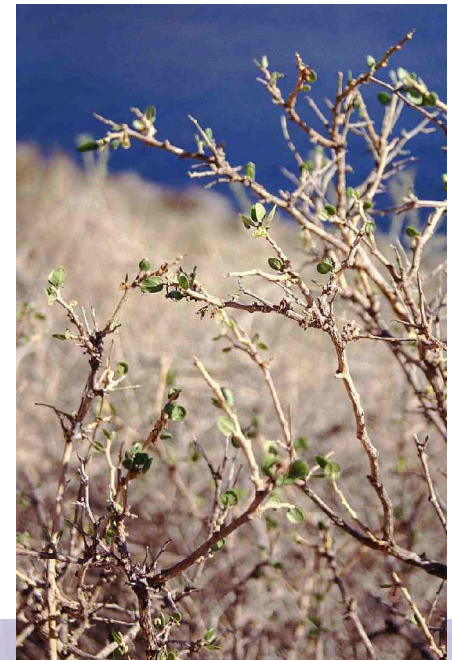
plantas crasas

caducifolios estivales

perennifolios

caducifolios invernales

*Whitania
frutescens*

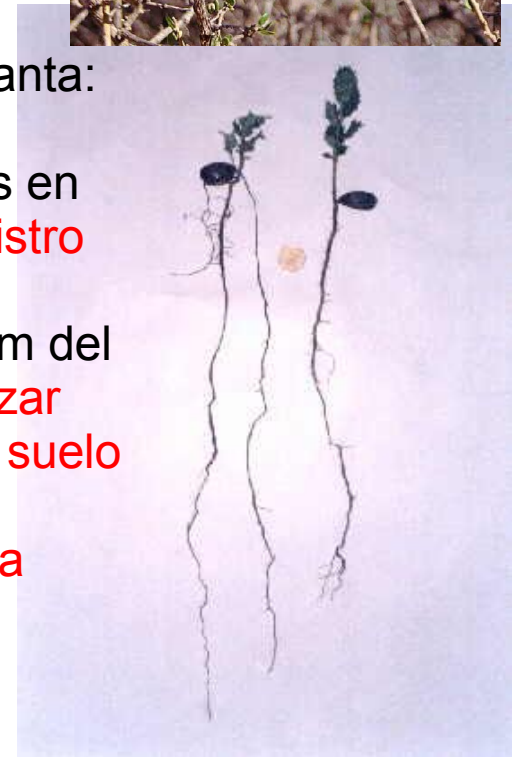


- Las raíces tienen relación directa con la estrategia de la planta:

-las especies esclerófilas tienen gran cantidad de ramas en todo el perfil del suelo (>1m): **han de asegurar el suministro de agua incluso durante la época seca**

-los caducifolios estivales se limitan a los primeros 40 cm del suelo: **crecen en la época húmeda y no necesitan enraizar muy profundamente, pero explotan una capa amplia de suelo ya que no pueden acumular agua en los tejidos**

-las plantas crasas a los primeros 15 cm: **utilizan el agua superficial y la acumulan en sus tejidos**



- Hay especies que combinan varias estrategias, así la **coscoja** (*Quercus coccifera*) tiene los dos sistemas, uno de raíces superficiales (somero) y otro con una raíz profunda de varios metros.

- La relación entre raíces y parte aérea es un buen indicador de la estrategia de la planta o de las condiciones que ha de afrontar, tanto en términos de biomasa como de superficie:



*** Biomasa subterránea/biomasa aérea normalmente:**

ARBOLES: 0,2 - 0,9

ARBUSTOS: 1 – 6

Superficie cubierta por raíces/superficie de la parte aérea:

Suelos profundos: 0,2 - 0,9

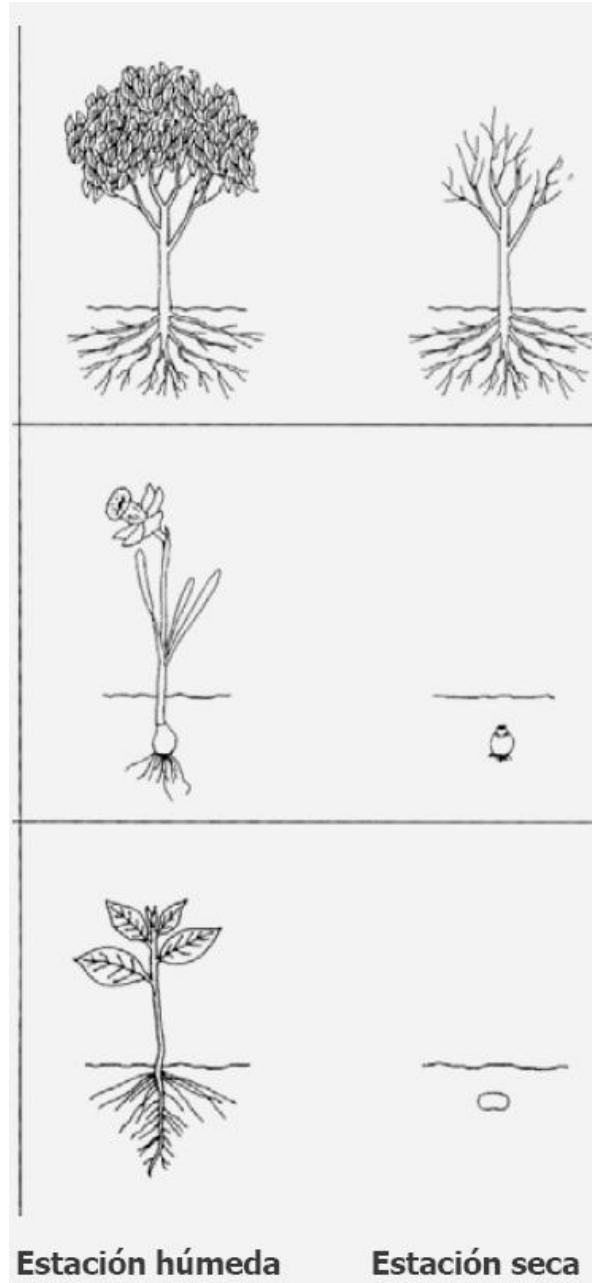
Suelos superficiales: 7

EVITACIÓN:

CADUCIFOLIOS ESTIVALES

GEÓFITOS

ANUALES



La sequía estival y el sistema foliar:

- *el conjunto de estrategias se denomina **xerofitismo**
- *el problema es cómo evitar la pérdida de agua:
 - perdiendo las hojas: caducifolio estival
 - control de los estomas -> reducir la producción (manteniendo estomas poco abiertos en verano)
- *Otras adaptaciones:
 - morfología foliar:
 - planifolias
 - ericoides (reducidas y bordes incurvados)
 - gramíneas perennes: bordes revueltos, casi cilíndricas por arrollamiento bajo sequía
 - orientación oblicua al sol (Jaras) o paralela a la de máxima incidencia (*Lactuca serriola*)
 - pelos en la hojas, (romero, tomillo, lavanda...)
 - estomas en cavidades (adelfas, pinos)
 - esclerofilia (hojas muy duras, ricas en materiales estructurales, etc)

Nerium oleander



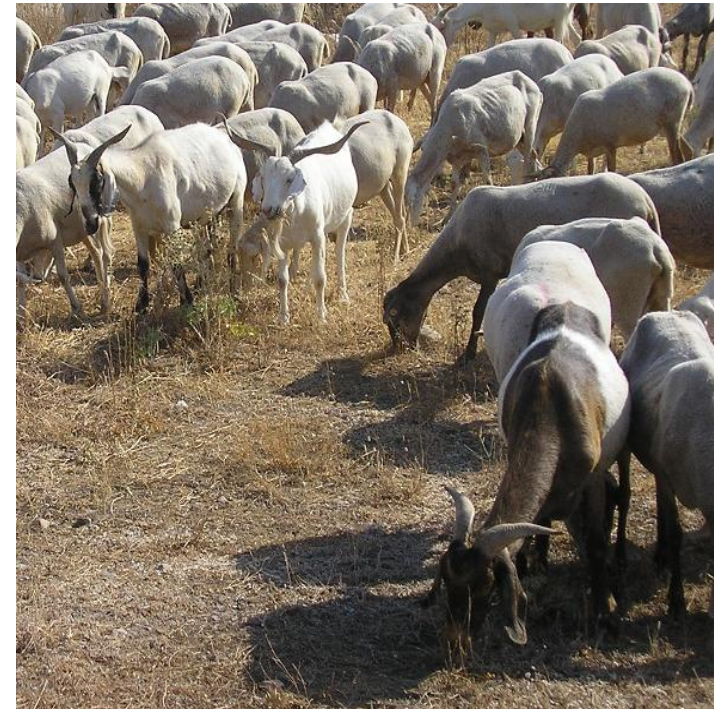
Lygeum spartum

Defensa contra el herbivorismo:

- El herbivorismo suele provocar efectos negativos sobre las plantas a nivel individual: reduciendo la supervivencia, limitando el crecimiento y colapsando el potencial reproductivo
- A intensidades de herbivorismo bajas, muchas plantas son capaces de disminuir el efecto negativo mediante la recuperación del tejido perdido (**compensación**)
- El hombre ha incrementado la densidad de herbívoros útiles tanto de especies silvestres como domésticas en un orden de magnitud

Mientras los herbívoros afectan a las plantas negativamente sobre todo a **nivel individual**, debido a su efecto **trófico**, a **nivel poblacional y de comunidad** pueden manifestarse otros efectos positivos no **tróficos**, como la dispersión de semillas, la creación de espacios abiertos, y el abonado

La **variabilidad de la productividad primaria** bajo **condiciones climáticas fluctuantes**, es lo que hace de la presión constante de herbivorismo un problema ecológico serio



- Una hoja construida costosamente en un ambiente escaso en agua y pobre en nutrientes ha de estar bien protegida

- espinas
- aromas y compuestos volátiles (tomillos, lavanda, romero...); también puede estar relacionado con la economía hídrica, con el pirofitismo y con la competencia.



- Durante la evaporación las esencias aumentan la densidad del aire en las cavidades de las hojas y sobre ellas aumentando la resistencia a la difusión del vapor de agua -----> disminución de la transpiración

- aumentan la inflamabilidad
- al descomponerse en el suelo inhiben la germinación y el crecimiento de otras plantas (*Eucalyptus*).



CONDICIONES AMBIENTALES

RESPUESTAS ADAPTATIVAS DE LOS VEGETALES

Duración de la estación favorable

Corta (estrés en invierno y verano)

La más baja capacidad fotosintética. Hojas de larga duración. **PERENNES**

Poco N, por tanto baja producción de proteínas

Hojas con materiales estructurales abundantes: celulosas, ligninas y pocos materiales activos en la producción (proteínas) **ESCLEROFILIA**

Suministro de nutrientes discontinuo (descomposición discontinua, pobreza en nutrientes, suministro de agua irregular a la zona rica en nutrientes)

Hojas rígidas

Conviene reducir los cambios excesivos de volumen debido a cambios en el contenido hídrico

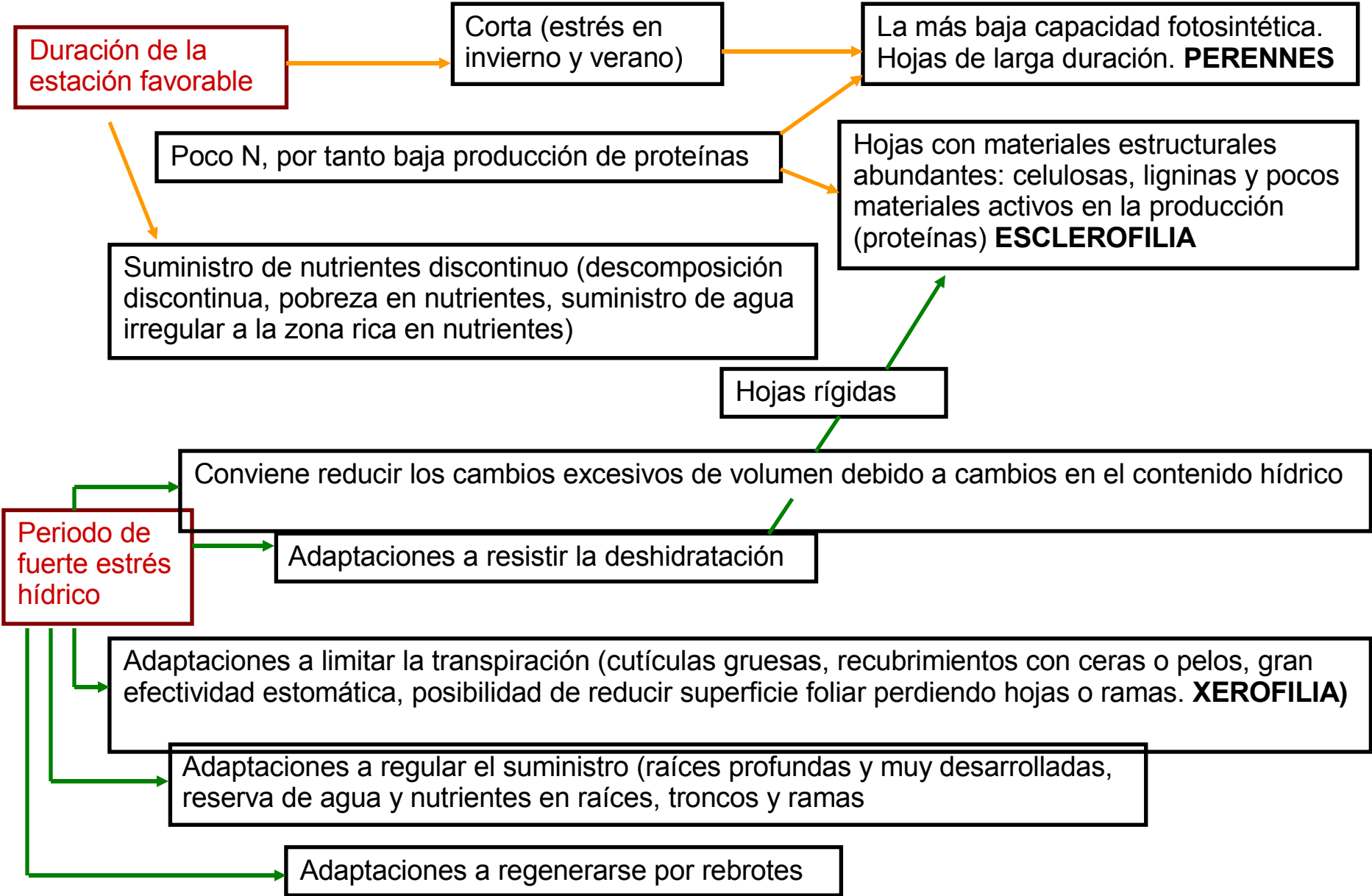
Periodo de fuerte estrés hídrico

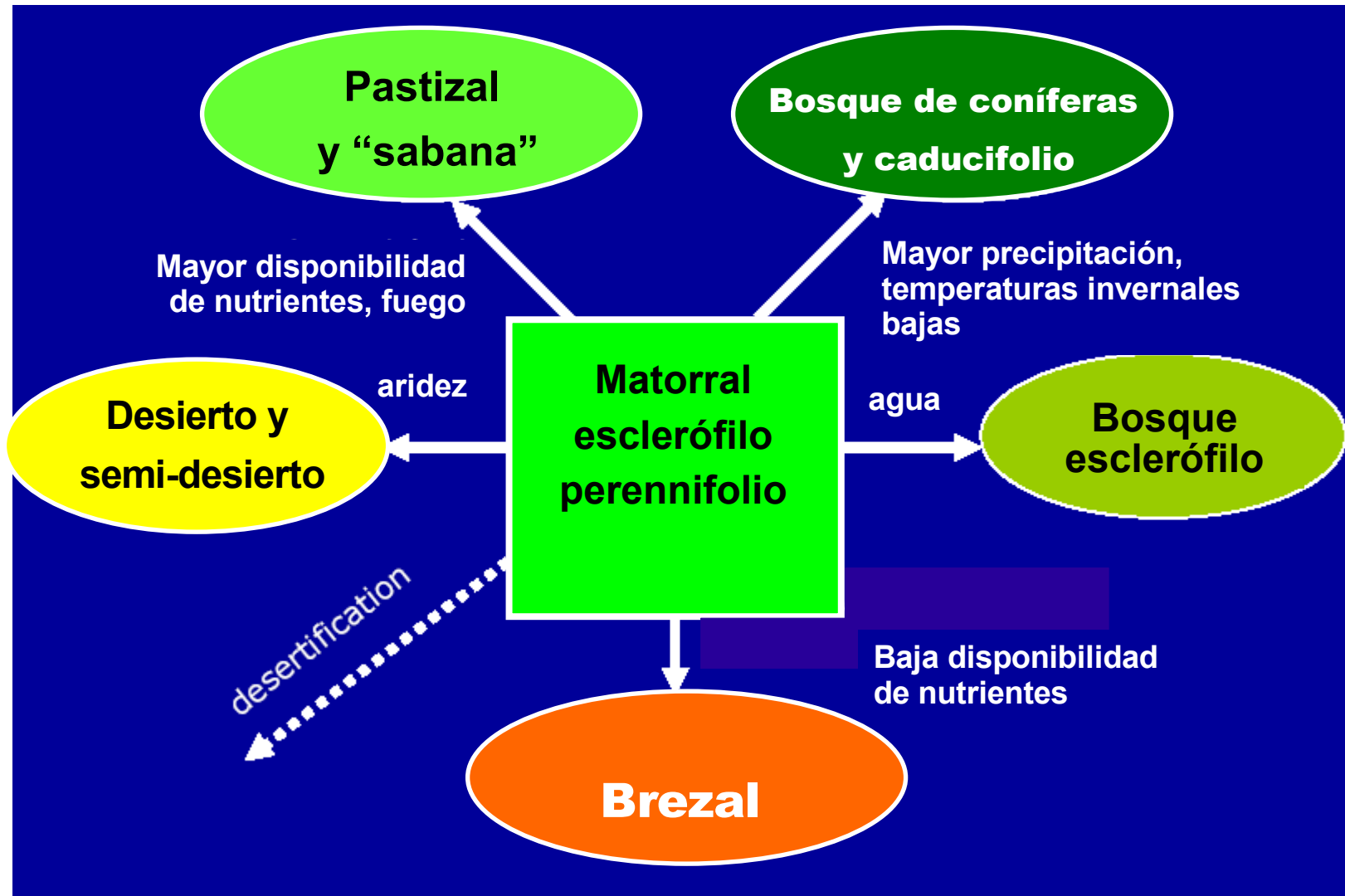
Adaptaciones a resistir la deshidratación

Adaptaciones a limitar la transpiración (cutículas gruesas, recubrimientos con ceras o pelos, gran efectividad estomática, posibilidad de reducir superficie foliar perdiendo hojas o ramas. **XEROFILIA**)

Adaptaciones a regular el suministro (raíces profundas y muy desarrolladas, reserva de agua y nutrientes en raíces, troncos y ramas)

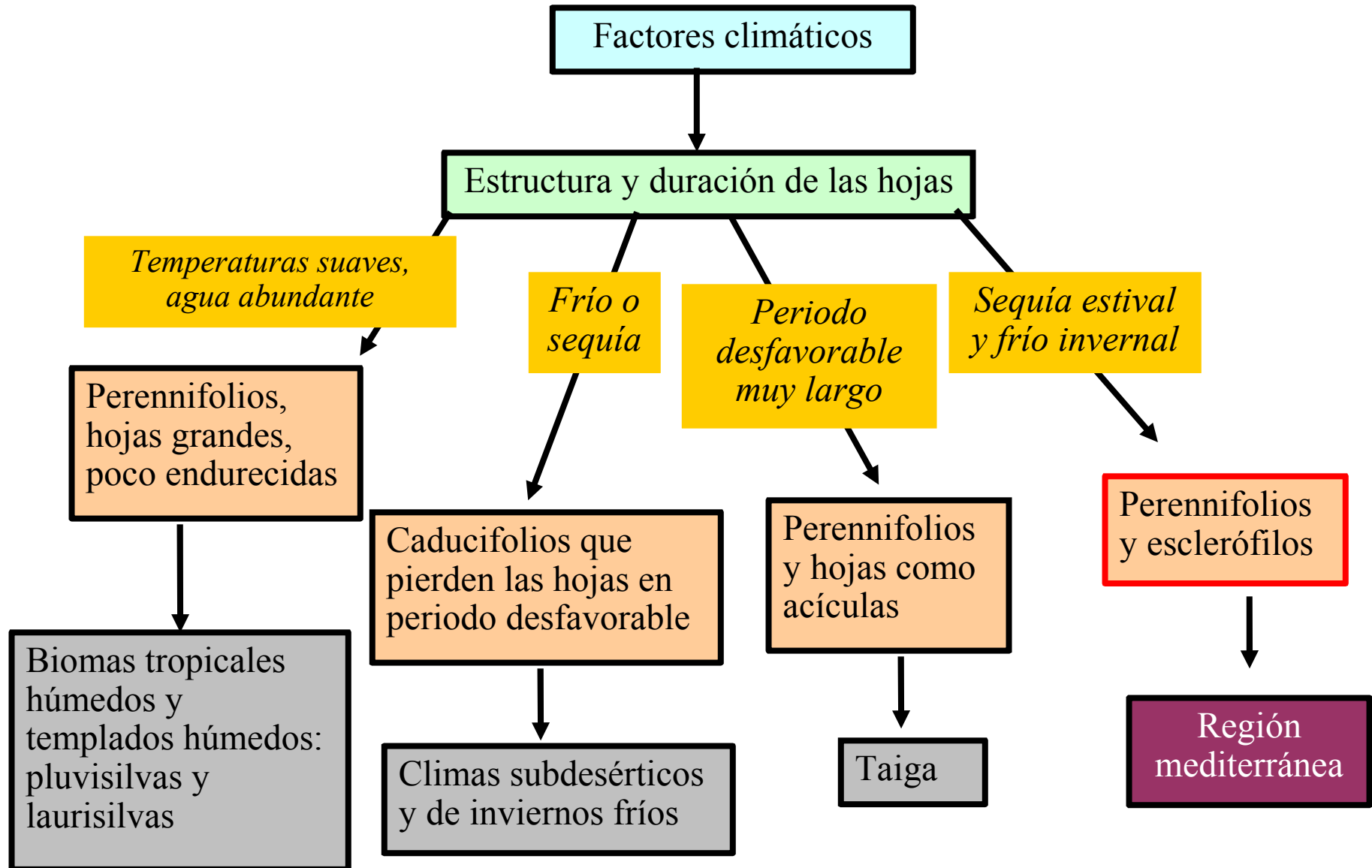
Adaptaciones a regenerarse por rebrotes





DiCASTRI (1981)

7.3. Las formaciones esclerófilas mediterráneas: características funcionales



El carácter perennifolio permite iniciar la actividad en el momento que las condiciones desfavorables desaparecen:

En experiencias de laboratorio, se demuestra la rápida respuesta de la vegetación: se empieza a fotosintetizar 10 minutos después de un riego al que precede un largo periodo de sequía.



Las plantas mediterráneas deben soportar una amplia variedad de condiciones climáticas



Diseño estructural de la hoja especialmente resistente.

- Textura rígida, dura y coriácea (*escleromorfa*), resistente a la fractura, debido al engrosamiento de las cutículas y paredes externas de la epidermis
- * Mesófilo denso y parénquima en empalizada bien desarrollado
- * Materiales estructurales fuerte: ligninas y celulosas (abundancia de tejido de sostén)
- * Número reducido de estomas situados en oquedades y recubiertos por pelos

•Hojas poco propensas a perder agua por evaporación cuticular, controlan la transpiración por la apertura y cerramiento de los estomas, resisten mecánicamente la pérdida de agua y soportan temperaturas inferiores a 0°C sin sufrir daños. (son hojas “**todo-terreno**”).

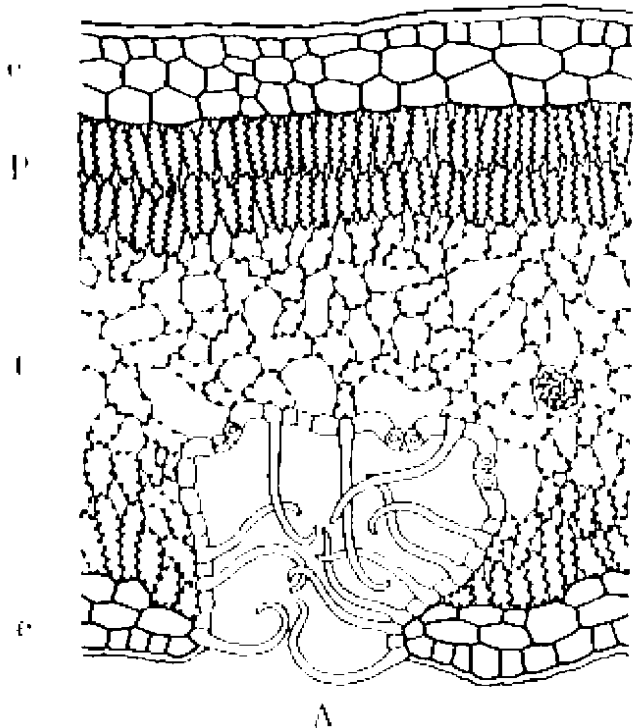


La transpiración y la captación de la luz:

El control de la pérdida de agua es doble

* **La cutícula gruesa actúa como aislante**, combinado con una **baja densidad de estomas**

- En una hoja normal el área ocupada por estomas es de 0,5-1,5%
- En una hoja esclerofila es de 0,2-0,5%.



Bajo la epidermis del haz hay una capa de células *en empalizada* sobre la que recae casi todo el peso de la producción de carbohidratos

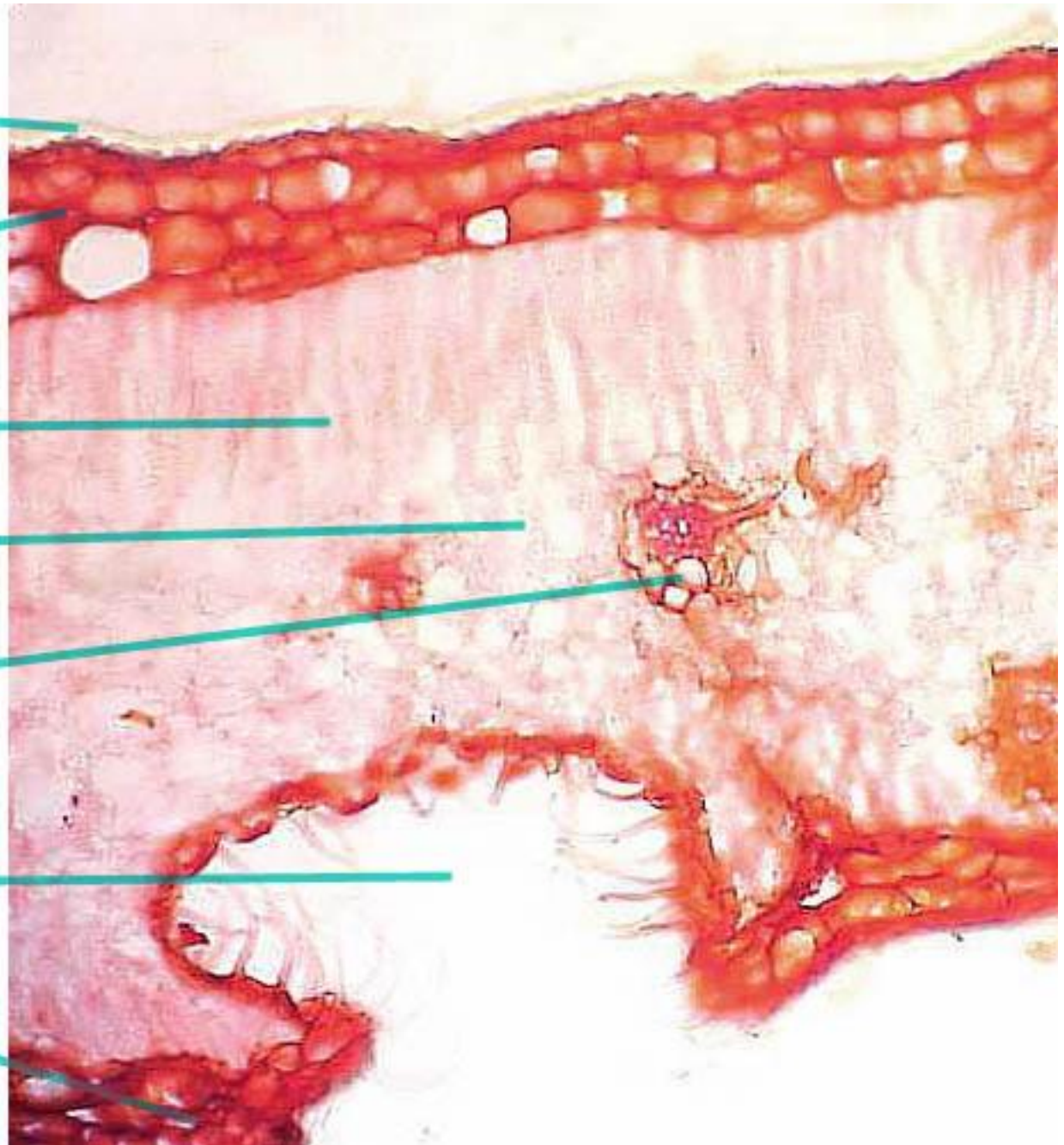
Cera
epicuticular
Epidermis
pluriestratificada

Parénquima en
empalizada
Parénquima
esponjoso

Haz vascular

Cripta con
estomas y pelos

Epidermis
inferior



* **La dureza estructural permite pérdidas de agua importantes** sin provocar daños:

- En plantas normales la pérdida del 30 % del agua foliar produce daños
- En las esclerófilas se puede llegar al 70 % (también les permite resistir t^a bajas de hasta -10°C)



* **La capacidad fotosintética es relativamente baja:** Se limita la entrada de CO_2 por los estomas

-En hojas normales, tasas fotosintéticas: $15\text{-}40 \text{ mg CO}_2/\text{ dm}^2/\text{ h}$ y el sistema fotosintetizador no se satura por el exceso de luz

-En hojas esclerófilas, tasas fotosintéticas $4,5 - 16 \text{ mg CO}_2/\text{ dm}^2/\text{ h}$ y el sistema fotosintetizador se satura con la luz ambiental.

*Sin embargo **el balance anual está compensado:** en el primer caso se fija más pero durante menos tiempo, al contrario que en el bosque esclerófilo.

* En conjunto el **problema** para los vegetales mediterráneos es: que les sobra luz y les falta agua.

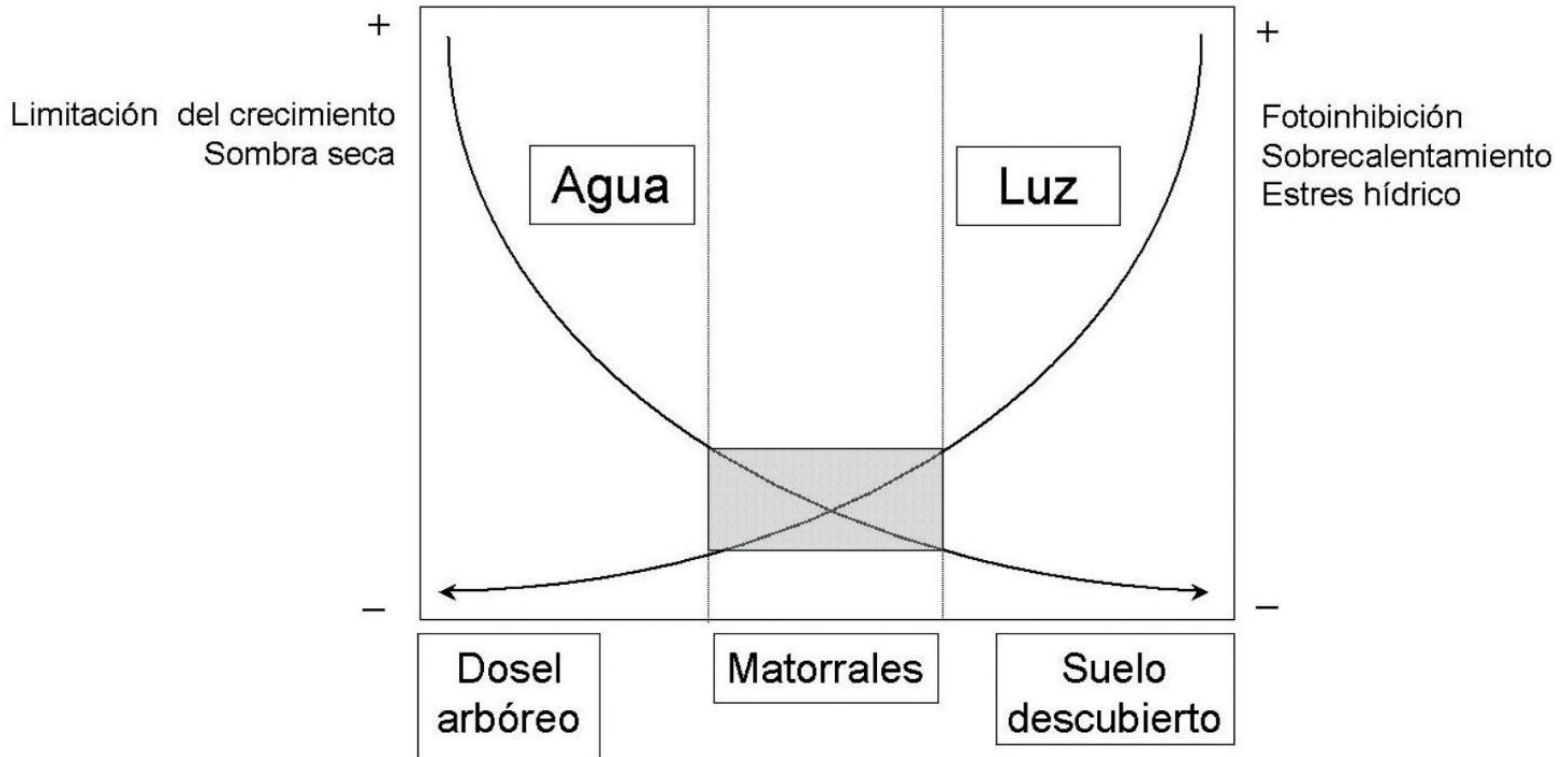


Figura 13.2. Gradiente de recursos opuestos. Agua y luz constituyen dos recursos esenciales para la vida vegetal que en los ambientes mediterráneos, caracterizados por una fuerte sequía estival, rara vez coinciden espacialmente. En un extremo, los ambientes umbrosos generados por la cobertura arbórea, si bien son comparativamente más húmedos que las zonas descubiertas de vegetación, pueden limitar el crecimiento de las plantas debido a la escasez de luz o provocar fenómenos como la sombra seca. En el extremo opuesto, en los sitios descubiertos la ausencia de agua limita la utilización de la abundante radiación disponible, convirtiéndose la luz en un factor de estrés. Sin embargo, en este gradiente los matorrales aparecen como un punto intermedio donde el conflicto de requerimientos de luz y agua se ve minimizado. En ambientes mediterráneos, por tanto, los matorrales constituyen los mejores microhábitats para la supervivencia y el crecimiento de las plantas.

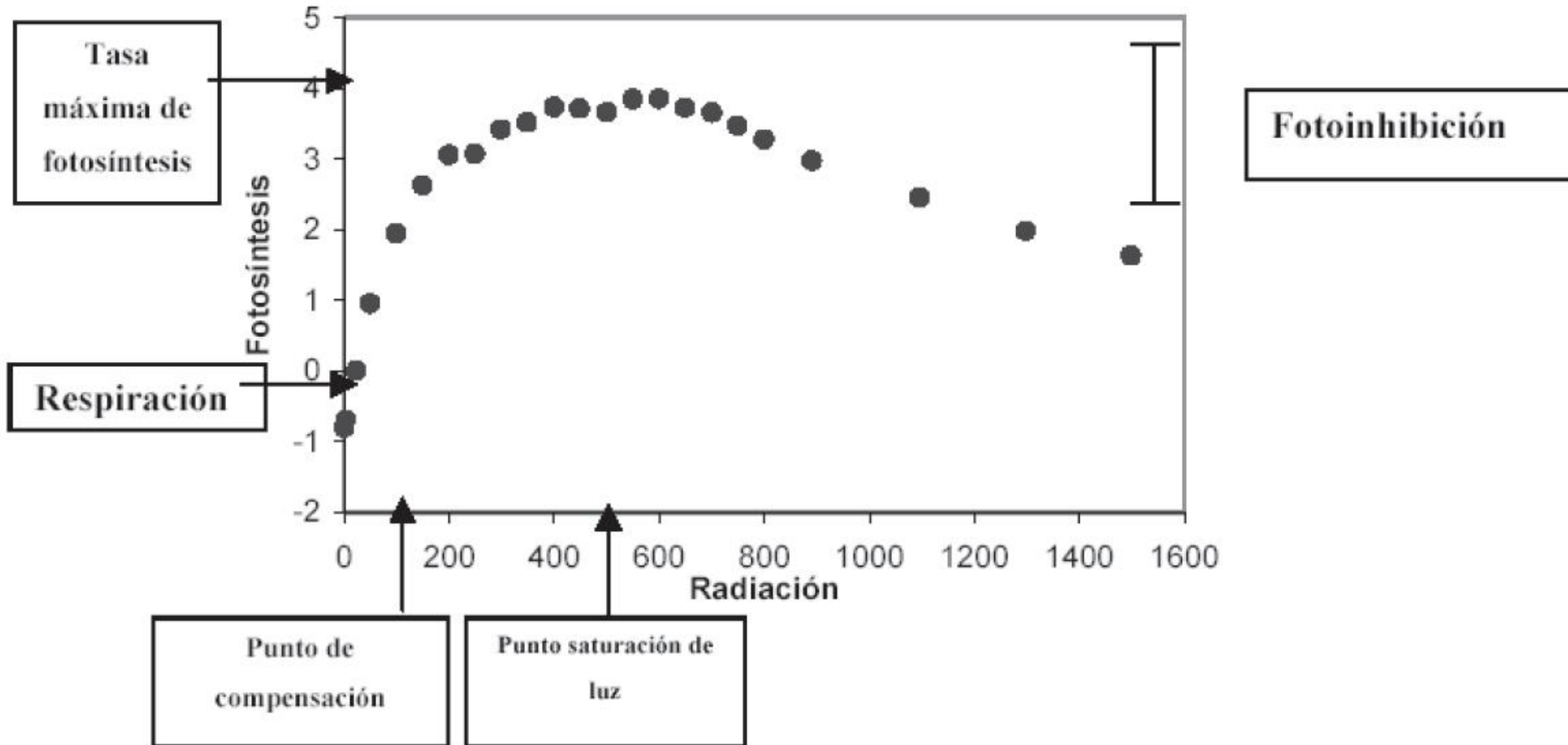


Figura 1. Respuesta de la tasa de fotosíntesis neta (mmoles CO₂ m⁻² s⁻¹) con la radiación (mmoles de fotones m⁻² s⁻¹) y los parámetros que se obtienen de esta respuesta que nos informan del estado de la planta.

El coste estructural:

- *Las hojas esclerófilas tienen un elevado peso específico, alto contenido en materia orgánica por unidad de superficie (entre 20-40 mg /cm²; un vegetal normal < 10 mg/cm²).
- *Es una estructura difícil y cara de construir y difícil de amortizar. Construir 1 g de hoja esclerófila representa un coste energético equivalente a 1,7 g de glucosa.
- *Cuando algo es caro y poco productivo debe durar mucho, por eso los vegetales esclerófilos son perennifolios. La **economía del carbono** también desaconseja invertir los recursos acumulados en la producción continua de hojas nuevas
- *Las hojas esclerófilas son relativamente pobres en nutrientes esenciales, así que son poco costosas de construir en el aspecto nutricional. Pero también son difíciles de descomponer.
- *Los ecosistemas del bioma mediterráneo son poco exuberantes y productivos comparados con otros de clima más cálido y húmedo como los tropicales. **Funcionan a un ritmo más lento.**



La biomasa:

Es la cantidad de materia orgánica acumulada por un ecosistema (se expresa en unidades de peso por superficie y por tiempo). Es un indicador del grado de complejidad de un ecosistema.

*Los factores climáticos y también los edáficos (la disponibilidad de nutrientes) se relacionan con la cantidad de biomasa que genera un ecosistema.

Sistemas
forestales
templados



**Bioma
Mediterráneo**



Desiertos

*En el ambiente mediterráneo, cuando se superan los 400-500 mm anuales de precipitación, domina la vegetación arbórea. Por debajo domina la arbustiva.

*En las **formaciones arbustivas** se miden valores de biomasa inferiores a 1 t/ha (de materia seca) en la transición hacia el desierto, y de 50-60 t/ha en condiciones cercanas a las que permiten el desarrollo de bosques.

*En los escasos **bosques** mediterráneos que existen bien conservados (sin explotar) se miden valores de 300 t/ha, similares a bosques de otros biomas. A **formaciones arbustivas** no explotadas se le podrían atribuir como máximo valores de 100 t/ha

*El bosque mediterráneo puede tener altos valores de biomasa pero su **producción** es baja, y la renovación de la biomasa más lenta que en otros biomas.

* No se conocen muchos datos sobre la **biomasa subterránea** que debe ser bastante importante:

Por ejemplo, en encinares con 170 t/ha de biomasa aérea, la biomasa radical alcanza 70 t/ha, lo que supone un 40% de la biomasa aérea y un 30% de la biomasa total del ecosistema

La economía hídrica

•La combinación de la sequía junto a las altas temperaturas en la época estival son, con diferencia, los condicionantes más importantes para las plantas mediterráneas.

En el Mediterráneo se encuentran distintos tipos de estrategias:

- caducifolios invernales
- esclerófilos perennifolios
- caducifolios estivales

Los primeros viven en los hábitats más húmedos del bioma. Su estrategia se orienta más a tolerar el frío invernal.

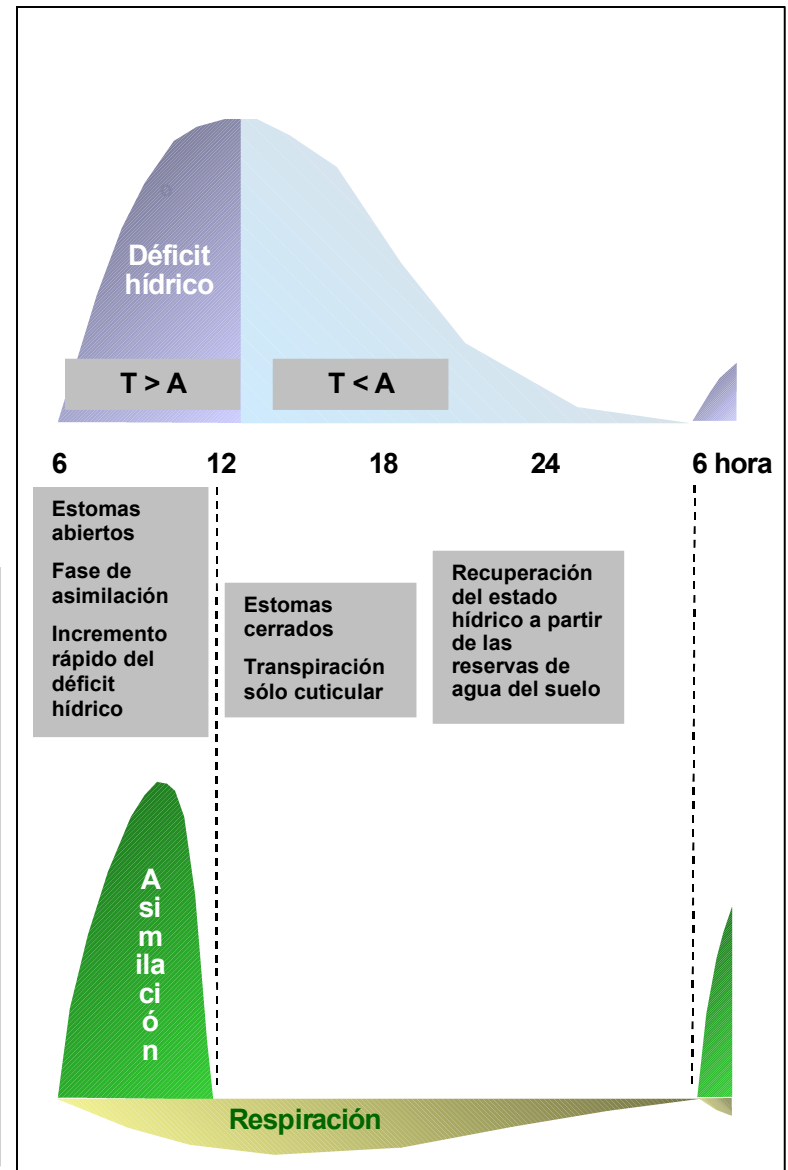
Los otros dos tipos se corresponden con estrategias relacionadas con la economía del agua. Estas estrategias se corresponden con dos patrones **fenomorfológicos**:

- plantas **isomorfas** (mantienen biomasa transpiradora todo el año)
- plantas **heteromorfas** (la reducen durante el verano)



Los esclerófilos perennifolios viven en hábitats que se pueden considerar como típicos del bioma (sequía estival y frío moderado en invierno). En este caso la sequía se afronta con adaptaciones morfológicas y fisiológicas de la plantas, por ejemplo con mecanismos eficientes para cerrar y abrir los estomas, lo que permite regular el flujo de agua: su actividad se limita a las horas más frescas del día.

Evolución diaria de la actividad vegetal de una planta esclerófila, un día de verano; al avanzar la estación seca, la fase de asimilación se acorta porque las condiciones hídricas se tornan limitantes cada vez más deprisa.



Los **caducifolios estivales** controlan la transpiración eliminando total o parcialmente las hojas durante el estío.

Hay **estrategias intermedias** que consisten en la reducción del área foliar por pérdida de una parte de las hojas o por sustitución de las hojas invernales por otras de características más xeromórficas. Esto último se consigue, en caméfitos, mediante la alternancia de ramas cortas o *braquiblastos* o ramas largas o *dolicoblastos*, las primeras con hojas más reducidas, endurecidas y con menor capacidad fotosintética

Este **dimorfismo** estacional permite aunar los dos mecanismos de control hídrico:

*Lepidium
subulatum*



- reducción de la transpiración por disminución de superficie foliar
- por aumento del control fisiológico de las hojas

Un encinar con una precipitación anual de 870 mm, evapotranspira el 54 % del agua de precipitación (unos 469 mm).

Si la precipitación es de 500 mm evapotranspira el 80 % (unos 464 mm) → PONE DE MANIFIESTO LA MÍNIMA APORTACIÓN DE AGUA REQUERIDA PARA FUNCIONAR

•La pérdida de agua (por evapotranspiración) de una misma comunidad arbustiva puede variar entre 250 y 300 mm/año bajo situaciones de precipitación de 300 y 1.300 mm anuales, respectivamente



Producción

• Los ecosistemas mediterráneos se caracterizan por su baja producción primaria global y por bajas tasas de renovación de biomasa. Los bosques y formaciones arbustivas mediterráneas funcionan **lentamente**, como **motores de bajo consumo y bajo rendimiento**.

• Algunos datos:



Producción primaria neta aérea

-pluvisilva	20 t /ha/año
-bosque templado caducifolio	12 t /ha/año
-bosque mediterráneo	5 t /ha/año
-matorral mediterráneo	3 t /ha/año

Economía del carbono :

- El periodo óptimo para la asimilación es la **primavera** (actividad metabólica no está restringida ni por la falta de agua ni por las bajas temperaturas)
- Durante el verano muchas especies reducen su tasa de asimilación para mantener el *estatus* hídrico. El otoño es también un periodo favorable y en invierno pueden reducir de nuevo su actividad metabólica hasta niveles basales (frío)
- La demanda de carbono varía a lo largo del año y no siempre de forma paralela a la tasa de asimilación; aunque es máxima en primavera y mínima en invierno, en verano también puede llegar a ser muy alta por el desarrollo de los frutos o simplemente para cubrir las necesidades respiratorias
- Los procesos de almacenaje y movilización posterior de las reservas son energéticamente costosos, por lo que la planta no puede invertir de forma indiscriminada en la producción de nuevas hojas.
- El precio que han de pagar los vegetales mediterráneos por almacenar reservas conlleva una menor productividad a corto plazo, pero a su vez es una garantía de supervivencia en los periodos críticos o frente a perturbaciones
- La apuesta por la persistencia frente a la competitividad a corto plazo, condiciona los patrones de almacenamiento y uso de reservas en las plantas mediterráneas, y concuerda con la baja capacidad fotosintética, alto coste de construcción de las hojas, y elevada longevidad de éstas

Descomposición

- Determina la velocidad de retorno de los elementos en forma inorgánica, para volver a estar a disposición de los vegetales.

- Es un proceso complejo en el que intervienen hongos y bacterias del suelo y toda la fauna edáfica que se alimenta de restos vegetales.



- En los ecosistemas mediterráneos el proceso de descomposición es relativamente lento, debido a la escasez de agua que limita la actividad de los descomponedores y a la resistencia estructural de los restos de los vegetales esclerófilos.

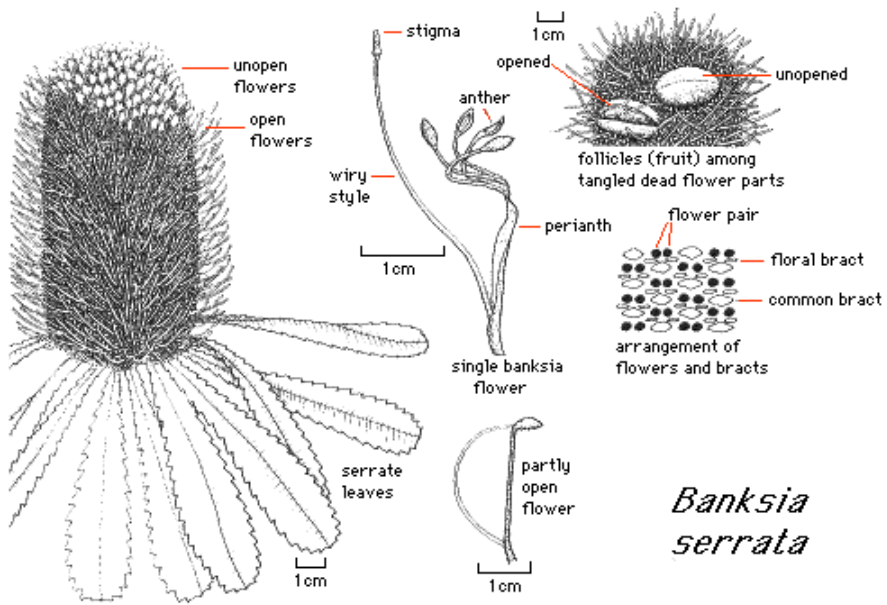
- En las zonas más áridas del mediterráneo la fauna edáfica (“cortadora” del material vegetal) presenta un máximo invernal y un mínimo estival.

- En las zonas más húmedas se presentan dos máximos: primavera y otoño (activación térmica/hídrica). La sustitución bacteriana a lo largo del tiempo facilita la descomposición.

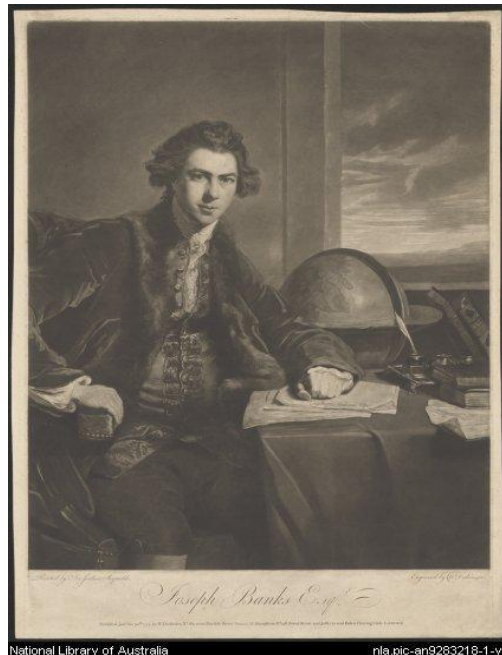
- La esclerofilia va acompañada de la formación de hojas ricas en materiales estructurales (ligninas), pero muy pobres en nutrientes: La hojas de encina (*Q. ilex*) contienen poco más del 1,1% de N; una hoja de haya (*Fagus sylvatica*), 2%.

Economía de nutrientes

- El **ciclo interno** de nutrientes consiste básicamente en: absorción por los vegetales, movilización hacia las partes nuevas de la planta, retención en dichas partes, retorno al suelo a través de la hojarasca y posterior descomposición (ESCUDERO & MEDIAVILLA, 2003).
- El **ciclo externo** engloba entradas y salidas, asociadas a la precipitación y a la escorrentía.
- En el área mediterránea, ambos ciclos están ralentizados, tanto por la falta de agua como por la baja velocidad de descomposición.
- Puede haber nutrientes limitantes (N y/o P). En estos casos pueden existir mecanismos de control de nutrientes como la **retranslocación**. Los vegetales mediterráneos reciclan por este método hasta el 70% de nutrientes esenciales (ericáceas) y hasta el 90% del P (*Banksia*).
- En condiciones de gran oligotrofía del suelo y baja descomposición, el fuego actúa como movilizador de nutrientes.



Banksia serrata

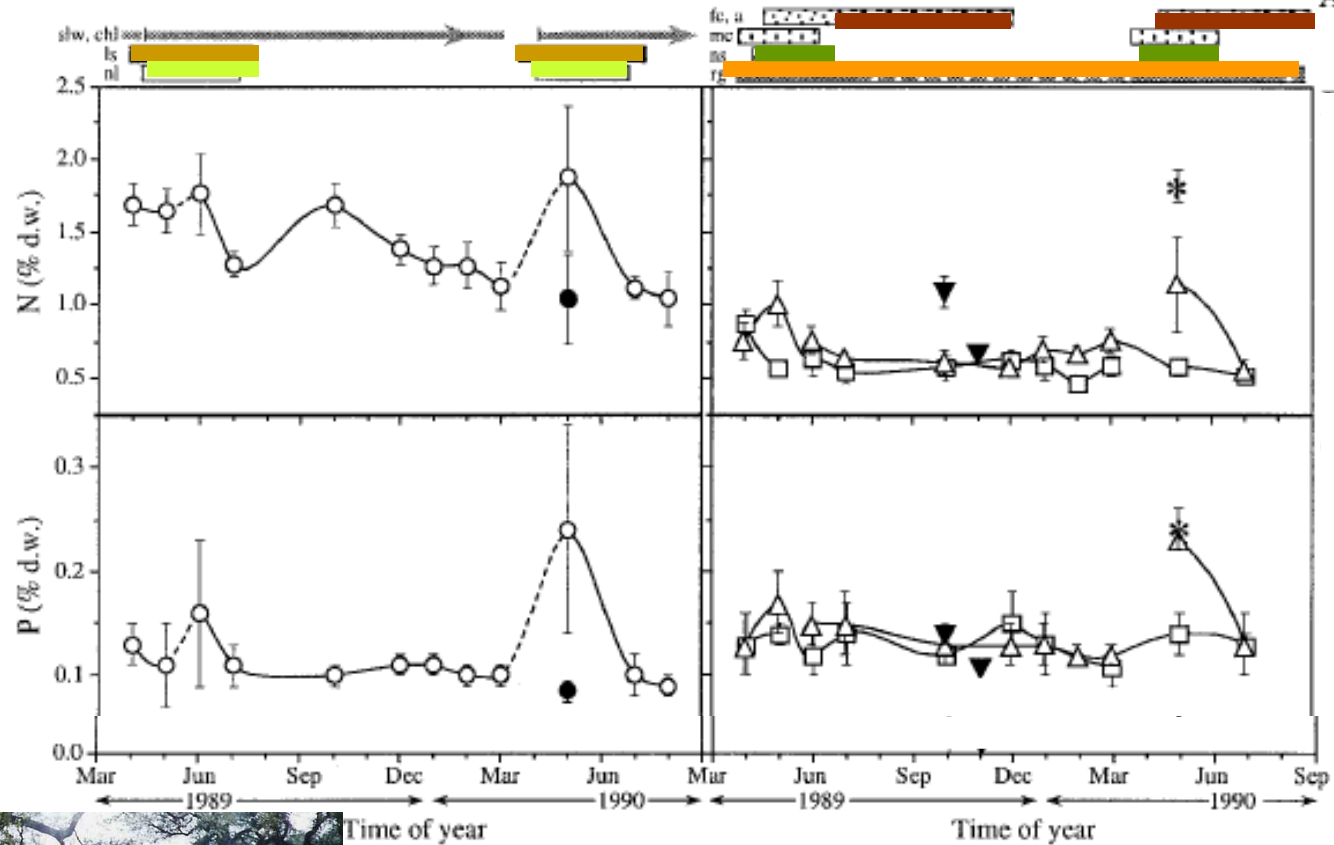




Banksia coccinea
Ledge Beach, Albany
Oct. 2004

- En suelos pobres en nutrientes, resulta más ventajoso para la planta absorber los nutrientes rápidamente y almacenarlos internamente, de manera que no estén disponibles para los competidores o expuestos a la pérdida por lavado
- Además, las plantas pueden promover la retranslocación de los nutrientes y presentar tejidos longevos con alta eficiencia en el uso de los nutrientes, como hojas muy duraderas
- La obtención de nutrientes está muy condicionada por disponibilidad de agua en el suelo, pero las demandas de agua y nutrientes por la planta varían de forma relativamente independiente
- Ejemplos:
 - **Alcornoque (*Quercus suber*):** Las hojas pueden transferir nutrientes a los frutos varios meses antes de la senescencia, y mantener su funcionalidad hasta entonces. Los nuevos brotes y hojas pueden recibir aportes nutricionales importantes de reservas acumuladas en el árbol
 - **Encina (*Quercus ilex*):** 48% del N utilizado en la formación de nuevas estructuras procede de hojas de un año, hojas senescentes y ramas, y las ramas finas pueden proporcionar reservas fácilmente movilizables de P, K y Ca

Fig. 1 Seasonal variation of phenological events (A) and tissue nutrient contents (B–F) in cork-oak. **A** Phenological events (see Oliveira et al. 1994): *ls*, leaf shedding; *nl*, new leaf emergence; *fc*, female catkins, *mc*, male catkins; *a*, acorns; *ns*, new stems emergence; *rg*, radial growth (dashed line indicates slower growth). The general trends of specific leaf weight – *slw*, and chlorophyll content – *chl*, are also shown; the *arrows* indicate the seasonal increment. **B–F** Nutrient contents in leaves – *L* (○), current-year stems – *So* (△), and previous-year stems – *St* (□). Some values are also shown for male catkins (*), acorns (▼), and shed leaves (●). Each point is the average of seven trees, and *vertical lines* indicate standard deviations. *Dashed lines*



Nitrogen



Time of year

Time of year

Los vegetales mediterráneos presentan mecanismos para el control y reciclado de nutrientes:

- las hojas presentan un bajo contenido en nutrientes
- elevada tasa de retranslocación
- coincidencia de la época de caída de las hojas con la producción de la nuevas
- alta concentración de nutrientes en el tronco o en la corteza
- tejidos y estructuras de vida larga pueden actuar como almacenes de nutrientes (raíz, lignotubérculo)



7.4. Bibliografía

- ALLEN, H. 2003. Response of past and present Mediterranean ecosystems to environmental change. *Progress in Physical Geography*, 27(3): 359–377.
- ARROYO, J.; CARRIÓN, J. S.; HAMPE, A. Y JORDANO, P. 2004. La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales. En, VALLADARES, F. (ed.): *Ecología del bosque Mediterráneo un mundo cambiante*, pp. 27-68. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente). Madrid.
- BLONDEL, J. & ARONSON, J. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, Oxford (UK).
- COMES, H. P. The Mediterranean region – a hotspot for plant biogeographic research. *New Phytologist*, 164: 11-14.
- DAVIS MB. 1976. Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests. *Geoscience and Man*, 13: 13-26.
- DI CASTRI, F. Mediterranean shrublands of the world. 1981. In: F. DI CASTRI, D.W. GOODALL, & R.L. SPECHT (eds.). *Ecosystems of the World 11: Mediterranean-type Shrublands*. Elsevier Scientific Publishing Co. Amsterdam, The Netherlands. 643 pp.
- ESCUADERO, A. & MEDIAVILLA, S. 2003. Dinámica interna de los nutrientes. *Ecosistemas* 2003/1 (URL: www.aeet.org/ecosistemas/031/investigacion7.htm)
- HERRERA, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist*, 140: 421–446.
- HEWITT, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 247-276.
- HEWITT, G.M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, 10(3): 537-549.
- LOPEZ PUJOL, J. 2005. *Estudis de diversitat genètica d'espècies endèmiques i/o amenaçades de la Mediterrània occidental*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.

- MÉDAIL F & QUÉZEL P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conservation Biology*, 13: 1510-1513.
- OLIVEIRA, G. MARTINS-LOUÇÃO, M.A., CORREIA, O., CATARINO, F. 1996. Nutrient dynamics in crown tissues of cork-oak (*Quercus suber* L.) . *Trees*, 10: 247–254.
- PALACIO, S. 2006. Fenomorfología y estrategias funcionales de los principales tipos de caméfitos leñosos mediterráneos del Prepirineo. *Pirineos*, 161: 159-170.
- PALAMAREV, E. 1989. Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Systematics and Evolution* 162: 93–107.
- QUERO, J. L., MARAÑÓN, T. & VILLAR, R. 2004. Tasas de fotosíntesis en plántulas de alcornoque y roble en distintos microsítios dentro del sotobosque. *Almoraima*, 31: 101-110.
- REY BENAYAS, J.M., ESPIGARES, T. & NICOLAU, J.M. 2003. *Restauración de Ecosistemas Mediterráneos*. Colección Aula Abierta, 20. Servicio de Publicaciones. Universidad de Alcalá.
- SUC, J.P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307: 409–432.
- THOMPSON, J.D. 2005. *Plant Evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press.
- TIRADO, R. 2003. Interacciones positivas entre plantas: Mecanismos y consecuencias. *Ecosistemas*, 12(2), Mayo 2003 (<http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=219>)
- VALLADARES, F. 2007. El hábitat mediterráneo continental: un sistema humanizado, cambiante y vulnerable. Pp. 219-239, en: PARACUELLOS, M. (Ed.) *Funcionamiento, Biodiversidad y Conservación de los Ambientes Mediterráneos*. Colección Medio Ambiente. Instituto de Estudios Almerienses (Diputación de Almería). Almería.
- VARIOS AUTORES. 1993. 5. *Mediterrànies*. Biosfera. Enciclopedia Catalana. Barcelona.
- VERDÚ, M. & GARCÍA FAYOS, P. 2002. Ecología reproductiva de *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): un anacronismo evolutivo en el matorral mediterráneo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 57-65.
- VERDU, M., DÁVILA, P., GARCÍA-FAYOS, P. FLORES-HERNÁNDEZ, N. & VALIENTE-BANUET, A. 2003. ‘Convergent’ traits of mediterranean woody plants belong to pre-mediterranean lineages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78: 415–427.