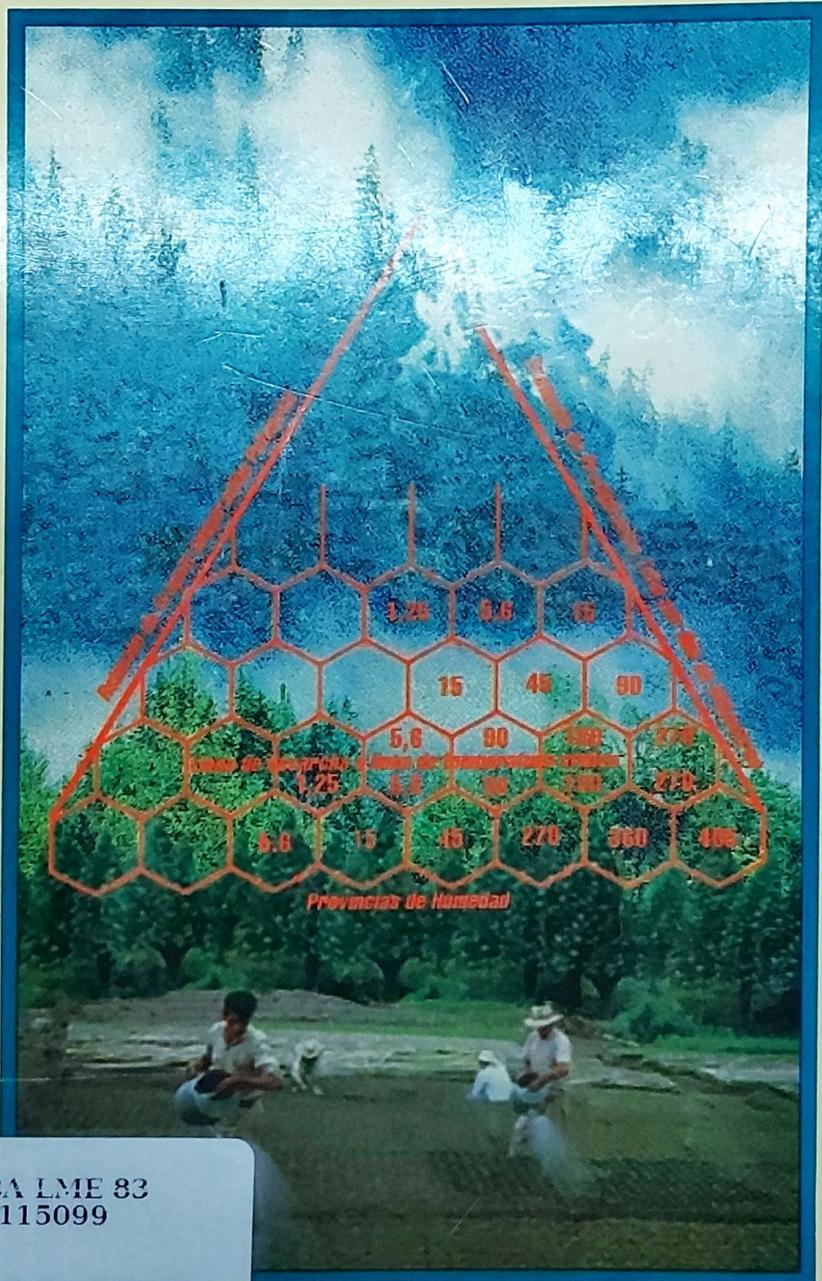


ECOLOGIA

basada en zonas de vida

Leslie R. Holdridge



HCA LME 83
115099



115099

ECOLOGIA

basada en zonas de vida

115099
115099

© Leslie R. Holdridge.
© para esta cuarta reimpression, Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA), 1996.

Traducción de la primera edición revisada de LIFE ZONE ECOLOGY.

Primera reimpression 1979
Segunda reimpression 1982
Tercera reimpression 1987
Cuarta reimpression 1996

Derechos reservados. Prohibida la reproducción total o parcial de este libro sin la autorización escrita del IICA.

La edición y la impresión de este libro fueron realizadas por el Servicio Editorial y la Imprenta del IICA. Olman Trigueros diseñó la portada.

Holdridge, Leslie R.

Ecología basada en zonas de vida / Leslie R. Holdridge.
4a reimpression. — San José, C.R. : Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, 1996, c1978.

216 p. ; 23 cm. — (Colección Libros y Materiales Educativos/ IICA; no. 83)

ISBN 92-9039-131 6

1. Zonificación ecológica. I. Título. II. Serie.

AGRIS
F40:L20

Dewey
581.5
591.5

0.1 10369

Colección Libros y Materiales Educativos No. 83

La Colección Libros y Materiales Educativos tiene como fin contribuir al desarrollo agrícola en las Américas.

Noviembre, 1996
San José, Costa Rica



CONTENIDO

	Página No.
INTRODUCCION	ix
CAPITULO 1. LA ZONA DE VIDA, 1	
La selección de una unidad básica en ecología	1
La agrupación de unidades básicas	2
Primeros intentos de clasificación	5
Consideraciones sobre los primeros intentos de clasificación	6
La clasificación de las zonas de vida de Holdridge	8
CAPITULO 2. EL DIAGRAMA DE LAS ZONAS DE VIDA, 13	
Introducción	13
Calor	15
Ambitos altitudinales y latitudinales de las zonas de vegetación	22
Precipitación	23
Humedad	25
Determinación de la zona de vida con datos climáticos	26
CAPITULO 3. LA ASOCIACION, 29	
División de una zona de vida en asociaciones	29
El concepto de asociación	32
Clases de asociaciones	33
Los nombres de las asociaciones	37
Métodos de descripción de las asociaciones	39
La actividad animal en las descripciones de las asociaciones	48
Los nichos de las asociaciones	49
Datos fisonómicos necesarios para estudiar las asociaciones y sus subdivisiones	52

CAPITULO 4. SUCESION, 54

Definición	54
Sucesión evolutiva	54
Sucesión primaria	57
Sucesión secundaria	61
Sucesión y manejo de la tierra	64
Necesidades de futura investigación	66

CAPITULO 5. EL SUELO, 69

El suelo como parte del ecosistema	69
Intentos para desarrollar sistemas de clasificación de los suelos	70
Series de suelos	72
Tipos de suelos	72
Correlación de los suelos con la vegetación	73
Correlación entre las clasificaciones de varias disciplinas	74
Suelos zonales	75
Envejecimiento de los suelos	76
Productividad	78

CAPITULO 6. LA ATMOSFERA, 80

Composición del aire	80
Densidad y altura de la atmósfera	80
Contenido de vapor de agua en la atmósfera	81
Otras condiciones atmosféricas	88

CAPITULO 7. EL AGUA, 90

El agua, elemento esencial para la vida	90
Mediciones e intentos de medir los movimientos atmosféricos del agua	91
Transpiración	95
Evapotranspiración potencial	98
Nomograma de movimientos de agua en asociaciones climáticas	101
Uso del nomograma	106
Cálculo de movimientos de agua de otras clases de asociaciones	107

CAPITULO 8. ECOLOGIA HUMANA, 111

El nicho original del hombre en los climas cálidos	111
Extensión del área del hombre	112
Desarrollo de un sistema separado de ecología humana	113
La explosión de la población	117
La crisis de superpoblación que se avecina	119
Territorialidad	121
El Futuro	122

CAPITULO 9. PLANIFICACION DEL USO DE LA TIERRA, 124

Métodos del uso de la tierra de poca significación en la historia primitiva del hombre	124
Factores que afectan el uso de la tierra	125
Efectos del exceso de población	126
Divisiones principales en el uso de la tierra	128
Uso real versus uso potencial	131

CAPITULO 10. PRODUCTIVIDAD, 133

Definiciones	133
Discusión de los tres métodos de medir productividad	135
Método de tasar la productividad basada en la cosecha	137
Uso de la información sobre productividad	139
Los tres sistemas principales del uso de la tierra	140
Comparaciones entre la productividad basada en la cosecha y la productividad natural básica	141
Equilibrio entre el crecimiento de la población y la productividad	142

BIBLIOGRAFIA 145

APENDICE A. EQUILIBRIO DE EVAPOTRANSPIRACION EN UNA ASOCIACION DE CHAPARRAL NUBLADO DE LA COSTA DEL PERU 151

APENDICE B. ALGUNOS ASPECTOS DE LA VEGETACION NATURAL Y DE LA UTILIZACION REAL DE LA TIERRA EN ALGUNAS ZONAS DE VIDA DE LAS REGIONES TROPICAL Y SUBTROPICAL AMERICANAS: ESTUDIO FOTOGRAFICO COMPARATIVO por Joseph A. Tosi, Jr. 159

INTRODUCCION

Como una fracción del cielo azul brillante, impulsándose erráticamente a través del bosque, una mariposa *Morpho* de amplias alas, desciende y se levanta rápidamente, entre variadas sombras de los verdes contornos del follaje. Abajo, sobre las hojas caídas y los sectores descubiertos del suelo húmedo, también llama la atención la pequeña *Dendrobates*, una rana saltarina color rojo brillante, de zancas azul oscuro. Alrededor, los árboles, en su mayoría de corteza gris y lisa, se levantan por entre la espesa sombra; algunos exhiben proporciones majestuosas, con sus troncos de enormes aletones laminares, formando ángulo con las bases; otros, de fustes cilíndricos o angulosos, desaparecen entre la masa general del dosel superior. Árboles grandes y pequeños de sólo pocos metros de altura; palmas con fustes largos y esbeltos, apoyadas sobre una masa de raíces fúlcreas, unas altas, otras bajas, a veces rectas, a veces arqueadas; palmas enanas, arbustos; heliconias con hojas semejantes a las del banano; brinzales de alguna leguminosa con hojas pinnadas; altos y robustos jenjibres silvestres, y uno que otro helecho arborescente de tronco llamativamente marcado por cicatrices foliares; todo este conjunto enmarca la visión de quien sigue la ruta de *Morpho*.

Pero esto representa sólo el entramado. Lianas de variadas proporciones cuelgan cerca de los troncos o suben arrollándose en los fustes de sus vecinos. Troncos, aletones, bejucos y trozas desplonadas soportan un variado surtido de epífitas, desde delicados musgos y líquenes, pasando por helechos, orquídeas y aráceas, hasta colosales bromelias o epífitas arbustivas. Al suelo lo cubren algunas hojas, pocos helechos y otras herbáceas esparcidas; pero arriba, las ramas altas están profusamente adornadas con vegetación epifítica.

Como ocurre en una gran ciudad, hay mucho por ver, pero sólo una porción de la vida y de las actividades de los seres vivos son evidentes a primera vista. Sobre la copa de un arbolillo se posa un grupo de loros roncós y veloces, y luego desaparece como por encanto al camuflarse inmediatamente en el follaje. Desde el grave silencio del ambiente llegan al oído sonidos musicales o desafinados de pájaros e insectos invisibles. Hormigas gigantes hacen su trillo sobre los

troncos caídos, mientras que los grillos y los saltamontes aparecen por momentos durante sus saltos discontinuos. La mayoría de los mamíferos, las serpientes, las ranas arbóreas y algunas mariposas permanecen inmóviles después de sus correrías nocturnas. Muy cerca, los arroyos tranquilos, de orillas fangosas abundan en peces, crustáceos y otras formas de vida, pero sólo se ve una tortuga que toma el sol sobre un tronco.

Completamente fuera del alcance de la vista, existe un enjambre de otras variadas formas de vida: en los troncos podridos, sobre el envés de las hojas, en el suelo y debajo de la corteza desprendida de algunos árboles maduros. En el interior de las estructuras biológicas, la savia y la sangre siguen su curso, translocando materias primas y transformándolas en crecimiento y energía.

Aquí, en el bosque tropical muy húmedo e inalterado, la presión de la vida parece abrumar por su abundancia. El hombre solo en este ambiente, se siente deprimido e intimidado por la multitud de extrañas formas vivientes. Como el campesino cuando por primera vez visita la ciudad, aquí el hombre es absorbido por la cohesividad de las fuerzas y la compleja organización, y no logra apartar de sí el sentimiento de ser un extraño, un intruso.

Desde luego que existe una base real, causante de esa impresión de fuerza cohesiva y de organización. Cada especie ocupa su nicho en la comunidad o conjunto de organismos. Algunos animales devoran otras formas biológicas y, aparentemente, no contribuyen en nada a la comunidad; sin embargo, ellos son parte de las fuerzas balanceadas que mantienen el equilibrio en la asociación. Pero el equilibrio no es estático, sino más bien un promedio alrededor de un estado de condiciones balanceadas. El conjunto de organismos que ocupa un sector puede variar en pocos minutos, y entrar en escena un reparto de actores diferentes; si uno se mueve unos pocos metros, verá otro cuadro distinto de especies. Pasan los meses y los años; el número de individuos de algunas especies aumenta o disminuye, produciendo un desequilibrio temporal sobre una parte de las fuerzas biológicas, hasta que otros factores de la comunidad reaccionan y restituyen el equilibrio perdido.

En estas condiciones, no es posible tomar ningún período de tiempo, ningún sitio del espacio, para representar la asociación de manera precisa. Únicamente puede obtenerse una idea global del conjunto de la comunidad, del mismo modo que un tendero estima el peso de un artículo, mirando su balanza cuando todavía la aguja está en movimiento.

En las comunidades del Bosque muy Húmedo Tropical, en donde hay agua abundante y la temperatura es alta todo el año, la vida alcanza una diversidad excesiva y las interrelaciones son muy complejas. Recorriendo la superficie del planeta, se encontrarán otras comunidades de fisonomía totalmente diferente. La estructura es más sim-

ple y el número de especies es menor, a medida que se viaja hacia las áreas con nieves perpetuas o hacia los desiertos.

¿Cuáles son las relaciones entre los organismos de una comunidad y las de las comunidades entre sí? ¿Existen leyes y principios que controlen el *modus vivendi* de las comunidades naturales? . ¿Existen patrones definidos de comunidades y relaciones entre las diversas comunidades de la tierra? . ¿Cómo se desarrollaron? . Estas y otras preguntas se hace el ecólogo cuando estudia las comunidades naturales.

Los estudios sobre la evolución demuestran que el desarrollo de las complejas comunidades actuales tomó un período bastante largo. La evolución ha operado como en las grandes ciudades del presente, que han sido construídas sin planes previos; ellas han tomado forma lentamente, de acuerdo con los materiales disponibles, con ajustes y reconstrucciones periódicas, y con el tiempo suficiente para ir ocupando todos los nichos o sectores vacantes. Hoy día sólo se puede trazar un esbozo general del proceso evolutivo de las asociaciones.

A partir de la materia prima o elementos químicos básicos, tanto de la atmósfera como de la capa de suelo derivada de la descomposición de la roca, y teniendo el agua como medio para la solución y el transporte de esos elementos, y el calor y la luz del sol como fuente de energía, la vegetación ha evolucionado de formas simples a cada vez más complejas, capaces de transformar esos elementos básicos y la luz solar en crecimiento y energía almacenada.

En forma paralela al aumento de la complejidad y a la especialización de las especies vegetales, ocurrió también el correspondiente desarrollo de la vegetación en su totalidad. Al principio los grupos de formas biológicas o comunidades vegetales eran relativamente simples, comprendían sólo algas, briofitos y líquenes. Todavía persisten esos tipos de comunidades simples en áreas de roca desnudadas por los glaciares, o permanecen por cortos períodos sobre suelo desnudo como el de los cortes de las carreteras.

Antes de finalizar el devónico, varios árboles primitivos como helechos arborescentes, pteridospermas, árboles de escamas y especies de Cordaitales, los precursores de las coníferas, habían evolucionado y crecían juntos en asociaciones boscosas de estructuras mucho más simples que la de los bosques actuales. Posteriormente dominaron el ambiente las cicadales y las coníferas, y, más adelante, cuando aparecieron las angiospermas o plantas con flores, se desarrollaron los bosques y las otras comunidades actuales.

La evolución de las plantas y de la vegetación como un todo, originó así uniones cada vez más complejas, capaces de transformar con mayor eficiencia la materia prima disponible, contando siempre con variadas combinaciones de calor, de luz, de humedad y de suelo. Después de cada paso evolutivo importante que haya tenido éxito, de cuyo resultado se originó un nuevo tipo de planta más eficiente, como en el caso de las angiospermas, probablemente siguió un pe-

río de evolución rápida, durante el cual aparecieron nuevas especies dominantes, fueron desplazadas las formas biológicas anteriores menos eficientes, y se ocuparon los nichos recién formados.

Actualmente, la vegetación de la tierra parece ser muy estable en relación con los procesos evolutivos, ya que desde hace mucho han venido afinándose las especies de las angiospermas, para llegar a las comunidades cerradas y estables, completamente adaptadas o en equilibrio con las condiciones ambientales de cada sitio. Los elementos de variados tipos que dominaron el ambiente en el pasado, han corrido suertes diferentes; unos se han eliminado de la lista de plantas vivientes, otros se han desplazado más de los sitios con ambientes favorables y, en algunos casos, a otros se les ha dejado ocupando nichos especiales, en los que todavía se desempeñan más eficientemente que cualquiera otra planta contemporánea.

Hipotéticamente, queda la posibilidad de que aparezca por evolución un nuevo tipo de planta más eficiente que las angiospermas; de esta manera, el hombre podría estudiar directamente la evolución de una vegetación nueva y el reemplazo de gran parte de la flora actual por formas de vida bastante diferentes.

Al tiempo que evolucionaba la vida vegetal, también lo hacían los animales; comenzando siempre con herbívoros, se desarrollaron largas y complejas cadenas de predadores para aprovechar el alimento original y la energía fijada por las plantas. Esas cadenas utilizan la energía fijada, tan extensa y completamente como sea posible, antes de que los elementos químicos utilizados en el proceso vital, regresen nuevamente al suelo y a la atmósfera, después de la muerte y descomposición de los seres vivos.

A pesar de que cada planta o animal tiene su lugar en el complejo ámbito de la vegetación o de las cadenas alimenticias animales, ningún sitio o comunidad está estática. Siempre están ocurriendo variaciones en el estado del tiempo que dan origen a inundaciones, sequías, huracanes y otros fenómenos. Estos producen interrupciones o dan origen a números anormales de especies animales a lo largo de las cadenas alimenticias. Los ajustes de las especies a esos cambios pueden ser numerosos y trascendentales, aunque las modificaciones introducidas por los fenómenos meteorológicos hayan sido pequeños; en los casos de grandes cambios, como cuando se producen elevaciones de montañas o picos volcánicos, pueden resultar oportunidades para el desarrollo de especies nuevas. De todas maneras, dentro de lo que parece una comunidad estable de plantas y animales, se producen casi continuamente cambios en las proporciones y los efectos de las especies. En esencia, se está produciendo un cambio continuo alrededor del equilibrio, en tal forma que de un año a otro y, aun, de un día para otro, nunca podrá verse exactamente el mismo cuadro dos veces, sino que se presentarán variaciones de mayor o menor magnitud en relación con una norma teórica.

Esta norma, es decir, las condiciones promedios del conjunto de plantas y animales involucrados en la comunidad, dura tanto como se lo permita la uniformidad de los factores climáticos, edáficos y atmosféricos. Tales comunidades o asociaciones son unidades susceptibles de ser cartografiadas. Como dependen de la acción formativa del clima, del suelo y de la atmósfera, algunas comunidades son bastantes uniformes en toda su extensión, mientras que otras varían en el interior de sí mismas, de acuerdo a cambios graduales de un factor o a un grupo de factores. Lo mismo que con las especies taxonómicas, algunas asociaciones pueden diferenciarse fácilmente, mientras que en otras ocasiones es muy difícil separar una asociación de sus vecinas.

Algunos conjuntos de asociaciones pueden agruparse en zonas de vida o formaciones, categorías éstas que están delimitadas por rangos climáticos definidos. La misma zona de vida y las asociaciones involucradas en ella, pueden presentarse en regiones separadas, y, aun, en continentes diferentes. En dos comunidades con iguales condiciones climáticas, edáficas y atmosféricas, las plantas y animales pueden ser diferentes desde el punto de vista taxonómico, pero el aspecto general de la comunidad y las formas biológicas son las mismas.

Esta repetición del aspecto en áreas bien separadas y con elementos taxonómicos diferentes, sugiere, en primer lugar, que los seres vivos siguen ciertas reglas al adaptarse a determinados nichos ecológicos, y, en segundo lugar, que el proceso evolutivo moldea cualquier material disponible, dándole la forma correcta, de acuerdo con lo necesario para que tenga éxito la ocupación del nicho ecológico.

Es interesante anotar que en este planeta la evolución perfeccionó la capacidad mental del hombre, un mamífero, hasta el punto que pudo entender el proceso causa-efecto en la vegetación y las cadenas alimenticias de los animales. Por su capacidad para entender los procesos vitales, unida al desarrollo de las máquinas y al poder para complementar su propia fuerza física limitada, el hombre se ha convertido en el principal factor de la alteración de las asociaciones naturales y de los ciclos de las cadenas alimenticias de los animales.

El hombre ahora es capaz de remover la vegetación natural de grandes áreas, y cultivar o dirigir, de manera especial, plantas o animales seleccionados para satisfacer requisitos alimenticios y otras necesidades. Es capaz de eliminar las plantas sin valor, denominadas malezas, de sus plantaciones o cultivos, o eliminar los predadores de las cadenas alimenticias de los animales, para obtener altos rendimientos de alimentos o de otros productos para su propio uso. Como entiende los procesos evolutivos, ha aprendido a alterar las formas biológicas existentes y a mejorar la capacidad de las mismas para satisfacer mejor sus deseos y necesidades. En resumen, el hombre ha tenido tanto éxito en manipular otros organismos, en alterar el microclima de su morada y las áreas vecinas, en desarrollar medios de locomoción y en controlar sus propios predadores, que se han conver-

tido en la fuerza dominante sobre la casi totalidad del globo. Como un resultado lógico del control mencionado y del dominio ejercido, el hombre ha multiplicado su descendencia hasta miles de millones de individuos, y continúa aumentándola a un ritmo fantástico.

En efecto, el hombre ha tenido hoy tanto éxito en alimentarse y protegerse a sí mismo, como en multiplicar su propia raza, que ahora el éxito en el segundo aspecto se ha convertido en su problema principal. En las asociaciones naturales, una perturbación en el equilibrio numérico es seguida siempre por una reacción, que mueve las condiciones perturbadas hacia la condición de equilibrio nuevamente. Sin embargo, por el control que ejerce sobre otras formas de vida y por ser el organismo dominante, no necesariamente tiene que seguir con exactitud las reglas que se aplican a otras formas de vida, incapaces de pensar racionalmente. Pero aun así, continúa vigente la pregunta de cuánto puede durar el hombre modificando el balance en una sola dirección, y seguir en capacidad de mantener el equilibrio con su ambiente.

De todas maneras, es imperativo entender en primer lugar, y muy claramente, el *modus vivendi* y las causas que producen las diferencias fisonómicas y estructurales de las asociaciones naturales. No sólo se debe trabajar muy rápido en el estudio de las comunidades naturales vírgenes, antes de que sean alteradas por el hombre, sino que es necesario asegurar la conservación de suficientes áreas no alteradas, para estudios a largo plazo y para que sirvan como bancos de germoplasma y de formas biológicas; así podrán satisfacerse futuras necesidades del hombre, algunas de las cuales es muy posible que ni siquiera pueden hoy imaginarse. Al mismo tiempo, se debe presionar para proteger cuanto antes algunas áreas representativas de asociaciones, que ya están totalmente ocupadas por el hombre, pero en las que existe la esperanza de un regreso gradual a las condiciones naturales, si se les da tiempo y protección suficientes. Conociendo desde el punto de vista teórico la estructura de tales asociaciones, el hombre podría reagrupar dentro de una área protegida los residuos, algunas veces muy escasos, y luego dejar que las fuerzas naturales reorganicen los componentes vivos, y los conduzcan hasta la reestructuración de la comunidad original que había surgido por evolución a través del tiempo.

En segundo lugar, el ecólogo debe estudiar los efectos a largo plazo del dominio humano en la tierra; debe entender los resultados alcanzados por los diversos tipos de uso de la tierra y por otras actividades. Sólo así podrá definir el uso adecuado de la tierra, podrá conocer la densidad geográfica óptima para cada región, y podrá estar seguro de que puede ser feliz en armonía con su ambiente, sin necesidad de recurrir a extremos como guerras, pestes y a la muerte por hambre para poder mantener el equilibrio.

Por lo tanto, el ecólogo no debe contentarse sólo con estudiar la vegetación natural y la vida silvestre, sino que deberá unir todo el

conocimiento de los aspectos mencionados, con la información pertinente a los resultados de la actividad humana como especie dominante. El dominio por sí solo, para satisfacer las necesidades o deseos egoístas de una especie a expensas de las otras, no ha tenido éxito y probablemente nunca lo tendrá. Si el hombre no quiere correr la suerte de los extintos dinosaurios, que durante varios millones de años dominaron la tierra, debe entender la manera de alcanzar y mantener un equilibrio con su ambiente. Aunque la tarea de restaurar el equilibrio natural caiga sobre los hombros de los políticos, los religiosos, los educadores y los líderes científicos, como también sobre el ciudadano común y corriente, el ecólogo carga con la responsabilidad de definir claramente el significado y el modo de alcanzar tal equilibrio.

CAPITULO 1

LA ZONA DE VIDA

LA SELECCION DE UNA UNIDAD BASICA EN ECOLOGIA

Uno de los mayores problemas en cualquier ciencia es la determinación de las unidades naturales básicas con las cuales se va a trabajar. Las ciencias biológicas tuvieron escaso desarrollo antes de la invención del microscopio, el cual mostró la célula como la unidad básica de la vida animal y vegetal. La química hizo rápidos avances tan pronto como se inició la correcta identificación de los elementos químicos.

En algunas áreas del conocimiento no existen unidades básicas tan definidas como las células o los elementos químicos; por lo tanto, es más difícil hacer una selección de divisiones con valor equivalente. Cuando los procesos evolutivos están involucrados activamente, existe una tendencia hacia la subjetividad; sin embargo, si las unidades básicas se han escogido bien, normalmente, a medida que avanzan los estudios, se logra acuerdo general en la correcta definición de cada unidad. Un ejemplo son las especies animales y vegetales en el campo de la taxonomía, que pueden ser interpretadas en forma diferente por cada científico. Una situación similar se presenta en Ecología, al escoger unidades de división que sean satisfactorias.

Aunque algunos ecólogos todavía duden de la validez de las unidades o agrupaciones naturales de la vegetación, la mayoría parece aceptar que la asociación o comunidad es la unidad básica natural de las masas vegetales. Sin embargo, entre los fitoecólogos la definición general de la asociación ha restringido la unidad a un grupo definido de especies. Tal definición hace especial énfasis en la vegetación solamente y hace más difícil cartografiar las asociaciones. La definición implica automáticamente que la misma asociación no puede presentarse en otras regiones biogeográficas en donde la flora sea diferente. Por otro lado, dentro de una misma región biogeográfica, la definición crea dificultades, cuando una o unas pocas especies son reemplazadas a lo largo de un gradiente, ocasionada por un cambio ambiental de poca importancia.

En este libro se propone que la asociación debe concebirse como una unidad natural en la cual la vegetación, la actividad animal, el

clima, la fisiografía, la formación geológica y el suelo, están todos interrelacionados en una combinación reconocida y única, que tiene un aspecto o fisonomía típica. La vegetación comprende un cierto número de formas biológicas o de especies, pero no es necesario que sean las mismas especies en toda la extensión de la asociación. Al igual que las especies animales y vegetales, ciertas asociaciones pueden exhibir un amplio ámbito de variación y otras pueden ser bastante uniformes en toda su extensión.

LA AGRUPACION DE UNIDADES BASICAS

Cuando hay pocas unidades básicas, como en el caso de los elementos químicos, no se necesita establecer grandes grupos ni conjuntos de unidades en un sistema de clasificación. Por el contrario, cuando las divisiones básicas son numerosas como en el caso de las especies biológicas, los suelos o las asociaciones, es necesario agrupar para facilitar la organización de los datos, y para desarrollar trabajos comparativos amplios. La falta de categorías superiores que agrupen las asociaciones, ha sido un serio obstáculo para la ecología, puesto que, sin tales categorías, no es posible la coordinación y la correlación de los estudios desarrollados por cada uno de los ecólogos.

A diferencia de las especies biológicas, las asociaciones no pueden recolectarse ni estudiarse en el museo o en el herbario. Además, el hombre ha sido tan activo en la alteración de las asociaciones naturales, que se les encuentra en la actualidad en muchas condiciones, desde asociaciones intactas hasta los casos en que la cobertura se ha eliminado totalmente. Debido a esta diversidad y al gran número de asociaciones, parece muy dudoso o imposible establecer grupos de categorías superiores, iniciando el trabajo de agrupación con descripciones de asociaciones particulares.

Definir y agrupar las asociaciones con base en las especies taxonómicas, es siempre una posibilidad atractiva cuando se trabaja localmente; sin embargo, esta base no es satisfactoria para un sistema global. A causa del gran número de especies, una persona difícilmente puede conocer más de las plantas de una región relativamente pequeña, y debe tenerse en cuenta que, para propósitos de clasificación, el nombre de una especie sirve solamente a quien la conoce. Además, las especies taxonómicas son unidades de extensión, número y dominancia variable en las asociaciones; por lo tanto, la composición florística no es precisa como parámetro de comparación.

Por otro lado, como el hombre ha influido profundamente en la vegetación, en muchos casos no es posible establecer si la ausencia de una especie se debe a causas naturales o a las actividades del hombre. Pero el mayor obstáculo para utilizar una base taxonómica en un sistema global, es la existencia de diferentes regiones biogeográficas en el mundo con floras diferentes, aún en donde los climas son similares.

Queda la posibilidad de utilizar varios factores ambientales, en un sistema que permita agrupar en categorías las unidades naturales o asociaciones. Sin embargo, el amplio espectro de asociaciones se produce por la intervención de un gran número de factores, en una multitud de combinaciones diversas. Para desarrollar un sistema de primer orden que cubra el globo total, deben emplearse sólo aquellos factores que tengan aplicación global. Además, tales factores deben tener un amplio ámbito de valores que puedan subdividirse en categorías.

Las consideraciones anteriores eliminan los factores edáficos, geológicos, topográficos y muchos de los climáticos. No quiere decir que estos factores no tengan significado en la definición de las asociaciones, sino, simplemente, que ellos no pueden, por sí mismos, conducir al establecimiento de categorías aplicables a todo el globo. De los factores climáticos, solamente el calor, la precipitación y la humedad —ésta depende de la interacción de los dos primeros— son adecuadas para una categorización global. Estos tres factores varían desde valores muy bajos que son limitantes para los organismos, hasta valores relativamente altos. Ellos afectan fuertemente todas las asociaciones, a pesar de que localmente otros factores pueden ejercer influencias altamente significativas. El amplio ámbito de sus valores hace posible la subdivisión en agrupaciones igualmente balanceadas.

A causa de la naturaleza compleja de cada asociación, todavía no es posible diferenciar, de manera precisa, los efectos ejercidos por cada factor sobre la fisonomía y la estructura de la asociación. Por lo tanto, tampoco pueden separarse todavía los efectos de los tres factores climáticos principales, de la influencia ejercida por los factores edáficos y atmosféricos. Sin embargo, cuando se tiene considerable experiencia de campo, observando asociaciones determinadas por varias combinaciones de factores, sobre un amplio ámbito de climas, comienza a aparecer en la mente del investigador un cuadro general de las influencias climáticas, edáficas u otras. Tales impresiones pueden desarrollarse más rápidamente cuando se presentan muchos climas y numerosas asociaciones en áreas geográficas pequeñas, como ocurre en las áreas montañosas en general, y, más específicamente, en las regiones tropicales.

Partiendo de la base, aun bastante subjetiva, de observar los grupos de asociaciones que parecen corresponder a rangos de temperatura, precipitación y humedad, es factible segregar combinaciones de asociaciones que coincidan con rangos climáticos definidos. Estableciendo parámetros numéricos que definan divisiones igualmente balanceadas, la ecología puede eliminar los problemas asociados con la subjetividad en las decisiones y puede convertirse en una ciencia precisa. La cuantificación definitiva de los parámetros climáticos para agrupar asociaciones, establece categorías más amplias que la misma asociación. Por el contrario, una vez que se definen precisamente con parámetros climáticos los grupos de asociaciones, éstas pueden compararse

se con mayor eficiencia y llegar a determinar los efectos de factores individuales o de varias combinaciones de factores. En el capítulo sobre asociaciones se explican los métodos de selección de las mismas para efectuar tales comparaciones.

Las agrupaciones de asociaciones consideradas en esta publicación se denominan Zonas de Vida. Son conjuntos naturales de asociaciones, sin importar que cada grupo incluya una catena de diferentes unidades de paisaje o de medios ambientales, que pueden variar desde pantanos hasta crestas de colinas. Al mismo tiempo, las zonas de vida comprenden divisiones igualmente balanceadas de los tres factores climáticos principales, es decir, calor, precipitación y humedad.

Cuando se iniciaron los trabajos con el sistema de las zonas de vida, los grupos de asociaciones se denominaron formaciones vegetales. La principal razón para descartar el término formación vegetal fue el énfasis específico que éste hace en la vegetación, y se consideró deseable que la asociación y los grupos de asociaciones no sólo comprendieran la vegetación, sino que también incluyeran los suelos, la geología, la topografía, las influencias del clima y la atmósfera y las actividades de los animales.

El significado del término zona de vida propuesto en esta publicación es similar al concepto de bioma; sin embargo, el término bioma no está definido en forma precisa por parámetros climáticos. Algunos biomas se han descrito o mencionado recientemente en la literatura, pero muchos de ellos no corresponden exactamente con las áreas enmarcadas dentro de los límites de las zonas de vida; por lo tanto se consideró prudente evitar los conflictos que pudieran surgir, al usar el término bioma para designar extensiones definidas en forma precisa por parámetros climáticos. El término "zona de vida" se ha usado poco en los últimos años y parece ser el más satisfactorio para denominar categorías que representen grupos de asociaciones.

Sin embargo, la discusión anterior no tendría significado si las zonas de vida, definidas climáticamente, no fueran divisiones naturales. Desde 1947, cuando se establecieron los límites de zonas de vida, se ha venido probando cuidadosamente su validez como unidades naturales.

Durante muchos años, la indicación más positiva del carácter natural de las zonas de vida fue el hecho de poder cartografiar vastas áreas de América Latina, únicamente con base en el reconocimiento de las zonas de vida en el campo mismo. Con tan pocas estaciones meteorológicas, sólo podía esperarse efectuar comparaciones locales de conformidad. Investigaciones ecológicas realizadas recientemente en Costa Rica, con el apoyo de la Agencia de Proyectos de Investigación Avanzados de la Oficina de Investigaciones Militares de los Estados Unidos, condujeron al establecimiento de una correlación directa entre las zonas de vida y mediciones objetivas tomadas en áreas de bosques naturales; los detalles sobre métodos de medición y los valo-

res obtenidos se presentan en la sección del Índice de Complejidad del Capítulo 3.

PRIMEROS INTENTOS DE CLASIFICACION

Se ha reconocido que determinados ámbitos de condiciones de temperatura y humedad promedias determinan climas diferentes, lo cual se aprecia incluso en el lenguaje popular con los términos de regiones calientes y frías, o de sectores secos y húmedos. Aun el hombre primitivo notó la influencia de los factores climáticos en la distribución de la vegetación y de la vida animal.

Poco a poco, con el desarrollo de las ciencias naturales, fueron necesitándose definiciones más específicas de los climas. Europa se vio invadida de datos geográficos y de colecciones biológicas de regiones lejanas del mundo. La clasificación de los climas se presentó como un reto inaplazable en el Siglo XIX y científicos de varias especialidades intentaron desarrollar un sistema racional.

Los climatólogos buscaban maneras de combinar medidas de varios factores para obtener fórmulas satisfactorias, que permitieran la comparación directa de sitios o regiones separados. Los pedólogos rusos habían notado alguna correlación entre los suelos y los climas. Por lo tanto ellos buscaron formulaciones de regímenes climáticos con los que pudieran ligar específicamente el clima con los suelos zonales o los grandes grupos de suelo.

Los botánicos y los zoólogos se ocuparon más que nada en catalogar las nuevas especies y además, en el Siglo XIX, la teoría de la evolución despertó un interés especial. Sin embargo, la biología estaba extendiéndose más allá del campo de la taxonomía y unas pocas mentes perspicaces se interesaron por el tema de la distribución de las plantas. En 1807, Alejandro Von Humboldt^{5 1} publicó sus ideas sobre la relación entre el clima y la fitogeografía. Un gráfico a colores, mostrando las fajas altitudinales de un pico volcánico en Méjico, es prueba indicadora de la profundidad de las observaciones de Humboldt.

En 1823, J. F. Schouw^{8 7}, un discípulo de Humboldt, publicó un tratado sobre la formulación de las leyes que explican los efectos de la luz, la temperatura y la humedad sobre la distribución de la vegetación. Más tarde, en 1855, A. de Condolle^{1 3} publicó estudios similares dando mayor énfasis a la temperatura.

Simultáneamente, y tal vez por el estímulo del creciente énfasis dado a la vegetación como un indicador de las diferencias climáticas, se desarrolló interés por establecer agrupaciones de plantas. En 1863, Anton Kerner^{5 5} publicó el primer estudio clásico sobre las comunidades de vegetación natural en el Danubio. Un poco después, en 1869, Haeckel^{3 4} acuñó la palabra "Oekología" derivada del griego "oikos", la casa o el lugar de residencia. El término se ha ido modifi-

cando hasta el actual "ecología", que puede definirse como el estudio de las relaciones entre los organismos y el medio ambiente.

En 1872, Grisebach³³ publicó un trabajo sobre las agrupaciones naturales de la vegetación del mundo entero. Esta publicación inició los intentos de estudiar el cuadro total de la vegetación mundial. En 1890, O. Drude²⁵ produjo un libro de fitogeografía que fue seguido por los dos tratados principales sobre la distribución mundial de la vegetación, que, a su vez, han influido decisivamente sobre las ideas relativas a la fitoecología. Tales tratados son *Oecología de las Plantas*, de Warming¹⁰⁶, publicada en danés en 1895 y *Geografía de las Plantas sobre una base Fisiológica*, de Schimper⁸⁶, publicada en alemán en 1898.

Estos primeros intentos de dividir la vegetación natural del mundo en grandes comunidades o formaciones, indicaron claramente la complejidad del problema. Más tarde, a medida que se acumulaban más datos y se ganaba experiencia en el campo, las relaciones entre los factores principales y los ambientes naturales parecían aun más complejos y su sistematización cada vez menos posible. Gradualmente desaparecieron los esfuerzos dirigidos hacia el establecimiento de una clasificación climática precisa y racional. El tema no se ha olvidado, pero se ha relegado a un plano secundario.

CONSIDERACIONES SOBRE LOS PRIMEROS INTENTOS DE CLASIFICACION

Mirando retrospectivamente ahora puede entenderse por qué los primeros intentos de clasificación no tuvieron éxito. En primer lugar, los datos climáticos eran escasos y cuando se consideraba que se tenían completos, se limitaban a reducidas porciones del globo. Los viajes para obtener experiencia sobre partes más amplias de la tierra eran difíciles y consumían demasiado tiempo. Los esfuerzos principales se realizaron en Europa Central, en donde las regiones climáticas son relativamente extensas, de manera que no era fácil atravesar ni estudiar un ámbito variado de climas.

Las circunstancias geográficas e históricas del continente en sí mismas, debieron haber obstaculizado a los científicos europeos para desarrollar una clasificación climática sólida. Los primeros intentos para correlacionar los climas con los ambientes naturales se desarrollaron casi siempre en la región Templada Fría. Al viajar algo más hacia el sur, los científicos debieron confrontar el anómalo clima mediterráneo; éste constituye sólo un clima especial, de características relativamente locales, en varias porciones aisladas de la tierra.

Además, cuando los científicos europeos se trasladaron a la región tropical, en donde pudieron haber desarrollado efectivamente una correlación climática, sucedió que, por circunstancias históricas, dirigieron la mayoría del esfuerzo científico hacia la región monzónica

de las Indias Orientales y del sur de Asia. Parece que las relaciones entre el clima y los ambientes naturales son allí más confusas que en las Américas y que en buena parte del Africa Tropical. La concentración general de precipitación abundante durante medio año en las regiones monzónicas, tienden a aminorar las diferencias de la vegetación que, normalmente, se presentan dentro de rangos amplios de precipitación anual total.

Después de los primeros intentos de desarrollar una clasificación climática, con datos simples como son la temperatura y la precipitación total, se intentó repetidas veces, desarrollar clasificaciones con mayor número de parámetros climáticos o con fórmulas complejas que permitieran ajustar la latitud y otros factores. Sin embargo, raras veces se logró aproximarse a un sistema natural de clasificación más de lo logrado con algunos de los primeros intentos.

Si desde los primeros intentos se hubiera logrado desarrollar una clasificación climática apropiada, sin duda se habría llegado a una integración más satisfactoria de las ciencias naturales. Como esto no ocurrió, cada disciplina buscó menos la integración y se concentró más en la especialización dentro de la disciplina. Los geógrafos en general han satisfecho sus necesidades con la clasificación de Koeppen^{5 6}, la que, después de una modificación considerable, les da un sistema de fácil aplicación y que puede usarse en mapas de grandes áreas. El sistema de Koeppen denomina varias características climáticas con letras mayúsculas y minúsculas que pueden memorizarse con facilidad. Es un sistema cómodo para enseñar en clase y continúa llenando las necesidades de la geografía, mientras no se quiera utilizar para alguna aplicación práctica en el campo. Otras disciplinas han intentado encontrar un uso práctico del sistema Koeppen pero han fallado; el fracaso se debe a que el sistema no correlaciona bien con la vegetación natural y con otras divisiones importantes del ambiente.

Los zoólogos no estuvieron presentes en los primeros intentos de clasificación climática. Más tarde Merriam^{6 3} propuso un sistema de zonas de vida en Norteamérica, con el que pretendía cartografiar áreas de distribución animal bastante homogéneas; los zoólogos lo han utilizado considerablemente, a pesar de que el sistema en sí sea solamente un grupo de divisiones subjetivas, que no se basan en parámetros climáticos específicos. Dado el alto número de animales existentes en el área, la debilidad básica del sistema quizá reside en el énfasis excesivo dado a unos pocos animales grandes.

En cuanto a las plantas, Clements^{1 5} intentó establecer una distribución taxonómica en el mismo continente. Partiendo de la idea de las formaciones, Clements propuso dividir Norteamérica en un grupo de comunidades vegetales clímax. Se marcaron parcialmente algunos parámetros climáticos correspondientes a varios climas, pero los parámetros no fueron utilizados en las definiciones de las áreas clímax. Por lo tanto, el sistema también era subjetivo, sin una base sólida para establecer la equivalencia de las unidades.

Se han ideado muchos otros sistemas ecológicos, pero todos ellos fallan por la falta de equivalencia, o porque las definiciones son muy subjetivas para ser utilizadas científicamente. Beard² comenzó bien con divisiones fisiológicas de la vegetación natural en Trinidad y las Antillas Menores. Las definiciones son sólidas pero no están relacionadas con el clima y, de nuevo, fallan por falta de parámetros para sus unidades. Como las unidades están basadas en características fisiológicas de la vegetación natural, el sistema no puede aplicarse en áreas —cada vez mayores— sin vegetación natural, o cuando ésta ha sido fuertemente alterada.

LA CLASIFICACION DE LAS ZONAS DE VIDA DE HOLDRIDGE

Después de varios años de trabajos forestales en la región del Caribe y de un estudio específico sobre la vegetación en Haití, Holdridge se interesó en los sistemas de clasificación de los climas y de la vegetación, con el propósito expreso de delinear las relaciones entre la vegetación de las montañas y la de las zonas bajas. Después de estudiar muchos sistemas notó que los primeros intentos habían estado muy cerca de un esquema de clasificación satisfactorio. Utilizando simplemente valores anuales de precipitación y temperatura, él desarrolló el esquema que se muestra en la Figura 1.

Trabajar con una clasificación climática en una fecha tardía constituía una ventaja definitiva, a causa de la abundante literatura disponible de los primeros intentos de clasificación, y de la nueva información acerca de los patrones del clima y de la vegetación generada después de los primeros intentos. Todos estos documentos fueron consultados a la luz de varios años de experiencia, viajando por regiones boscosas, los que sirvieron como base para conocer a fondo la vegetación. Muchos de esos conocimientos se adquirieron en las áreas montañosas de los trópicos, en donde los cambios climáticos ocurren a distancias relativamente cortas.

Las dos diferencias principales entre el sistema de las zonas de vida y los sistemas de clasificación anteriores, son en primer lugar, la biotemperatura, que es una nueva forma de expresar el factor calor, y, en segundo lugar, la progresión logarítmica formada por los incrementos de calor y de precipitación, que afectan sensiblemente la vegetación.

La biotemperatura, que se discute en detalle en el próximo capítulo, es una medida del calor, pero de sólo aquella porción que es efectiva en el crecimiento de las plantas. Al principio, pareció que podría obtenerse un valor de biotemperatura satisfactorio, simplemente eliminando de los cálculos todas las temperaturas por debajo de 0°C. Es decir, para los cálculos de la biotemperatura se consideraban 0° a todas las temperaturas inferiores a 0°C.

Estudios posteriores más detallados realizados en la región subtropical, indicaron la conveniencia de eliminar también las temperaturas

DIAGRAMA PARA LA CLASIFICACION DE ZONAS DE VIDA O FORMACIONES VEGETALES DEL MUNDO

POR: L. R. HOLDRIDGE

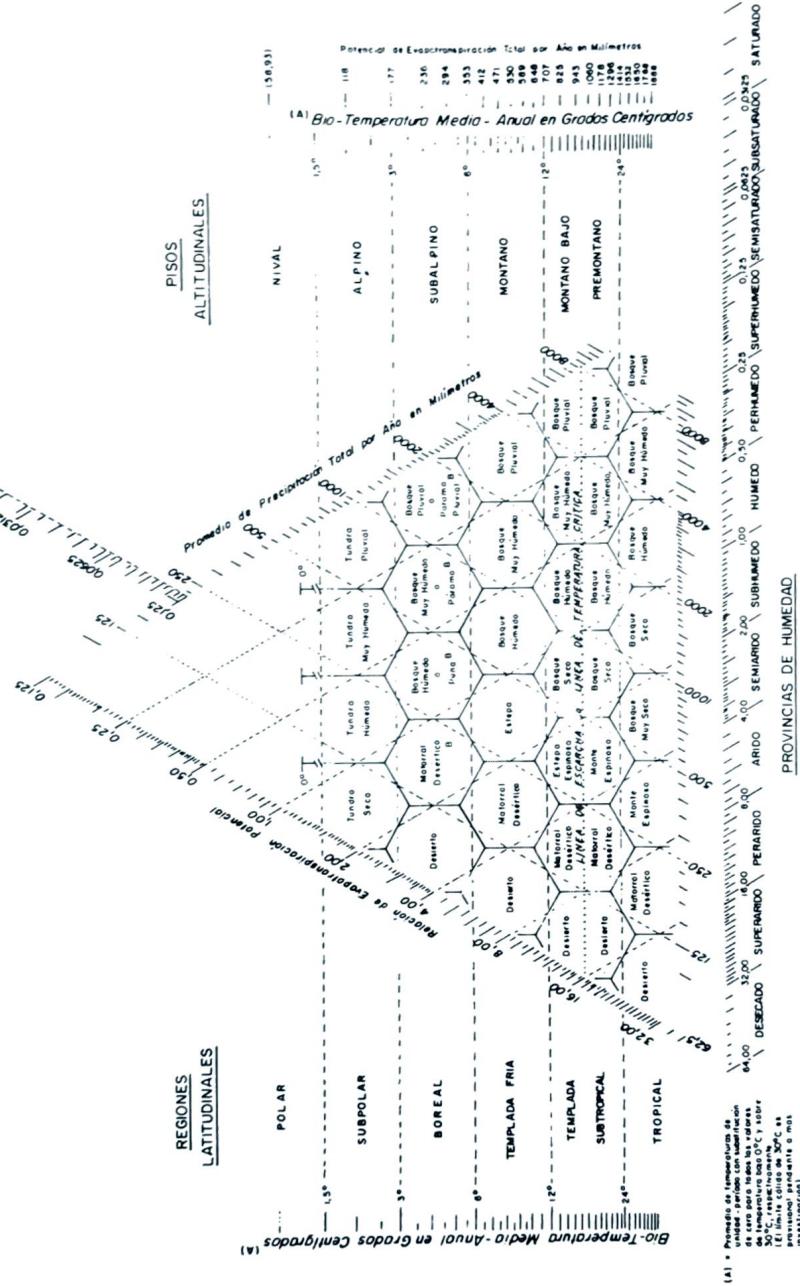


Fig. 1. Diagrama para la clasificación de las zonas de vida del mundo.

altas en los cálculos de la biotemperatura. Las investigaciones no han mostrado todavía un tope máximo exacto de la temperatura en relación con la vegetación a campo abierto; sin embargo, al correlacionar, durante observaciones de campo, los patrones de distribución de la vegetación con la temperatura, parece ser que el tope debe estar cerca de los 30°C. Así, la biotemperatura es un promedio de las temperaturas entre 0°C y 30°C durante el período total, que en el diagrama de las zonas de vida es un año.

La progresión logarítmica de temperatura y de valores de precipitación, suministra una base teórica sólida para establecer divisiones balanceadas igualmente. Mitscherlich⁶⁴ había mostrado claramente que, cuando un elemento es un factor limitante en la alimentación de las plantas, las adiciones de ese elemento hasta la cantidad que pueda ser utilizada, deben incrementarse en progresión logarítmica, si se desea obtener una secuencia de incrementos iguales en la producción. De igual manera, es lógico pensar que, siendo el agua y el calor factores limitantes, se producirán cambios equivalentes si aquéllos se aumentan en cantidades que sigan una progresión logarítmica.

Al principio no se entendía bien el tercer grupo de coordenadas de la Figura 1. Estas, que corresponden a relaciones de evapotranspiración potencial y representan valores de humedad, no fueron necesarias para clasificar ningún sitio en particular. En los años siguientes, se dio más atención a los valores de humedad y a su significado. En el Capítulo 2 se presenta una discusión detallada del diagrama de las zonas de vida.

La zona de vida permite agrupar en unidades naturales, los varios cientos o, tal vez, las mil o más asociaciones de la tierra. Si a las subunidades de la región Subtropical y la faja Premontano se las considera como zonas de vida, el diagrama, considerado como una representación en tres dimensiones, separa 120 zonas de vida diferentes. En el mundo se presentan localmente otros grupos de condiciones climáticas que no están representadas en el diagrama; este hecho indica la existencia de otras zonas de vida que, en cuanto al diagrama, representan extensiones del mismo.

Es posible agrupar las zonas de vida para formar, de modo natural, unidades mayores del sistema. Las regiones latitudinales definidas con base en la biotemperatura son unidades geográficas naturales. También las provincias de humedad y las fajas altitudinales acusan algunas relaciones naturales. Sin embargo, como sucede con la familia en taxonomía vegetal, la zona de vida parece ser la unidad más útil y la agrupación superior más práctica de las asociaciones.

¿Qué es entonces la zona de vida, sino un conjunto de ámbitos específicos de los factores climáticos principales? . Esta puede imaginarse como un grupo de asociaciones, relacionadas entre sí a través de los efectos de la temperatura, la precipitación y la humedad. Tales factores dejan un sello característico en cada zona de vida, no importa que ésta comprenda un grupo diverso de asociaciones. Lo anterior

es cierto para la vegetación natural, las comunidades vegetales secundarias, las actividades de la vida animal y las actividades culturales del hombre.

El ambiente en que vive y trabaja el hombre, especialmente el campesino, comprende más de una asociación. El campesino conoce y siente las características de los cultivos, las praderas, los caminos, las comunidades secundarias y los bosques de su localidad. Conoce la apariencia del cielo, del aire y del paisaje y las modificaciones que él mismo sufre durante el día y a lo largo de las estaciones. Todo esto lo incluye en lo que él llamaría su propio ambiente. Mientras esté en su propia zona de vida, él se va a sentir como si estuviera en su propia casa.

Sin duda el hombre primitivo, que es esencialmente parte del ambiente natural, puede reconocer el patrón de una zona de vida, con mucha mayor facilidad que quien está rodeado permanentemente de los microambientes artificiales de la civilización moderna. Pero cualquier persona, no importa su campo de adiestramiento, si lo desea puede aprender a reconocer con facilidad las zonas de vida. Esto es posible porque la zona de vida no es sólo un ambiente físico específico sino que constituye un modo de vida particular.

Además del aspecto y la impresión del ambiente, la zona de vida está correlacionada con un grupo de prácticas agronómicas, una época de plantación y de cosecha y, en las áreas rurales, con un tipo de construcciones relacionado con el uso de la tierra. En las áreas sin desarrollo agrícola, la zona de vida se conoce por el aspecto de la vegetación natural y por las actividades de los animales.

Aunque el sistema de clasificación parezca subjetivo, debe insistirse en que las zonas de vida están definidas de manera precisa y específica por ámbitos de los tres factores climáticos principales. Una persona que trabaja por su propia cuenta puede aprender a identificar las zonas de vida observando cuidadosamente el paisaje y las actividades del hombre y los animales, cerca de estaciones meteorológicas que suministren datos para especificar la zona de vida. Después de cierta práctica en varias zonas de vida se pueden identificar sin utilizar datos climáticos.

La colonización de determinadas áreas indica que el hombre prefiere ciertas condiciones ambientales y que se establece en la zona de vida preferida, excepto cuando se presentan fuertes influencias ya sean económicas o de otro tipo. En la República de Panamá, la colonización durante los primeros dos o tres siglos después de la llegada de los españoles, se circunscribió casi exclusivamente a la zona de vida Bosque Seco Tropical. Sin duda, los españoles también encontraron esa zona de vida ya ocupada por los indígenas del lugar. En ese país parece que los establecimientos fuera de la zona de vida mencionada, fueron sólo aquéllos relacionados con actividades mineras y de fortificación de áreas estratégicas.

La construcción del canal y las plantaciones de café y banano durante el último siglo, iniciaron un apreciable aumento de colonización hacia otras zonas de vida. Estas fueron empresas capitalistas, que predominaron sobre las preferencias climáticas de los trabajadores y los agricultores pequeños. Sin embargo, durante las últimas décadas, el incremento de la población ha forzado la emigración desde la zona seca hacia varias otras zonas de vida.

El patrón general de colonización agrícola en las Américas ha sido similar al de Panamá. En las colonizaciones se han preferido las dos series de zonas de vida que se encuentran a cada lado de la línea de relación de evapotranspiración potencial cuyo valor es la unidad. Estas series corresponden a las provincias de humedad, seca y húmeda. En las regiones de temperaturas más altas, se han preferido las zonas secas.

Es interesante anotar que, si en el diagrama de las zonas de vida se marcan los puntos correspondientes a las capitales de las repúblicas americanas, 19 de ellas caen en las zonas de vida adyacentes a la línea de evapotranspiración potencial cuyo valor es la unidad. Las únicas excepciones son Lima, Perú, y Santiago, Chile. En el Perú sólo había disponible un sitio en la zona de vida Desierto Subtropical para ubicar la capital que, a su vez, fuera puerto marítimo; de todas maneras Cuzco, la capital de los Incas, estaba ubicada en una zona de vida adyacente a la línea unidad. En Chile, los indios Araucanos impidieron durante mucho tiempo que los españoles se movieran más al sur del país. Se presume que esta demora condujo al establecimiento y a la colonización de una base principal en Santiago, lejos de las zonas de vida preferidas.

Lo anterior parece indicar que las actividades agrícolas iniciales del hombre probablemente comenzaron en zonas de vida próximas a la línea unidad, en donde los movimientos balanceados del agua, hacia abajo por lixiviación, y hacia arriba por evapotranspiración, mantenían automáticamente la fertilidad del suelo. El aclareo de la vegetación y el control de las malezas era más sencillo en el lado seco de la línea, especialmente en las regiones más calientes. Solamente durante los últimos años, de gran presión debido al aumento de la población, han ocurrido algunos movimientos agrícolas apreciables hacia las zonas de vida más húmedas.

El orden de la selección de tierras agrícolas para colonizar probablemente ha seguido siempre el mismo patrón. Los hombres buscan primero un clima satisfactorio, después suelos fértiles y, en tercer lugar, topografía favorable.

CAPITULO 2

EL DIAGRAMA DE LAS ZONAS DE VIDA

INTRODUCCION

El diagrama de la Figura 1 es una representación gráfica de las zonas de vida más comunes en el planeta y se aplica igualmente para ambos hemisferios; puede utilizarse como representación del territorio comprendido entre el ecuador geográfico y el polo norte o el polo sur, según se decida aplicarlo en uno u otro hemisferio.

Aunque esté delineado en dos dimensiones, el diagrama representa un conjunto tridimensional de zonas de vida en regiones y fajas altitudinales. Al considerarlo horizontalmente, muestra las posiciones climáticas de las zonas de vida basales, o sea, a nivel del mar, desde el ecuador geográfico hasta el polo norte o el polo sur. Al considerarlo verticalmente, el diagrama muestra las posiciones relativas y las dimensiones en altura de las varias zonas de vida altitudinales, superpuestas sobre las zonas de vida basales de cada región latitudinal. Así, las representaciones de las zonas de vida pueden delinearse mentalmente como un conjunto de barras de seis lados que se extienden desde el ecuador hacia el norte o hacia el sur, y presentando cierta curvatura para adaptarse a la curvatura de la tierra. Cuando las barras se corten en el ecuador o entre regiones, mostrarán una cara hexagonal, lo mismo que cuando se corten horizontalmente para mostrar su intersección con la superficie de la tierra. Las barras de las zonas de vida basales tienen una cara hexagonal horizontal. Las barras de las zonas de vida superiores poseen caras hexagonales verticales en ambos extremos. En la Figura 2 se muestran las posiciones relativas de las regiones latitudinales, de las zonas de vida basales y de las fajas altitudinales, pero sin indicar la curvatura latitudinal de la tierra.

Las zonas de vida se definen con base en los valores promedios anuales del calor, la precipitación y la humedad. Debe recordarse que dentro de las barras hexagonales de la figura tridimensional descrita, se presentan series de zonas de vida con idénticos ámbitos de biotemperatura, precipitación y humedad. Las zonas de vida de esas series se diferencian con base en factores climáticos adicionales, tales como longitud del día, presión atmosférica y variaciones de la radiación. En

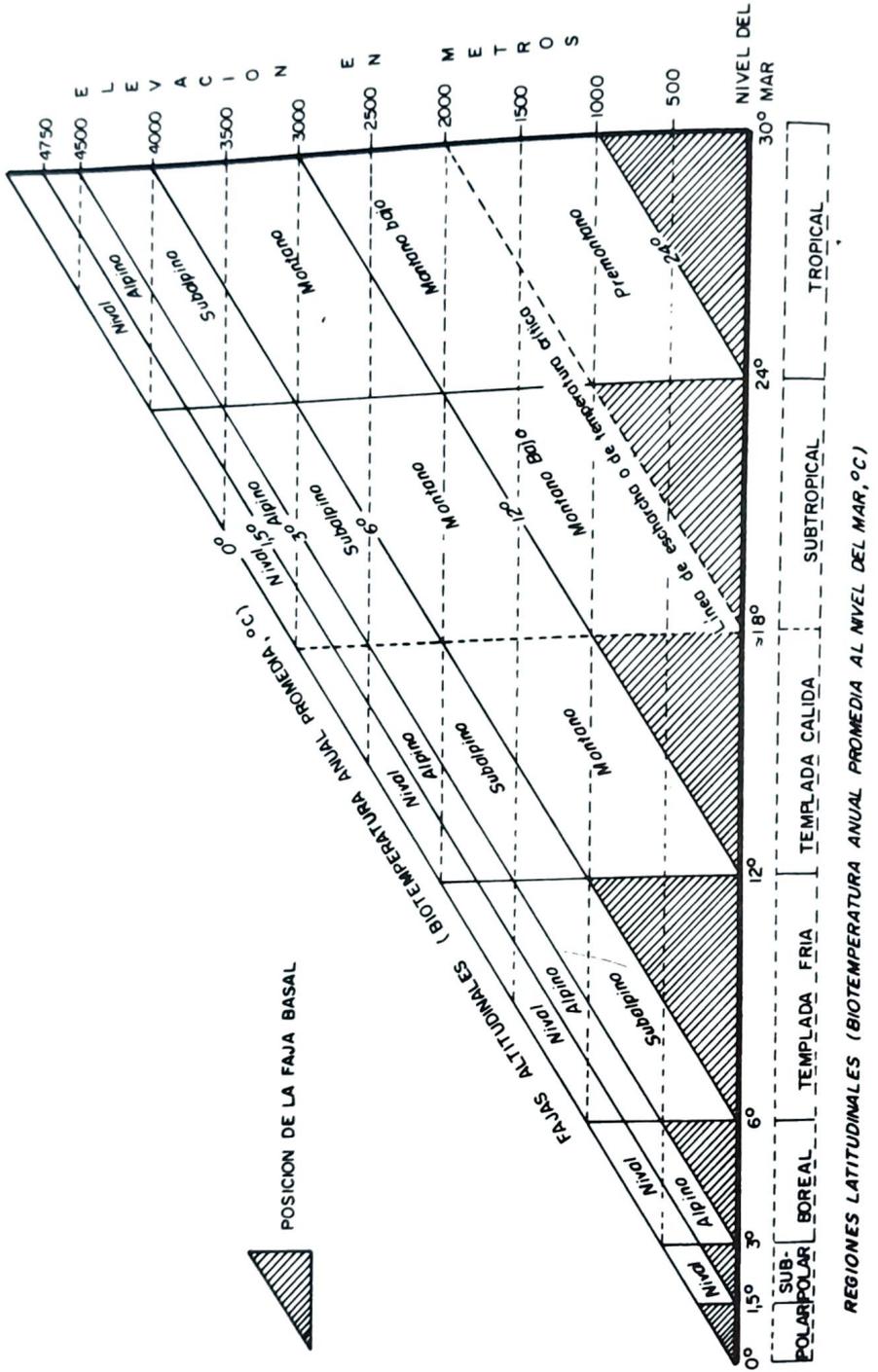


Fig. 2. Posiciones aproximadas de las líneas guía de las regiones latitudinales y las fajas altitudinales del sistema mundial de zonas de vida de Holdridge (basado en una tasa de cambio de 6°C por cada 1000 m).

el diagrama no se necesitan esos factores climáticos adicionales, por cuanto ellos están directamente correlacionados con las altitudes y las biotemperaturas promedias anuales.

Después de familiarizarse y de trabajar con el sistema, es posible reconocer en el campo las zonas de vida y sus límites, sin necesidad de utilizar los datos climáticos. Varias personas trabajando en el campo en las Américas, han demostrado la posibilidad de este tipo de reconocimiento directo. Holdridge y Tosi^{4 8}, durante viajes por Tailandia, en el sureste de Asia en 1965, y por Kenya, en Africa en 1966, encontraron que era posible el reconocimiento de las zonas de vida a partir de la fisonomía de la vegetación, aunque la taxonomía de las especies arbóreas fuera muy diferente de la del Continente Americano.

CALOR

La temperatura, que es el resultado de la radiación solar y de los movimientos de la atmósfera en un punto dado, se mide por la dilatación y contracción de una columna de mercurio, incluida en un tubo de vidrio cerrado y calibrado, llamado termómetro. Este es el método más simple y práctico para medir el factor calor, que es uno de los requisitos principales para que exista la vida y se desarrollen los procesos vitales.

Algunos ecólogos creen que las mediciones directas de la radiación solar, dan valores más precisos del factor calor. Sin embargo, la medición de la radiación directa no puede realizarse con un instrumento simple como el termómetro. Además, se dispone de valores de radiación solar de relativamente pocos sitios, en comparación con la cantidad disponible de datos sobre temperatura. Sin embargo, el impedimento principal de los valores de radiación directa para representar el factor calor, es que tales medidas no registren el efecto significativo de los movimientos de masas de aire, más calientes o más frías, hacia un punto dado desde áreas adyacentes. Cerca de las grandes masas acuosas o montañosas, pueden ocurrir considerables movimientos de masas de aire de temperaturas diferentes. El termómetro mide bien los resultados combinados de la radiación solar y del movimiento del aire.

El principal problema para correlacionar las temperaturas del aire con la vegetación, se debe no tanto al termómetro en sí mismo, sino a los métodos de cálculo de los promedios de temperatura que se usan para establecer correlaciones. Los promedios de temperatura anuales o mensuales pueden derivarse fácilmente de las lecturas diarias del termómetro, pero estos no son necesariamente los promedios significativos para la vegetación. Se ha seleccionado la vegetación como el factor principal para medir los efectos de la temperatura, porque la vida vegetal es la base esencial de la cual depende la vida

animal, a pesar de que los animales, especialmente algunos mamíferos superiores, no están tan limitados por la temperatura.

La biotemperatura anual promedio es la medida del calor utilizada en el diagrama de las zonas de vida. La biotemperatura promedio es un promedio de las temperaturas en grados centígrados, a las cuales tiene lugar el crecimiento vegetativo, en relación con el período anual. Se estima que el ámbito de las temperaturas dentro de las que ocurre el crecimiento vegetativo, está entre 0°C como mínimo y 30°C como máximo. Para poder comparar efectivamente un punto dado con otro cualquiera deben promediarse las temperaturas del ámbito mencionado durante todo el período anual.

Hacia los polos, en las regiones más frías, hay muchos días del año y aun varios meses continuos, durante los que la temperatura no sobrepasa los 0° centígrados. Durante tales períodos la vegetación está inactiva, y la inactividad es igual a -10°C ó a -30°C .

En las regiones más frías, el promedio aproximado de la biotemperatura puede obtenerse sumando las temperaturas promedias mensuales positivas, y dividiendo la suma por 12, que son los meses del año. Verkhoyansk, en el noreste de Siberia, puede utilizarse como ejemplo. Las temperaturas promedias mensuales de enero a diciembre son: $-50,0$, $-44,4$, $-32,2$, $-15,5$, 0 , $12,2$, $3,3$, $9,4$, $1,7$, $-15,5$, $-37,2$, y $-47,8$. Las temperaturas positivas de los cuatro meses entre junio y septiembre suman $36,6$, suma que dividida por 12 dá $3,05^{\circ}$, la biotemperatura anual promedio aproximada de Verkhoyansk. La elevación allí es de 100 m.s.n.m. y la precipitación promedio anual es 135 mm., lo cual coloca a Verkhoyansk en la zona de vida Matorral Seco Boreal.

Sumando las biotemperaturas diarias y dividiendo la suma por 365, los días del año, se obtiene una biotemperatura anual promedio más exacta. En Verkhoyansk, muchos días del año podrían tener una biotemperatura de 0°C , porque la temperatura real no sobrepasa los 0°C durante las 24 horas del día.

Cuando durante un mismo día ocurren temperaturas por debajo y por encima de 0°C , la biotemperatura exacta para ese día se obtiene sumando las temperaturas horarias positivas y dividiendo por 24, las horas de un día. Sin embargo, con frecuencia se registran sólo los datos de las temperaturas, máximas y mínimas. En estos casos, sólo puede utilizarse la media aritmética entre 0° —correspondiente al mínimo por debajo de 0° —, y la temperatura máxima. Por ejemplo, 10°C y una mínima de -5°C , tienen una biotemperatura de $10^{\circ} + 0^{\circ}$ dividido por 2, ó sea 5°C .

Como en los cálculos de la biotemperatura inicialmente se excluían sólo las temperaturas por debajo de 0°C , durante varios años se pensó que la biotemperatura era diferente a la temperatura promedio anual solamente en las regiones más frías, y nó en las más calientes cerca del ecuador. Investigaciones adicionales de comparación

entre la vegetación de los trópicos interiores y la de los trópicos exteriores, indicaron luego que debían eliminarse también las temperaturas altas en los cálculos de la biotemperatura promedio anual.

La primera indicación sobre esta necesidad ocurrió durante la cartografía de las zonas de vida de la República de Haití. Allí se notó, que la vegetación de las zonas bajas tenía la misma apariencia de la vegetación de las zonas más altas en los trópicos interiores. Aunque la temperatura media anual fuera igual de alta o mayor en elevaciones bajas en la isla, comparadas con elevaciones similares en los trópicos cerca al Ecuador, la vegetación se parecía a la de una biotemperatura anual más baja en el diagrama de zonas de vida. Así se decidió llamar trópicos interiores a la región tropical y trópicos exteriores a la región subtropical.

Un nuevo análisis de la distribución general de vegetación en la región del Caribe, indicó que las observaciones de Haití podría estar relacionadas con los cambios generales de la flora entre Dominica y Martinica, Antillas Menores, y entre las regiones sur y norte de América Central. La mayoría de las especies arbóreas de los trópicos interiores son diferentes a las de los trópicos exteriores, aunque se presente algún traslape de especies arbóreas al sur y al norte del límite entre las dos regiones.

Los fitogeógrafos consideran que la brecha formada por el Río San Juan en Nicaragua, que en el pasado geológico unió el mar Caribe con el Océano Pacífico, era la razón principal de la discontinuidad florística en la América Central. Pero los trabajos de cartografía de las zonas de vida parecen indicar que, por el contrario, la brecha florística puede atribuirse a causas climáticas, en especial a efectos de la temperatura.

Por regla general se presentan temperaturas promedias anuales más altas en los trópicos exteriores que en los trópicos interiores. Dado que la vegetación de las partes bajas de los trópicos exteriores, parece corresponder más estrechamente a la vegetación de elevaciones un poco mayores de los trópicos interiores, se concluyó que, lógicamente, debía haber un tope máximo de temperatura, por encima del cual el crecimiento vegetativo era insignificante.

Algunas investigaciones en fisiología vegetal han mostrado que a temperaturas altas, el proceso respiratorio aumenta más rápido que la fotosíntesis, alcanzándose un punto en el que la fotosíntesis neta es cero. El principal problema encarado por los fisiólogos, es la comparación entre los resultados obtenidos bajo condiciones de ambiente controlado, y las condiciones de la temperatura a campo abierto. Las investigaciones más relevantes parecen ser las de Gates, quien estudió la temperatura de las hojas relacionándola con la del aire y con los procesos fotosintéticos. Sus diagramas muestran caídas significativas de los valores netos de la fotosíntesis, durante la época más caliente del verano. En hojas expuestas, la temperatura foliar alcanza valores considerablemente mayores que la temperatura del aire.

A partir de un análisis general de los cambios diarios de temperatura en la región del Caribe, se observó que al utilizar el valor 30°C como tope máximo, se obtenían biotemperaturas promedias anuales, que podrían correlacionarse con la distribución real de la vegetación natural de la región. Este es todavía un valor aproximado, pero de todas maneras se aplicará en el diagrama de las zonas de vida, hasta que, a través de la investigación, se determine un valor más exacto.

El cálculo de las biotemperaturas promedias anuales, eliminando las lecturas por debajo de 0°C y por encima de 30°C, resultó ser mucho más complicado que los cálculos anteriores, en los que sólo se eliminaba las lecturas inferiores a 0°C. Esto ocurre principalmente porque, en algunos sitios, la temperatura pasa de 30°C a ciertas horas del día, durante parte considerable del año. Para obtener un valor aceptable, es necesario sumar las temperaturas horarias, eliminando las lecturas por debajo de 0°C y por encima de 30°C, y dividir la suma por el número total de horas del año.

Como algunas veces sólo se dispone de promedios mensuales, se ha desarrollado una fórmula empírica, que parece trabajar bien en la región Subtropical, para convertir una temperatura promedio mensual en grados centígrados t , a una biotemperatura promedio mensual t^{bio} . La fórmula es la siguiente:

$$t^{bio} = t - \frac{[3 \times \text{grados de latitud}]}{100} \times (t-24)^2$$

Es de esperar que, cuando se aprecie la importancia que tiene la biotemperatura para la agricultura y para el manejo de otros recursos naturales, las estaciones meteorológicas se vean inducidas a calcular y publicar valores de biotemperatura, junto con los promedios usuales de temperatura. Mientras se llega a esta situación, será necesario continuar con las investigaciones fisiológicas y ecológicas, para determinar un valor más exacto del tope máximo de la temperatura.

Los valores de biotemperatura, que representan el factor calor, aumentan logarítmicamente desde la base hasta la parte superior del diagrama de las zonas de vida. Las líneas discontinuas horizontales corresponden a los valores de biotemperatura promedio anual de 1,5°, 3°, 6°, 12° y 24°C; son las líneas guías que demarcan los límites entre las regiones latitudinales, cuyos nombres están en letras mayúsculas al lado izquierdo del diagrama. Debe notarse que los límites reales de las zonas de vida, no coinciden exactamente con las líneas guía sino que forman hexágonos, y por lo tanto, las líneas que demarcan los límites van en zigzag. Las mismas líneas guías de biotemperatura determinan las fajas altitudinales, cuyos nombres aparecen al lado derecho del diagrama. Solamente la región Tropical puede tener todas las fajas altitudinales mostradas en el diagrama. Las otras regiones latitudinales tienen solamente aquellas fajas altitudinales ubicadas arriba de la faja opuesta a la del nombre de la región, y a

esta faja se la considera como la faja basal de la región. Así es que la Faja Montano no existe en la región Templada Fría. En esa región existen las fajas Subalpino, Alpino y Nival. Como se indicó anteriormente, las zonas de vida que tienen límites de biotemperatura iguales, pero que están en regiones diferentes, se diferencian entre sí por otros factores climáticos tales como longitud del día, presión atmosférica y variaciones de la radiación.

Quienes trabajaron inicialmente con el diagrama de las zonas de vida, notarán un cambio entre los nombres de las fajas y de las regiones. Al incluir el tope de temperatura máxima y desarrollar la nueva fórmula de la biotemperatura, se decidió denominar "Subtropical" a la región que antes se llamaba "Baja Subtropical" y "Pre-montano" a la faja que antes se llamaba "Subtropical". Así se eliminó la confusión que pudiera surgir por la similitud de los nombres.

Normalmente uno sabe en cual región latitudinal está trabajando, y puede reconocer la faja altitudinal en que se encuentra. Sin embargo, pueden presentarse dudas con relación a la faja o la región a que pertenece un sitio. Esto puede ocurrir con datos de sitios que uno no conoce personalmente, o de elevaciones sobre el nivel del mar relativamente bajas y cerca del borde más frío de una región latitudinal. En estos casos, la asignación de un sitio a una región y una faja, puede lograrse buscando en la Figura 2 el punto de intersección entre la biotemperatura y la elevación sobre el nivel del mar. No obstante, es preferible aprender a asignar las fajas o las regiones trabajando directamente con la Figura 1, que muestra el diagrama de las zonas de vida, por cuanto la Figura 2 no muestra las interpenetraciones de las líneas de biotemperatura que, de acuerdo con los promedios de precipitación, delimitan exactamente las regiones y las fajas.

La extensión de los ámbitos de temperatura se doblan progresivamente desde la condición de calor limitante hasta la condición óptima. Teóricamente podrían agregarse muchas más regiones y fajas, adicionando en la parte superior del diagrama, líneas guía de $0,75^\circ$, $0,375^\circ$, $0,18125^\circ$, etc. Sin embargo, existe poco interés o parece no ser necesario continuar las divisiones más allá de la Tundra, porque las áreas involucradas en esas categorías de clasificación disminuyen progresivamente, y porque las comunidades que las habitan son, en cada división, progresivamente más simples. Entonces, hasta tanto se presente más interés o mayor necesidad para continuar con las subdivisiones, las áreas con biotemperaturas entre $1,5^\circ$ y 0°C se incluyen todas en la región Polar, o la faja Nival. Las divisiones adicionales podrían tener utilidad en el futuro, si en otros planetas se llegara a encontrar vida basada en nuestro mismo sistema de metabolismo oxígeno-carbono.

Además de las líneas guías de biotemperatura separadas logarítmicamente, que ayudan a demarcar los límites de las fajas altitudinales y de las regiones latitudinales, en el diagrama existe una línea que representa otro importante factor de calor. Se trata de la línea dis-

continua llamada "Línea de Escarcha o de Temperatura Crítica", que divide el grupo de hexágonos formados entre 12° y 24° C. La biotemperatura promedio de esa línea debe estar entre 16° y 18° C; no se ha intentado todavía fijar un valor específico a la línea, porque se supone que el promedio varía algo en las diversas localidades en donde se encuentra.

La línea de escarcha o de temperatura crítica representa la línea divisoria entre dos grandes grupos fisiológicos de plantas. Hacia el lado más caliente de la línea, la mayoría de las plantas son sensibles a las temperaturas bajas; pueden morir cuando ocurre escarcha o heladas, porque no han evolucionado para resistir períodos de frío. Desde la línea de escarcha o de temperatura crítica hacia los polos o hacia la parte alta de las montañas, la flora se ha adaptado a sobrevivir durante períodos más o menos largos de temperaturas bajas, ya sea como semillas, en el caso de las anuales, o como plantas desarrolladas, en el caso de las perennes.

En muchos lugares probablemente la línea no se pueda ubicar exactamente sobre el terreno, porque ésta avanza o retrocede durante ciclos de años más calientes o más fríos. Aun sin considerar los ciclos, es difícil ubicar exactamente la línea sobre el terreno, porque las plantas varían en su sensibilidad a temperaturas bajas ocasionales.

Hasta tanto la localización de la línea haya sido mejor estudiada, ésta se va a definir tentativamente como el límite de la región más fría, sujeta a heladas severas destructivas de la vegetación, por lo menos una vez cada tres años. Con relación a este tópico, un área que pudiera ser objeto de investigación en el continente americano, sería el sur de Florida, porque allí ocurre el límite entre las regiones Templada y la Subtropical.

En las zonas más húmedas, el autor encontró que los cambios de vegetación entre las fajas Premontano y Montano Bajo de la región Tropical, y las fajas Basal y Montano Bajo de la región Subtropical, no coinciden con la línea de heladas destructivas, sino que tales cambios ocurren a elevaciones menores. Una hipótesis del autor indica que la alta humedad del aire no permite alcanzar la temperatura de escarcha, pero que una temperatura baja, aun de 2° C, en condiciones de alta humedad, puede tener un efecto excluyente sobre la vegetación sensible a la temperatura, similar al efecto de las heladas.

Donde ocurren ambas líneas, los cambios de vegetación son determinados por la línea más baja, o sea, la de temperatura crítica. Una situación similar de cambios florísticos puede presentarse en zonas húmedas donde la región Templada limita con la región Subtropical; sin embargo, el autor no ha tenido experiencias directas en áreas donde esa situación se presente, ni ha encontrado referencias en la literatura sobre cambios en la vegetación en tales áreas.

Es evidente que la línea de escarcha o de temperatura crítica constituye la anomalía más notoria en la progresión regular de la distribución de la vegetación desde los polos de la tierra, o desde picos altos

con nieve perpetua, hasta las tierras bajas tropicales. Mientras que los otros cambios significativos entre las comunidades de las regiones y las fajas coinciden con bordes hexagonales, delineados por valores de biotemperaturas espaciados logarítmicamente, los cambios debidos a la escarcha o a la temperatura crítica, ocurren aproximadamente en la mitad de una fila de hexágonos.

Las listas de especies vegetales son marcadamente diferentes a uno y otro lado de la línea de escarcha o de temperatura crítica, a pesar de que las comunidades estén dentro del mismo hexágono. También las plantas cultivadas son diferentes, de tal manera que el uso de la tierra, a ambos lados de la línea, muestra diferencias bien marcadas. Un ejemplo claro de tales diferencias ocurre en los trópicos húmedos con el café; este cultivo llega hasta la parte superior de la faja Premontano, y allí, abruptamente, deja paso a los pastizales para ganado de leche o al cultivo de los cereales o de la papa.

Dada la importancia que asigna el hombre a los aspectos prácticos del uso de la tierra y la diferenciación de especies cultivadas, parece que la única solución lógica a problemas de clasificación, es dar nombres separados a las regiones y/o fajas constituidas por las mitades del hexágono, que aparecen en el diagrama a uno y otro lado de la línea de escarcha o temperatura crítica. Por lo demás, esta solución está, en general, de acuerdo con las denominaciones ecológicas y geográficas consignadas en la literatura, para nombrar en el pasado a las regiones latitudinales y a las fajas altitudinales. En consecuencia, las zonas de vida delimitadas por las mitades de hexágonos reciben nombres diferentes.

Sin embargo, es interesante notar que los hexágonos entre 12° y 24°C de biotemperatura son unidades homogéneas desde el punto de vista fisonómico. Las investigaciones ecológicas realizadas en años pasados en Costa Rica, mostraron que los bosques o las zonas de vida de la misma provincia de humedad de las fajas Premontano y Montano Bajo, tienen idénticos índices de complejidad. Para este índice, que se discute detalladamente en el Capítulo 3 se utilizan los datos de la altura del rodal, el área basal, la densidad y el número de especies arbóreas, parámetros que se consideran apropiados para describir la fisonomía de una comunidad boscosa.

Resumiendo, la separación en dos regiones, dos fajas y, por consiguiente, dos grupos de zonas de vida, parece justificarse por razones de orden práctico; sin embargo, desde el punto de vista fisonómico, la fila de hexágonos entre 12° y 24°C , constituye un solo grupo de zonas de vida.

Los hexágonos incompletos en la base del diagrama, correspondientes a las zonas de vida basales de la región Tropical, indican que en la tierra existe sólo una porción de estas zonas de vida. Si los hexágonos estuvieran completos, se extenderían hasta la próxima línea guía de biotemperatura, que, teóricamente, sería 48°C . En la realidad, las biotemperaturas promedias anuales a duras penas sobre-

pasan los 27°C en cualquier lugar de la tierra; por lo tanto, en la región tropical, aun al nivel del mar, se presentan áreas de extensión apreciable que caen dentro de los triángulos de transición inferiores de la segunda fila de hexágonos, es decir, dentro de la faja Pre-montano Tropical.

AMBITOS ALTITUDINALES Y LATITUDINALES DE LAS ZONAS DE VEGETACION

En la Figura 2 se da una aproximación general de los ámbitos de elevación de las fajas altitudinales. Estos valores son útiles para establecer transectas en sitios determinados, pero no deben ser interpretados muy literalmente. La localización específica de los valores de las líneas guía de biotemperatura, cambia con la latitud y con algunos factores locales, como el flujo del aire o los vientos reinantes, la exposición de la pendiente, la topografía y la precipitación.

El ámbito de las elevaciones entre los pares sucesivos de líneas guía de biotemperatura, o sea, 3° -6°, 6° -12°, y 12° -24°, muestra una evidente progresión geométrica de 500, 1.000 y 2.000 m. La faja basal de la región tropical alcanza una elevación máxima de más o menos 1.000 m. Esto se debe a que, como se indicó anteriormente, en el mundo se presenta sólo una porción del ámbito teórico de biotemperatura basal tropical. Si este ámbito se extendiera hasta donde teóricamente debiera extenderse, es decir, hasta 48°C, la faja Basal Tropical presentaría un ámbito de elevación de 4.000 m.

También teóricamente, la faja Alpina, entre 1,5° y 3°, debería tener un ámbito de 250 m y el área restante, entre 1,5° y 0°, debería tener otros 250 m de elevación.

En la realidad, los ámbitos de elevación tienden a expandirse considerablemente en las montañas altas y más aún en regiones cercanas a los polos. Las pequeñas variaciones de temperatura tienen mayor influencia relativa, cuando se relacionan con ámbitos estrechos de temperatura. Sin embargo, la razón principal de la expansión de los ámbitos altitudinales, se debe a la relación cambiante entre la altura decreciente de la vegetación, y los métodos usuales de medir las temperaturas a una determinada altura del suelo.

En las montañas altas, las plantas que alcanzan unos pocos centímetros de altitud, están afectadas, más íntimamente por las temperaturas de la parte superior del suelo y de las rocas superficiales, que por las temperaturas del aire, que normalmente se toman a más de un metro sobre el nivel del suelo. En áreas montañosas como en la parte superior del Himalaya y en las pendientes de las montañas Brooks, en Alaska, se encuentran plantas de Tundra que se extienden sobre un amplio ámbito altitudinal. Aun pueden encontrarse casos más raros, como el de líquenes creciendo sobre afloramientos rocosos expuestos en las montañas, a pocos kilómetros del polo sur. En este último

ejemplo, el calentamiento de las rocas durante cortos períodos del año, crea una biotemperatura positiva en sólo unos pocos centímetros de la superficie de las rocas. Es dudoso que una estación que mida la temperatura de manera típica, registre en esos sitios alguna temperatura positiva.

Los ámbitos de las regiones, en grados de latitud, son más irregulares que los ámbitos de las fajas altitudinales. Los ámbitos de las regiones se ven afectados fuertemente por factores tales como la forma de los continentes, las corrientes marítimas, los lagos y los ríos, y las cadenas montañosas en relación con los vientos dominantes. Sin embargo, puede mantenerse el principio general de una progresión logarítmica de latitud, entre las líneas guía de temperatura. De manera análoga a los ámbitos en metros de las fajas altitudinales, se presenta también sólo un desarrollo parcial en la base de la región tropical, y una ampliación de las regiones en donde prevalecen temperaturas relativamente bajas.

En el Cuadro 1 se presentan los resultados de un intento de cuantificación de los ámbitos regionales en grados de latitud, en donde se muestra el patrón teórico de tales ámbitos. Debe indicarse que este es sólo un cuadro de valores estimados, que se presenta con el propósito de estimular futuros intentos y estudios sobre la distribución de las regiones latitudinales.

CUADRO No. 1. Extensiones teóricas aproximadas de las regiones de vegetación en grados de latitud.

Región	Ambito de biotemperatura entre las líneas guía	Ambito en latitud		Ambito en grados de latitud
Polar	0° a 1,5°	90°	a 67°22,5'	22°37,5'
Subpolar	1,5° a 3°	67°22,5'	a 63°45'	3°37,5'
Boreal	3° a 6°	63°45'	a 56°30'	7°15'
Templada fría	6° a 12°	56°30'	a 42°	14°30'
Templada	12° a 17°±	42°	a 27°30'	14°30'}
Subtropical	17°± a 24°	27°30'	a 13°	14°30'}
Tropical	Más de 24°	13°	a 0°	13°

290

PRECIPITACION

La precipitación es el segundo de los factores utilizados para definir climáticamente las zonas de vida. El valor usado es el total anual

promedio de agua, en milímetros, que cae en forma de lluvia, nieve, granizo o cellisca. Se excluye el agua que se condensa directamente sobre la vegetación o el suelo, tal como el rocío, a pesar de que en algunos sitios esa humedad constituye una cantidad tal, que ejerce apreciable influencia sobre la vegetación. La razón principal para no incluir esa agua en el total de la precipitación, es que las estaciones meteorológicas típicas no la incluyen en los registros. Las estaciones registran sólo la precipitación captada en un recipiente colocado sobre la superficie del suelo, en un espacio abierto, libre de vegetación superior. Cuando es apreciable la cantidad de agua proveniente del rocío o de la niebla se considera como un componente de las condiciones atmosféricas.

Los valores promedios de la precipitación aumentan de izquierda a derecha en el diagrama. Las líneas guía de la precipitación promedia anual cruzan el diagrama desde la parte inferior izquierda, hasta la superior derecha, formando un ángulo de 60° con las líneas guía horizontales, que representan la biotemperatura. Como en el caso de la temperatura, las líneas guía de precipitación no coinciden con los límites de las zonas de vida, sino que determinan, con otras líneas guía, los puntos medios de cuatro de los lados de los hexágonos. Los valores de las líneas guía de precipitación también aumentan logarítmicamente a lo largo del diagrama.

Ocasionalmente se encuentran sitios con precipitación promedia anual tan baja o tan alta, que no encajan en ninguno de los hexágonos del diagrama. Como las áreas involucradas en estos casos son de poca extensión, la simetría del diagrama no ha sido alterada para incluir tales áreas. Sin embargo se puede colocar un punto con los datos de un sitio y establecer un nombre para la zona de vida pertinente, utilizando la prolongación de los valores de precipitación y los nombres de las provincias de humedad.

Por ejemplo, la zona de vida en un sitio de poca elevación en la región Templada con sólo 40 mm de precipitación anual promedia y con 15°C de biotemperatura anual promedia, podría denominarse zona de vida Basal Superárida Templada para diferenciarla de la zona de vida Basal Perárida (o Desierto) Templada, que aparece en el borde izquierdo del diagrama. Al lado derecho, la zona de vida de un sitio a 600 m.s.n.m., con 5°C de biotemperatura anual promedia y con 2.500 mm de precipitación anual promedia, podría denominarse zona de vida Subsaturada Subalpina Templada Fría, para diferenciarla de la zona de vida Superhúmeda (o Bosque Pluvial) Templada Fría, que aparece en el borde derecho del diagrama.

Cuando se trabaja localmente y en áreas donde se utiliza sólo una porción del diagrama, es posible extender las líneas y formar los hexágonos, para así poder incluir cualquier zona de vida que caiga fuera del diagrama simétrico de la Figura 1.

HUMEDAD

La humedad es el tercero y último factor climático que determina los confines de las zonas de vida.

La asociación directa de la humedad con la precipitación ha dado lugar a algunas confusiones en la literatura. Aunque existe una correlación directa entre humedad y precipitación a lo largo de una línea de temperatura dada dentro de una región latitudinal o una faja altitudinal, no es cierto que esa correlación pueda aplicarse para el mundo considerado como un todo. La misma precipitación promedia anual, que da origen a un ambiente muy húmedo en la región Subpolar o en la faja Alpina, sólo alcanza a producir condiciones áridas cuando ocurre en las regiones bajas tropicales. La razón de este fenómeno es que la humedad del ambiente está determinada por la relación entre temperatura y precipitación, independientemente de otras fuentes de humedad.

Parece que actualmente no es factible conseguir medidas climáticas o meteorológicas, para obtener la serie apropiada de valores que definan la coordenada de humedad en el diagrama de las zonas de vida. La medida que funciona adecuadamente se llama relación de evapotranspiración potencial. La evapotranspiración potencial es la cantidad teórica de agua, que podría ser cedida a la atmósfera, por la cobertura natural del área, en un clima zonal y un suelo zonal, si existiera agua suficiente, pero no excesiva, durante toda la estación de crecimiento. En el Capítulo 7, El Agua, se presenta una discusión detallada de la evapotranspiración potencial y de los ensayos realizados para medirla o derivarla.

Ya que tanto la evaporación como la transpiración están directamente correlacionadas con la temperatura, si los otros factores son iguales, la evapotranspiración potencial promedia anual de cualquier lugar, puede determinarse multiplicando la biotemperatura promedia anual por el factor 58,93.

La relación de evapotranspiración potencial se determina dividiendo el valor de la evapotranspiración potencial promedia por el valor de la precipitación promedia anual. Dado que la evapotranspiración potencial es la cantidad de agua que, potencialmente podría utilizar la vegetación madura normal de un sitio en una asociación climática, y puesto que la precipitación es la cantidad de agua disponible para el uso potencial en transpiración de las plantas y en evaporación, es fácil entender que la relación de evapotranspiración potencial sea una medida apropiada de la humedad, y que esta medida pueda utilizarse para una comparación relativa de sitios distintos.

Los valores de la relación de evapotranspiración potencial aumentan de derecha a izquierda en el diagrama, aunque este aumento de la relación significa realmente una disminución de la humedad efectiva. Las líneas guía de la evapotranspiración potencial, se han trazado de tal manera que se cruzan con las de temperatura y de la precipitación

en un ángulo de 60° . Como sucede con las otras medidas, las líneas guía de la relación de evapotranspiración potencial, al cruzarse con las de precipitación y temperatura, determinan los puntos medios de los lados de los hexágonos de la zona de vida. De esta manera, las intersecciones de los planos dados por los tres tipos de coordenadas, determinan o definen con exactitud todos los planos del poliedro, tanto en latitud como en altitud.

Las bandas regionales, latitudinales y altitudinales, demarcadas por pares de líneas guía de evapotranspiración potencial, son las provincias de humedad, y sus nombres aparecen en la parte inferior del diagrama. Los nombres de las regiones latitudinales, de las fajas altitudinales y de las provincias de humedad, se escogieron teniendo en cuenta la terminología científica usada corrientemente; sin embargo, donde no fue posible, se seleccionaron otros nombres de acuerdo con el patrón general del diagrama.

DETERMINACION DE LA ZONA DE VIDA CON DATOS CLIMATICOS

Para determinar, con datos climáticos, la zona de vida a que pertenece un sitio dado, se necesita solamente la biotemperatura promedio anual, la precipitación promedio anual y la elevación sobre el nivel del mar. Las escalas logarítmicas de la biotemperatura aparecen en dos columnas verticales en los extremos derecho e izquierdo del diagrama: los intervalos de las escalas son de $0,5^\circ\text{C}$ entre $1,5^\circ$ y 10°C , y de 1°C después de 10°C . La línea de biotemperatura correspondiente a un sitio dado, se visualiza colocando horizontalmente un objeto recto, por ejemplo, una regla, entre las dos escalas descritas. En seguida se hace lo mismo con las escalas de precipitación, que están en la base y a la derecha del bloque de hexágonos. Los intervalos de la escala de precipitación varían desde 25 mm en el extremo seco, hasta intervalos muchos mayores en el extremo húmedo.

El punto donde se cortan las líneas de precipitación y de biotemperatura, determina la localización del sitio en cuestión. También podría calcularse el valor de la relación de evapotranspiración potencial, y trazarse una línea, utilizando la escala de este valor, indicada en la base y a la izquierda del bloque de hexágonos; sin embargo, no es necesario trazar esta tercera línea porque, como es obvio, se necesitan sólo dos líneas para localizar exactamente un sitio.

Después de localizar el punto dentro de uno de los hexágonos, debe definirse la región latitudinal, para tener así determinada correctamente la zona de vida, lo cual se logra utilizando la altura sobre el nivel del mar del sitio dado. A grandes rasgos, los ámbitos de altitud máximos de las fajas basales de cada una de las regiones latitudinales, indicadas a la izquierda del diagrama, o de las fajas altitudinales, indicadas a la derecha, son los siguientes: Tropical 1.000 m, Subtro-

pical 1.000 m, Templada 1.000 m, Templada fría 1.000 m, Boreal 500 m, Subpolar 250 m, y Polar indefinido.

Por ejemplo, una estación con 8°C de biotemperatura promedia anual y 350 mm de precipitación promedia anual, caería en el hexágono denominado *Estepa*, que está en el nivel de la región *Templada fría* y la faja altitudinal *Montano*. Si la estación estuviera a 200 m.s.n.m. sería una zona de vida basal y su nombre correcto sería *Estepa Templada Fría*. Si la estación registrara los mismos valores de temperatura y de precipitación, pero estuviera a 1.200 m.s.n.m., entonces no podría ser una zona de vida basal de la región *Templada Fría*, porque estaría por encima del ámbito total de elevación de la faja basal de esa región.

Se puede determinar la zona de vida correcta de un punto elevado, calculando la temperatura a nivel del mar bajo ese punto. Esto puede lograrse tomando un equivalente de 6°C por cada 1.000 metros de elevación. En el caso anterior del sitio a 1.200 m.s.n.m. el cálculo sería $1,2 \times 6 = 7,2$; agregado este valor a la temperatura real del sitio, que es de 8°C, sumaría 15,2°C. Esta sería la temperatura al nivel del mar correspondiente al punto elevado que, por lo tanto, caería en la región *Templada*; es decir, que ese punto estaría en la zona de vida *Estepa Montana Templada*.

Otra manera de determinar la zona de vida es utilizando el gráfico de la Figura 2. Tomando 8°C y 200 m.s.n.m., las líneas se cruzan en la faja Basal de la región *Templada Fría*, y tomando 8°C y 1.200 m.s.n.m., las líneas se cruzan en la faja *Montano* de la región *Templada*. Sin embargo, como se indicó anteriormente, es preferible basarse en los ámbitos altitudinales máximos, y calcular la zona de vida correcta en el mismo diagrama de las zonas de vida.

Las líneas más gruesas de los hexágonos son los límites de cada zona de vida. Como se nota en el diagrama, las líneas de biotemperatura, precipitación y relación de evapotranspiración potencial, forman seis triángulos en cada hexágono. Estos triángulos son zonas de transición. Dentro de cada triángulo, dos de los tres factores principales corresponden a la misma región o faja, la misma provincia de humedad o a la misma banda de precipitación a que corresponde el cuerpo principal del hexágono. El tercer factor corresponde a la región o faja, provincia o régimen de precipitación del hexágono vecino. Este fenómeno es suficiente para explicar la naturaleza transicional de las asociaciones que caen dentro de los triángulos.

Con mucha frecuencia resulta que, cuando los recolectores de plantas o animales se refieren a localidades especialmente interesantes para la recolección, tales localidades caen dentro del área de tres triángulos vecinos, o sea, donde convergen tres zonas de vida. Por otro lado, cuando están cartografiándose áreas con pocas o ninguna estación meteorológica, a veces se encuentran sitios que, al principio, son difíciles de ubicar dentro de alguna zona de vida; casi siempre tales sitios caen dentro de uno de los triángulos de transición.

Una de las ventajas del diagrama de las zonas de vida consiste en que, cuando en él se localizan dos sitios de la misma región general, se pueden notar fácilmente las relaciones climáticas relativas de los dos sitios, y se pueden visualizar las zonas de vida que deben ocurrir en el territorio intermedio entre los dos sitios.

Un ejemplo de lo anterior ocurrió al autor en Méjico. Se planeaba hacer un viaje desde la ciudad de Méjico hasta un criadero de peces en las montañas. La ciudad de Méjico cae en la zona de vida Bosque Seco Montano Bajo Subtropical, y los datos climáticos y de topografía indicaban que el criadero estaba ubicado en la zona de vida Bosque muy Húmedo Montano Subtropical. Una mirada rápida al diagrama muestra dos zonas de vida intermedias entre los dos sitios mencionados; por lo tanto para ir de Méjico al criadero de peces, obligatoriamente habría de atravesarse, o bien la zona de vida Bosque Húmedo Montano, o el Bosque Húmedo Montano Bajo. Sucedió que, al ascender al criadero, el aumento de la precipitación fue proporcionalmente mayor que la disminución de la temperatura, de tal manera, que la ruta pasó del Montano Bajo Seco al Húmedo y de aquí cruzó al Montano Muy Húmedo. Conociendo las dos posibilidades esperadas, fue más fácil seguir los cambios taxonómicos y fisonómicos que presentaba la región intermedia.

CAPITULO 3

LA ASOCIACION

DIVISION DE UNA ZONA DE VIDA EN ASOCIACIONES

Las zonas de vida constituyen solamente la primera categoría de las divisiones ambientales. Ellas son de gran utilidad para desarrollar estudios y comparaciones a nivel general, pero se necesitan subdivisiones para adelantar análisis más específicos, y para incluir en el sistema de clasificación factores ambientales de segundo orden como suelos, drenaje, topografía, vientos fuertes, nieblas y los varios patrones de distribución de la precipitación.

Sin embargo, no debe olvidarse que el calor, la precipitación anual y la humedad continúan siendo los factores primordiales que rigen el ambiente. Quienes trabajan en ámbitos relativamente locales, a menudo llegan a creer que los factores ambientales de segundo orden, tienen tanta o mayor importancia que los factores calor, precipitación y humedad. Por ejemplo, la correlación entre los suelos de los estuarios cenagosos y los manglares, está tan fija en la mente de los investigadores tropicales, que a menudo ellos olvidan la existencia de los numerosos ejemplos de estuarios cenagosos en la zona templada con vegetación diferente a los manglares. No puede negarse la importancia de las condiciones edáficas, pero ésta es secundaria cuando se compara con la de los factores climáticos principales.

Utilizando ámbitos significativos de variación de los factores de segundo orden, cada zona de vida puede subdividirse en ecosistemas que comprenden grupos de condiciones ambientales de menor extensión; esos ecosistemas corresponden a comunidades naturales, que, en condiciones no alteradas, están ocupadas por organismos evolucionados adaptados al medio y que, realmente, se sienten en casa dentro de esas condiciones.

El punto importante para recordar es que una comunidad definida de organismos está, en condiciones naturales, asociada con un ámbito específico de condiciones ambientales dentro de una zona de vida. Parece ser que "asociación" sea el nombre lógico para denominar ese ámbito específico de condiciones ambientales.

Puede, entonces, asignarse un nombre a la unidad ambiental específica, y puede también cartografiarse una área fija, relativamente

permanente, sin importar que la comunidad original de plantas y animales permanezca natural, sin disturbios, o que, por el contrario, haya desaparecido o haya sido alterada sensiblemente por el hombre.

Es decir, la asociación se define aquí como una área con un ámbito definido de factores ambientales, la que, bajo condiciones naturales no alteradas, está ocupada por una comunidad típica de organismos; las comunidades de esas áreas deben ser, o deben haber sido, significativamente diferentes para mantener la asociación aparte del resto de asociaciones de la zona de vida. Para determinar las diferencias entre las asociaciones no se necesitan las características de la zona de vida, por cuanto cualquier otra asociación en otra zona de vida será automáticamente, diferente por razón de los factores climáticos que definen las zonas de vida.

Mientras que las zonas de vida, o divisiones de primera categoría, se establecieron con ámbitos de factores climáticos universales, las asociaciones se determinan por medio de factores ambientales de valor más restringido. Por ejemplo, la inversión del patrón de las lluvias, que normalmente caen en la estación caliente del año, a condiciones secas durante la estación caliente y lluviosa durante la fría, conocidas como el clima Mediterráneo, son condiciones que se dan en unos pocos lugares de la tierra. Otros ejemplos comunes son los climas monzónicos; las áreas donde las nubes hacen contacto casi permanente con las pendientes de las montañas; las napas freáticas elevadas; las áreas de rocas calcáreas o de serpentina; y los suelos excesivamente salinos.

Generalmente es más fácil distinguir las asociaciones dentro de una zona de vida reconociendo los diferentes grupos de organismos que ocupan el sector. A causa de su inmovilidad las unidades de vegetación son más fáciles de observar, pero esto no quiere decir que ellas, necesariamente, caractericen mejor la comunidad que la vida animal. Con frecuencia la posibilidad de reconocer unas pocas especies de plantas, ha conducido a la denominación de una asociación por medio de combinar los nombres de dos o tres de las especies vegetales dominantes. El procedimiento ayuda localmente a nombrar las asociaciones, pero no puede aplicarse en un sistema global.

A excepción de unas pocas especies, que por distribución natural se han dispersado por todo el globo, la mayoría de ellas están confinadas a regiones biogeográficas específicas. Por lo tanto, cuando se trata de un sistema mundial, no se considera conveniente el utilizar nombres de especies para denominar o clasificar las asociaciones. Este método si podría utilizarse para establecer sinónimos o nombres vulgares locales para las asociaciones.

Por otro lado, una asociación o una zona de vida, que por definición, están enmarcadas dentro de ámbitos únicos de condiciones ambientales, incluirán un grupo de nichos, que pueden ser idénticos en dos o más regiones biogeográficas. Las especies de cada localidad se han desarrollado del material disponible a través de un largo período

evolutivo, para llenar los nichos de la asociación. Dada la cantidad de material vegetal disponible en el mundo, es casi imposible que existan todavía nichos sin ocupar, a excepción de ciertos sitios aislados como islas oceánicas y picos de altas montañas. Sin embargo, en relación con los animales y en especial animales grandes, parece que todavía hay nichos sin ocupar, aun en grandes áreas.

Las especies vegetales que ocupan un nicho específico en una asociación específica, tienen el mismo aspecto fisonómico, aunque no estén relacionadas taxonómicamente. Pueden citarse como buenos ejemplos de este fenómeno, las Cactaceae en las Américas y las Euforbiaceae en el suroeste de Africa, por un lado, y, por el otro, los frailejones de la familia Compositae en los páramos del extremo norte de los Andes, y las Asclepiadaceae en el Kilimanjaro de Africa.

En las plantas la fisonomía armoniza con el nicho, pero en los animales el nicho es básicamente su actividad, y la correlación entre el nicho y la fisonomía es, en general, poco evidente y menos marcada que en el caso de las plantas. Se han hecho muy pocos estudios de correlación entre la vida animal y vegetal, en dos o más regiones biogeográficas y, por lo tanto, con la evidencia actual sólo pueden adelantarse algunas especulaciones.

Además, cuando se denominan las asociaciones con nombres de especies, se impide la comparación entre ellas por medio de la literatura, pues no se puede tener certeza de estar trabajando con la misma o con diferentes asociaciones.

Aún tratándose de la misma zona de vida entre una región biogeográfica, la utilización de listas de especies de las asociaciones oscurece su distintividad. Muchas especies de plantas y animales se encuentran a través de varias asociaciones o aún dos o más zonas de vida. La evidencia de su presencia, dada en una lista, puede no ser de ayuda en la clasificación mientras su fisonomía, si es planta, o su actividad, si es animal, pueden ser muy distintas en las dos o más asociaciones.

Un ejemplo es el mangle rojo, *Rhizophora mangle*, que se encuentra comúnmente en las costas cenagosas del continente americano. Específicamente, parece que este árbol dominante es lo que caracteriza una asociación extensiva. Pero si se considera la altura de los rodales en varias zonas de vida, se notará que la asociación es diferente en cada una de ellas. Además, si se efectuaran estudios cuidadosos, muy posiblemente se encontrarían otras diferencias a las ya obvias de la altura del dosel superior.

Otro ejemplo es el oso negro del norte, que puede desarrollar actividades distintas en las diferentes asociaciones. Algunas veces el oso se alimentará de nueces de haya, *Fagus* spp., en las lomas, donde abunda esta especie; otras se alimentará de ranas en los pantanos de cedro, *Thuja* spp. Podría decirse que el oso negro es un elemento común a ambas asociaciones, con la diferencia de ocupar nichos distintos en cada una de ellas.

EL CONCEPTO DE ASOCIACION

Una asociación natural no perturbada puede definirse como un ámbito de condiciones ambientales dentro de una zona de vida, junto con sus seres vivientes, cuyo complejo total de fisonomía de las plantas y de actividad de los animales es único. La misma asociación puede encontrarse en áreas muy separadas sobre la faz de la tierra, y compuesta de grupos de especies totalmente diferentes.

En la literatura se presenta un debate considerable, sobre si realmente existe una unidad distinta correspondiente a una asociación, y sobre las características de la misma. El problema es, en esencia, el mismo que el de la definición de las especies; algunas veces las especies y las asociaciones son claramente distintas unas de otras, mientras que en otros casos surge el debate sobre dónde poner las líneas divisorias. A pesar de todo, así como la diferenciación de especies es esencial para la ciencia taxonómica, la ecología debe desarrollar sistemas adecuados para clasificar asociaciones o ecosistemas, si quiere convertirse definitivamente en una ciencia.

Debe tomarse en cuenta que las asociaciones naturales vienen siendo cada vez más alteradas por la creciente actividad humana. Por lo tanto, es necesario aprender a definir y a nombrar las asociaciones por sus rangos de factores ambientales, dentro de la zona de vida, de tal forma que puedan delimitarse áreas permanentes, sin importar la actual cobertura o el uso de la tierra. Estos aspectos de cobertura y de uso de la tierra están sujetos a cambios durante períodos relativamente cortos, y forman parte del sistema de clasificación como una tercera categoría, definiendo así el estado natural o artificial de la vida animal y vegetal dentro de la asociación. La segunda categoría, la de las asociaciones, se define por ámbitos de factores ambientales secundarios dentro de la primera categoría, la de las zonas de vida, que se define por ámbitos de los factores climáticos principales.

Las asociaciones han recibido menos atención de los zoocólogos que de los fitoecólogos. No obstante, como los animales están ligados a la vegetación en toda la cadena alimenticia, la misma asociación que es obvia para el fitoecólogo, debería serlo para el zoocólogo. A primera vista parece resaltar lo limitado del área, porque los pájaros y los animales más grandes y conspicuos actúan en distintas asociaciones adyacentes y aun en zonas de vida contiguas. Pero estos grupos representan una porción pequeña del total de la vida animal en una asociación. Los insectos, las arañas, los gusanos y otros animales son mucho más numerosos pero menos conspicuos y sus movimientos son más restringidos.

Por lo tanto, aunque algunas plantas y animales ocupen nichos diferentes en más de una asociación, el conjunto total de organismos y el ambiente físico serán diferentes en una y otra asociación. Un nicho es considerado aquí como una oportunidad de ocupar un espacio o utilizar un alimento dentro de una comunidad. Por causa de su

movilidad los animales más grandes y los pájaros pueden aprovechar varios nichos pequeños o temporales, distribuidos sobre una área de gran extensión. Sin embargo, tales especies deben considerarse como parte de la comunidad, aunque se trate de seres transitorios que llegan por un tiempo corto cada año para aprovechar una determinada fruta. Otra alternativa, la de delimitar áreas más extensas para incluir los animales más grandes, resultaría en unidades de formas caprichosas y con sobreposiciones mutuas, lo cual no podría sistematizarse.

CLASES DE ASOCIACIONES

Aun cuando sea posible establecer muchas combinaciones, las asociaciones pueden agruparse en cuatro clases básicas que son: climáticas, edáficas, atmosféricas e hídricas.

Una asociación climática o zonal es una área ocupada por una comunidad en un suelo zonal y un clima zonal. Se deduce entonces, que en la asociación climática ningún factor ambiental complica los factores climáticos principales que determinan la zona de vida, y, por lo tanto, es obvio que sólo una asociación climática puede existir en cada zona de vida. Como esta asociación es la más representativa de la zona de vida, se ha colocado el nombre de la comunidad en cada hexágono del diagrama.

Las asociaciones climáticas ofrecen la mejor oportunidad para observar y estudiar el patrón regular de ciertos efectos, ejercidos por los factores climáticos principales o de primer orden, sobre la fisonomía de la vegetación, las actividades de los animales y la naturaleza del suelo. Utilizando un bloque triangular de seis hexágonos del diagrama se pueden seleccionar tres asociaciones climáticas, en tal forma que uno de los tres factores climáticos principales sea constante, y los otros dos varíen. Como esto puede hacerse para cada uno de los factores, sería posible analizar, basados en datos de campo de cada asociación, los efectos de cada uno de los factores climáticos principales sobre la comunidad y sobre el suelo que la soporta.

Una asociación edáfica es el área ocupada por una comunidad en un suelo azonal o intrazonal. La mayoría de las variaciones edáficas tienden a influir sobre el balance del agua o de la humedad; por lo tanto, dan lugar a asociaciones realmente más secas o más húmedas que la asociación climática correspondiente. Por ejemplo, los suelos arenosos drenan y se secan más rápido, dando lugar a sitios más secos, mientras que una napa freática alta suministra humedad con mayor eficiencia que la suministrada por la sola lluvia, produciendo una comunidad más húmeda. Efectivamente, los resultados son el movimiento aparente a la izquierda o a la derecha de las condiciones climáticas en este punto en el diagrama.

Pero hay otros casos en los que las variaciones son más complejas. Un estrato cementado ("hard pan") en el suelo, afecta el drenaje

adversamente y produce condiciones más húmedas durante la estación lluviosa, y más secas durante la estación seca. Los suelos menos fértiles y las tierras salinas afectan la fisonomía de la vegetación en forma análoga.

Una asociación atmosférica es el área ocupada por una comunidad en un clima azonal. Como ejemplos de climas azonales pueden citarse los climas mediterráneos y los monzónicos, los climas de áreas boscosas nubladas y los de áreas de vientos fuertes, como las crestas de montañas ubicadas entre picos o algunos litorales. Al igual que en las asociaciones edáficas, la mayoría de las variaciones en la fisonomía de la vegetación, son el resultado de condiciones efectivamente más secas o más húmedas, causadas por variaciones atmosféricas. Los climas monzónicos son aquellos en los que la precipitación anual se concentra en un período más corto que el de un clima zonal. Así, en una zona de vida muy húmeda, donde la asociación climática tiene un período de sequía de dos meses o menos, las condiciones monzónicas dan lugar a condiciones muy húmedas durante la estación lluviosa, seguidas por un largo período de sequía, que es atípico o azonal para la cantidad de precipitación anual.

Una asociación hídrica es una área ocupada por una comunidad sobre terrenos vadosos, en donde el suelo está cubierto de agua durante todo o casi todo el año. Esta categoría incluye áreas de aguas dulces, salobres, y marinas pero lógicamente excluye todas las áreas de aguas profundas. En estas últimas, que son de mayor interés para zoocólogos, se necesita desarrollar un esquema o gráfico de zonas de vida de aguas profundas, antes de desarrollar cualquier sistema de clasificación.

Algunas asociaciones pueden ser diferentes de las climáticas, tanto a causa de condiciones edáficas como atmosféricas, que afectan el mismo sitio. Como ejemplo de asociaciones edafoatmosféricas puede citarse un área de bosque nublado que crece sobre roca calcárea, de tal manera que ni el suelo ni el clima son zonales; otro ejemplo es un matorral de playa en suelos de pura arena y expuesta a vientos salinos. Los suelos vadosos o con aguas superficiales van desde lodo hasta arena, grava y rocas, aun dentro de la misma zona de vida; por lo tanto, en estos casos podría surgir también una clasificación doble de asociaciones edafohídricas.

Las zonas de vida pueden tener, además de la asociación climática, varias asociaciones edáficas, atmosféricas o hídricas. Algunas combinaciones de éstas, pueden encontrarse en una sola zona de vida en un área o región, pero también es posible encontrar una zona de vida con una sola asociación, especialmente en regiones montañosas en donde una zona de vida puede ocupar un área muy reducida.

En la lista siguiente se incluyen los tipos de asociaciones que pueden encontrarse en las diferentes clases discutidas previamente:

ASOCIACION CLIMATICA

Areas con distribución estacional normal de la biotemperatura y la precipitación en relación con la latitud, la elevación, la ubicación hemisférica y la precipitación anual total. Pendiente suave o moderada. Suelos residuales maduros, derivados de materiales parentales mineralógicamente completos y meteorizados bajo la acción del clima reinante. Condiciones atmosféricas, geológicas, topográficas o edáficas normales o no complicadas.

ASOCIACIONES ATMOSFERICAS CALIENTES Y FRIAS

Areas con:

Distribución estacional anormal de la biotemperatura en relación con la latitud y/o la elevación (Ejemplo: climas "marinos").

Biotemperaturas promedias excepcionalmente altas o bajas, en relación con la latitud y/o la elevación, a causa de la advección de calor o frío de corrientes oceánicas, grandes masas de agua interiores, glaciales o a causa de liberación orográfica de calor latente en el sotavento de grandes montañas.

Ocurrencia periódica de escarcha o de temperaturas nocturnas congelantes, en sitios poco elevados cerca del ecuador, en donde normalmente no ocurre la escarcha.

ASOCIACIONES ATMOSFERICAS SECAS

Areas con:

Estación o estaciones secas de duración mayor que la normal, y concentración de la precipitación en un período del año más corto que lo normal, en relación con la zona de vida (Ejemplo: climas monzónicos).

Vientos excepcionalmente fuertes y persistentes (Ejemplo: crestas de montañas expuestas y litorales).

Concentración de la precipitación en los meses más fríos del año (Ejemplo: climas mediterráneos).

ASOCIACIONES ATMOSFERICAS MUY HUMEDAS

Areas con:

Precipitación bien distribuida durante el año, o sea, más uniformemente que lo normal en relación con la zona de vida; ausencia de una estación seca bien marcada (Ejemplo: climas "marinos").

Contacto frecuente de la niebla y las nubes con la vegetación (Ejemplo: bosques nublados).

Condiciones de secamiento inferiores a las normales a causa de nubosidad permanente.

Combinaciones de las condiciones anteriores.

ASOCIACIONES EDAFICAS SECAS

Areas con:

Suelos muy superficiales o afloramientos rocosos.

Suelos muy pedregosos o con mucha grava.

Suelos arenosos excesivamente permeables.

Suelos excesivamente drenados, con pendientes muy pronunciadas.

Suelos bien drenados con alta concentración de carbonatos y otras sales.

Suelos con una capa superficial dura.

ASOCIACIONES EDAFICAS SECAS-HUMEDAS

Areas con:

suelos alternativamente secos y saturados debido a Napa freática elevada sobre una capa de arcilla endurecida (Ejemplo: planosoles).

Desbordamientos de los ríos hacia depresiones de contracorrientes. (Ejemplo: suelos hidromorfos y aluviales de drenaje imperfecto).

Predominancia de arcillas monmorilloníticas sobre terrenos casi planos (Ejemplo: grumosoles).

Inundaciones cíclicas de aguas salinas o salobres ocasionadas por las mareas (Ejemplo: manglares, juncales y pantanos salinos de gramíneas).

ASOCIACIONES EDAFICAS MUY HUMEDAS

Areas con:

Drenaje interno y externo lentos o exceso de agua dulce proveniente de la precipitación (Ejemplo: vegas inundables mal drenadas, y depresiones de valles en regiones con precipitación total anual alta o bien distribuida durante todo el año).

Filtración lateral persistente de las aguas del suelo hacia suelos de superficie más baja.

Napa freática alta durante todo el año.

Inundaciones frecuentes causadas por desbordamientos de arroyos o ríos.

ASOCIACIONES EDAFICAS FERTILES

Areas con suelos inmaduros significativamente más fértiles que los suelos zonales desarrollados en la zona de vida (Ejemplo: hoyas de inundación, terrazas aluviales, suelos volcánicos desarrollados de rocas de composición básica y, los andosoles).

ASOCIACIONES EDAFICAS ESTERILES

Areas con suelos de fertilidad relativa marcadamente inferior a la de los suelos zonales, desarrollados en la asociación climática, debido a senectud o a condiciones mineralógicas especiales del material parental, como lateritas, serpentinas, rocas calcáreas, esquistos pizarrosos, areniscas, pumitas y otras rocas altamente ácidas.

ASOCIACIONES HIDRICAS

Areas cubiertas de aguas superficiales dulces o salobres durante todo o casi todo el año (Ejemplo: comunidades de lirios de agua, o algunos pantanos).

EXISTEN TAMBIEN VARIAS COMBINACIONES DE ASOCIACIONES EDAFICAS Y ATMOSFERICAS.

LOS NOMBRES DE LAS ASOCIACIONES

Las clases de asociaciones no pueden utilizarse como nombres de las mismas con la excepción de la Asociación Climática. Esto se debe a que puede haber varias asociaciones edáficas, atmosféricas e hídricas dentro de una determinada zona de vida. Los nombres que se utilicen deben diferenciar adecuadamente las numerosas asociaciones comprendidas en las diferentes clases y, al mismo tiempo, indicar la clase a que pertenecen.

Por otro lado, no deben utilizarse nombres de las especies dominantes. Hay dos buenas razones para ello; en primer lugar, aunque las condiciones ambientales sean idénticas en regiones biogeográficas diferentes, existirán diferencias taxonómicas entre los grupos de especies que han evolucionado en cada región. Como un sistema ecológico debe permitir comparaciones globales, para entender claramente y comunicar de manera satisfactoria el conocimiento sobre aplicaciones del uso de la tierra, los nombres de las asociaciones deben basarse en los factores ambientales, y no en las especies.

En segundo lugar, a causa de la amplia interferencia humana sobre las comunidades naturales de plantas y animales, la utilización de especies dominantes en los nombres de las asociaciones resulta inadecuado. A pesar de que las condiciones ambientales sean las mismas en muchas áreas, la cobertura vegetal real puede variar desde cultivos, pastizales y varias etapas de sucesión, a comunidades naturales no alteradas.

Es más, aunque sólo se trabajara con comunidades naturales maduras, los nombres basados en las especies dominantes significan poco para los investigadores de otras regiones biogeográficas. En tales casos los nombres de especies no sólo significan poco o nada, sino que no pueden visualizarse mentalmente.

Los nombres de las asociaciones en todos los casos, excepto en el de la Asociación Climática, deberán incluir, tan brevemente como sea posible, las características edáficas, atmosféricas e hídricas, que sean esenciales para distinguir la asociación de las demás de esta misma zona de vida. Esta condición es necesaria para poder hacer comparaciones globales, para llegar a una clasificación ambiental precisa, y para presentar una idea comprensible de los fenómenos involucrados.

Por ejemplo, en Tailandia en la zona de vida Bosque Húmedo Subtropical, puede citarse la Asociación Atmosférica Seca, de Suelo Residual Moderadamente Estéril, Excesivamente Drenado o Superficial. Este nombre incluye información sobre las condiciones de humedad, fertilidad, y formación del suelo en el lugar, además de la sequedad del aire debido al período seco muy largo, propio del clima monzónico. El nombre indica claramente que se trata de una asociación edafo-atmosférica.

De acuerdo con la historia en relación con quemas y talas, en aquella asociación puede encontrarse desde un rodal bastante completo, hasta un parque-sabana abierto y un pastizal prácticamente abierto con algunos arbustos. Las condiciones de la cobertura no afectan el nombre de la asociación, ni sus límites, pero introducen la tercera categoría de clasificación, que incluye las condiciones reales de cobertura, y el uso de la tierra dentro de los límites de la asociación.

La asociación descrita es parte del llamado Bosque Seco de Dipterocarpaceae, que se extiende también a las zonas de vida Bosque muy Húmedo y Bosque Seco de la región Subtropical. Aunque las condiciones edáficas generales sean similares, las diferencias fisonómicas y taxonómicas, indican claramente que el nombre Bosque Seco de Dipterocarpaceae es muy general, y que las asociaciones en las tres zonas de vida son diferentes.

Otro ejemplo que puede citarse es la Asociación de Suelo Fertil, inundado estacionalmente por Aguas Dulces, sobre Terrazas fluviales Bajas, en la zona de vida Bosque Húmedo Tropical. La información geomorfológica del nombre indica que los suelos son aluviales y profundos, y que en ellos ocurre una fluctuación de la napa freática.

La asociación anterior es el llamado Catival, dominada generalmente por *Prioria copaifera*, pero el área bajo esta asociación puede también encontrarse cultivada o con bosques secundarios. El estado de cobertura real se incluye en la tercera categoría del sistema de clasificación.

Los nombres de las asociaciones citadas, representan el pensamiento del autor sobre la manera de clasificar y catalogar satisfactoriamente las diversas comunidades y las condiciones de cobertura, que se encuentran sobre la superficie del globo. Los términos pueden refinarse y abreviarse cuando se extienda el uso de la clasificación. El propósito, que parece viable, es el de presentar, dentro de una clasifi-

cación de tres categorías, la definición precisa y clara de un área dada.

En los ejemplos anteriores de asociaciones se utilizan datos sobre geomorfología, condiciones de humedad, fertilidad del suelo y características atmosféricas especiales. En casos donde la naturaleza del material parental sea tal, que pueda dar lugar a suelos intrazonales, se agrega al nombre de la asociación, alguna información geológica tal como roca serpentina o roca calcárea, por ejemplo. También si la vida animal es un factor causal significativo, deberá agregarse este factor al nombre de la asociación.

Un problema de la cartografía y la nomenclatura de las asociaciones, es la ocurrencia de un patrón de mosaico de varias asociaciones dentro de una misma área. Un caso muy frecuente ocurre en topografías quebradas, en donde una asociación ocupa los angostos filos de las crestas; otro ocurre en las pendientes laterales y, un tercero, se encuentra en los valles intermedios con suelos más fértiles y con menores recursos hídricos. Los dasónomos generalmente resuelven el problema de muestrear tales mosaicos, trazando sus bandas o líneas de muestreo en ángulo recto a la pendiente.

Los mosaicos son el tipo de situaciones que hacen desesperar a muchos ecólogos, cuando tratan de desarrollar un esquema adecuado de clasificación de las asociaciones. Por otro lado, la misma situación que hace desesperar, a su vez, demuestra cuán exactamente la asociación destaca las condiciones ambientales. En clasificaciones ecológicas, estas situaciones deben denominarse mosaicos y agregar una explicación del patrón de distribución y la descripción de cada una de las asociaciones que componen el mosaico.

MÉTODOS DE DESCRIPCIÓN DE LAS ASOCIACIONES

¿Cómo describir mejor o caracterizar una asociación? . Cualquier respuesta es todavía discutible. El que se hayan propuesto y utilizado un gran número de sistemas, indica claramente que todavía no se ha encontrado una respuesta correcta. Los sistemas propuestos varían desde el espectro fisonómico de Raunkiaer⁷⁷, pasando por varios sistemas numéricos, que utilizan porcentajes de constancia, frecuencias, cobertura, etc., basado en las especies, hasta la representación diagramática de los elementos de la comunidad, o el diseño real de los árboles de una parcela de muestreo angosta y larga, en donde se representa la altura a escala, como fue sugerido por Davis y Richards²³.

El mejor y más práctico de los métodos que utilizan especies es el desarrollado por los dasónomos, quienes a través de muestreos cuidadosos y medidas relativamente simples, determinan la distribución de las especies por clases de diámetro y área basal y, además, determinan la cantidad de madera por especies. Al medir las relaciones de altura y diámetro de especies comunes definidas, para cartografiar secciones

que son clases de sitio diferentes, los dasónomos están utilizando correctamente la fisonomía como un medio para medir la productividad del sitio. Estos sistemas, eminentemente prácticos, han recibido muy poca atención de los ecólogos, probablemente porque ellos no han sido presionados, a mostrar la importancia básica que los trabajos ecológicos tienen en la planificación del uso de la tierra, o en otras aplicaciones prácticas.

De los sistemas que no están ligados a la identidad botánica de las especies, el espectro de Raunkiaer⁷⁷ es uno de los más interesantes. Olvidándose de la diferencia de frecuencia de cada especie en la comunidad real, Raunkiaer⁷⁷ contó una sola vez cada especie, y la asignó a una determinada forma biológica; así obtuvo un conjunto de números diferentes para cada asociación, que se conoce como su espectro. Posiblemente este esquema habría sido más apreciado si hubiera existido un esquema de clasificación para ecosistemas más amplios, dentro del cual pudieran haberse demostrado las relaciones entre los espectros.

Dansereau²⁰ combinó el sistema de Raunkier parcialmente con medidas de frecuencia, y desarrolló figuras interesantes para representar las formas biológicas, que se colocan en un diagrama tal como el de Davis y Richards²³ pero sin escala. En este sistema no se cuenta una sola vez cada especie sino que se agrupan varias especies similares y se indica su frecuencia aproximada. Se necesita mucho cálculo mental para interpretar esos diagramas y, hay discrepancias sobre la validez ecológica de los grupos formados. Raunkiaer⁷⁷ supo evitar estos problemas, aceptando los resultados de los procesos evolutivos naturales como la mejor indicación de las unidades naturales.

Entre los sistemas para bosques complejos, el diagrama a escala de Davis y Richards²³, usado tan eficientemente por Beard² y otros investigadores, da una idea bastante clara de la fisonomía de las comunidades boscosas. No es fácil hacer un diagrama, pero, una vez hecho, permanece como un monumento auténtico de la comunidad descrita, valioso, especialmente en estos días, cuando se están talando más los bosques.

La mayor limitación del sistema es que se describe una banda muy estrecha de bosque, que representa sólo un sector particular de la vegetación. Además, debe seleccionarse un sector que sea representativo de la comunidad; dado que la selección es subjetiva, la tarea es difícil, especialmente para quien no está familiarizado con la comunidad. Por otro lado, como se muestran las especies en su estado real, normalmente se incluyen varios individuos que no han alcanzado la madurez. Así, uno no puede estar seguro de si un determinado individuo puede crecer más de lo que enseña el diagrama. Por lo tanto, se emplea un gran esfuerzo en duplicar individuos de la misma especie, sin mostrar las dimensiones que ellos alcanzan en la madurez. Aún entonces, la representación es una descripción al azar del desarrollo de la comunidad, la cual podría mostrar un cuadro bastante diferente

(en una comunidad compleja) si se seleccionara una faja a unos cuantos metros de distancia de la primera. En este caso, aunque la fisonomía fuera bastante comparable, el juego de especies en sus varias etapas de madurez podrá ser muy diferente.

Durante una investigación financiada por la Agencia para Proyectos de Investigación Avanzados (ARPA) de la Oficina de Investigaciones del Ejército de los Estados Unidos, en Costa Rica, se dio atención especial a la necesidad de encontrar métodos más precisos para caracterizar y describir la fisonomía y la estructura de la vegetación. Se estudió intensivamente la vegetación de varias asociaciones en 10 zonas de vida de la región tropical. De los datos obtenidos se ideó un nuevo índice de complejidad, que parece ser de gran utilidad para caracterizar bosques naturales maduros. Una vez desarrollado el índice, los datos objetivos de sus componentes, sirvieron como base para desarrollar un perfil idealizado que, aparentemente, da una idea más clara de la fisonomía y la estructura de la comunidad, que los sistemas de perfiles utilizados hasta entonces.

El Índice de complejidad

Es bien conocido que la vegetación se hace más exuberante y más compleja a medida que aumentan la precipitación y la temperatura. Sin embargo, no ha habido acuerdo general sobre la mejor manera de cuantificar esa complejidad, ni sobre los factores que contribuyen a la misma, a excepción de la composición florística. Los siguientes ejemplos pueden expresar mejor el concepto de complejidad:

Al detenerse sobre una carretera ante un huerto frutal, generalmente se observa una comunidad con una sola especie, de baja altura, más o menos uniforme, con dimensiones generales similares, e igualmente espaciada. En pocos minutos se obtiene una imagen mental bastante clara de tan simple comunidad.

Por otro lado, supóngase que se está ante un rodal boscoso compuesto de una mezcla de unas pocas especies de coníferas. Antes de conseguir una representación mental clara de la vegetación, será necesario mirar el bosque mejor y por más tiempo, y detenerse un poco a observar la mayor altura de la comunidad, el espaciamiento variable de los individuos, y las alturas diferentes de las varias especies de árboles. Esta comunidad se considera más compleja que el huerto frutal.

En las áreas muy húmedas de la región tropical, pueden encontrarse comunidades muy complejas, con rodales de altura considerable, gran cantidad de especies arbóreas ubicadas en varios estratos, y exhibiendo una gran variedad de alturas y espaciamientos. En este caso, deberá observarse mejor la comunidad y durante un período mayor que en los otros ejemplos, para obtener una imagen mental siquiera aproximada del complejo bosque.

Los otros componentes, tales como enredaderas, epífitas, arbustos, y herbáceas, también contribuyen a la complejidad del bosque. Sin embargo, los factores por medir deben reducirse al menor número posible, para que el índice tenga valor práctico como herramienta de comparación. A su vez, esta reducción en el número de factores implica una selección muy cuidadosa de los parámetros fisonómicos más significativos.

Los factores importantes utilizados normalmente en estudios ecológicos son la densidad o número de individuos arbóreos por unidad de área y el área basal de los troncos, la altura de los árboles y el número de especies arbóreas por unidad de área. Aparte de estos dos factores, las otras dos características más significativas del bosque natural son: la altura que no se incluye siempre en los estudios ecológicos y el número de especies que se utiliza muy raras veces.

La fórmula deducida para el índice de complejidad (I.C.) es la siguiente:

$$I.C. = 10^{-3} \text{ hbds}$$

En donde:

h = altura del rodal en metros. En rodales con dosel superior irregular, se promedian las alturas de los tres árboles más altos por parcela de un décimo de hectárea.

b = área basal en metros cuadrados, calculada del diámetro a la altura del pecho (1,37 metros) de los árboles con diámetros de 10 cm o mayores, por un décimo de hectárea.

d = densidad o número de troncos de árboles de 10 cm de diámetro o mayores, por un décimo de hectárea.

s = número de especies de árboles de 10 cm de diámetro o mayores, por un décimo de hectárea.

El producto de estos cuatro valores se divide por 1.000, solamente para reducir el resultado a una cifra de pocos guarismos.

Todavía no se han adelantado investigaciones para determinar el tamaño óptimo de las parcelas del Índice de Complejidad. El autor y sus colaboradores dedujeron el índice trabajando en los complejos bosques de la región tropical, en donde las mediciones en parcelas grandes requieren mucho tiempo, y escogieron parcelas rectangulares de 100 por 10 metros, que son dimensiones que permiten un buen control de los bordes de la parcela. Se tomaron parcelas al azar en bosques naturales maduros, evitando cualquier apertura excepcional

causada por vientos o la intervención del hombre. Se consideró conveniente tomar, por lo menos, tres parcelas para cada sitio, y calcular un índice de complejidad promedio de ellas. Una vez que se obtuvieron los valores de las asociaciones climáticas en unas pocas zonas de vida tropicales, se observó el patrón de las relaciones entre los índices, y se extendió la serie a todas las zonas de vida del mundo en las que se presentan bosques naturales. Los valores se presentan en la Figura 3.

El índice necesita ser probado en muchos lados, pero los datos preliminares obtenidos en zonas de vida fuera de Costa Rica, indican que los valores predichos son substancialmente correctos. Las mediciones fuera de Costa Rica muestran que los índices de complejidad de un hexágono determinado, son iguales en varias regiones latitudinales; por ejemplo, 90 es el valor para las siguientes zonas de vida: Bosque Pluvial Basal de la región Templada-Fría, y el Bosque Pluvial Montano de las regiones Templada-Cálida Subtropical y Tropical.

Además, el índice de complejidad de un hexágono permanece inalterable en todo el ámbito de la zona de vida, excepto en el caso en que se cambie a una asociación de condiciones más favorables o más desfavorables. En los lugares donde se juntan las zonas de vida, los índices parecen ser el promedio de las zonas de vida colindantes. El cambio abrupto de los valores del índice de complejidad, está en marcado contraste con la impresión de un continuum, que se obtiene cuando se trabaja con la distribución taxonómica de las especies.

Los valores del índice de complejidad varían mucho dentro de una misma zona de vida a causa de las asociaciones. El aumento y la disminución de los valores, motivados por influencias edáficas o atmosféricas, pueden ofrecer un enfoque prometedor para la evaluación cuantitativa de los efectos de los factores que limitan o favorecen el crecimiento de la vegetación. Esta variación es especialmente notoria a lo largo de la línea de evapotranspiración potencial cuyo valor es la unidad, en donde los cambios de la humedad efectiva del suelo son muy importantes para la vegetación.

Un descubrimiento interesante fue haber encontrado que la línea de escarcha o de temperatura crítica, la cual separa tanto la región latitudinal Subtropical de la Templada como la faja altitudinal Pre-montano de la Montano Bajo, no afecta los valores del índice de complejidad en toda la fila de hexágonos. A pesar de ocurrir diferencias bien marcadas en composición florística cuando se cruza la línea, parece ser que las características fisonómicas utilizadas para calcular el índice, son iguales a ambos lados de la línea dentro de un hexágono determinado.

El perfil idealizado

Debido a su complejidad fisonómica y taxonómica, la mayoría de las comunidades boscosas de las regiones Tropical y Subtropical, son

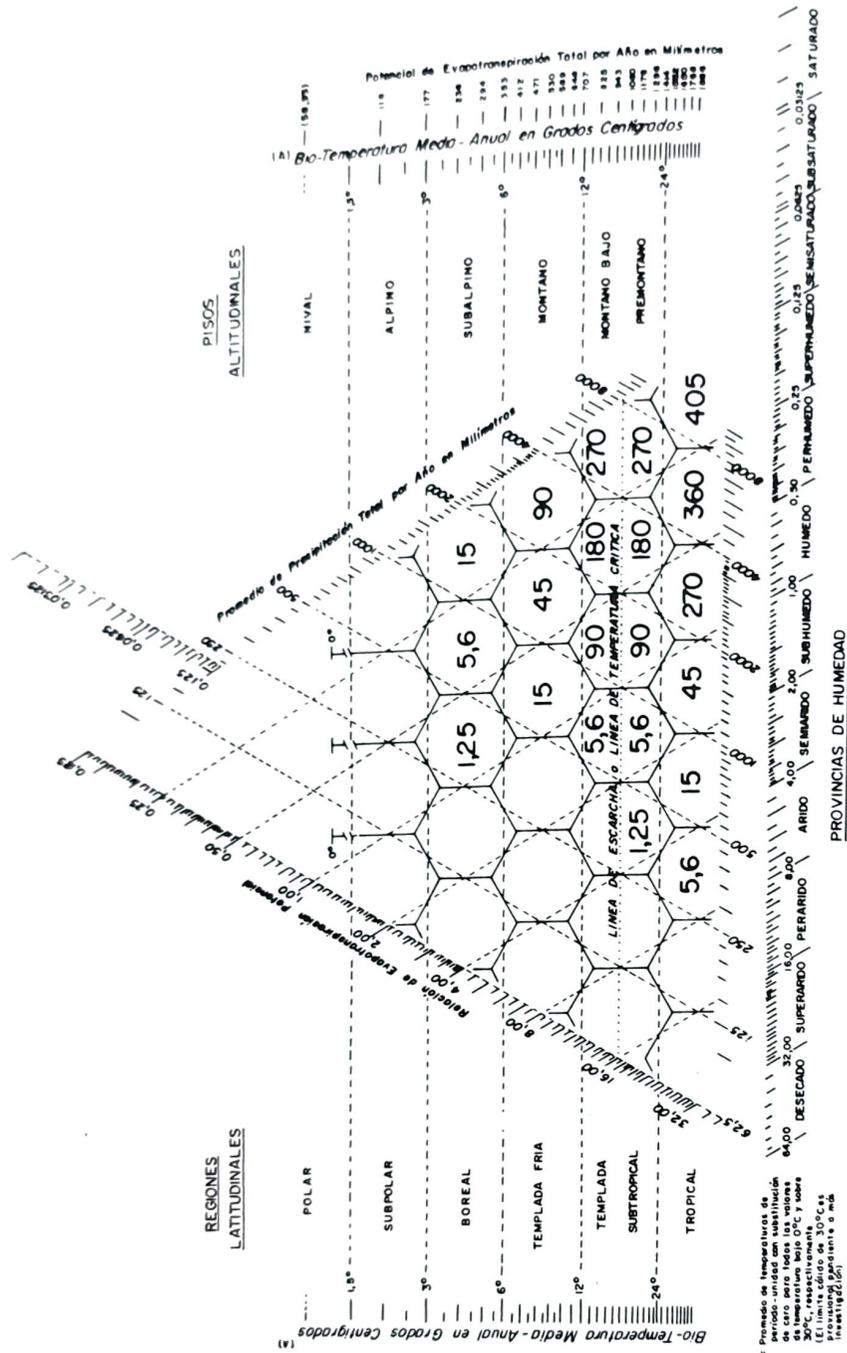


Fig. 3. Valores del índice de complejidad para unidades boscosas naturales maduras en las que no se presentan factores que limitan demasiado el crecimiento.

muy difíciles de describir en forma tal que den un cuadro organizado y completo del rodal. Es muy deseable tener ilustraciones gráficas, para mostrar las relaciones de espacio y tamaño de los varios componentes. Las fotografías ayudan a conformar la imagen, pero muy rara vez presentan con claridad la estructura básica del bosque.

El diagrama del perfil boscoso empleado primero por Davis y Richards^{2 3}, y, desde entonces, utilizado por varios investigadores, ha probado ser de gran valor para representar las características estructurales generales con una ilustración sencilla. En ese sistema, después de talar los árboles y arbustos con menos de 10 a 15 pies de altura, o simplemente ignorándolos, se dibuja la localización horizontal y los perfiles verticales de todos los árboles, dentro de una banda rectangular de aproximadamente 25 por 100 pies. La escala se basa en estimaciones visuales o en mediciones reales de las copas y los troncos. Los dibujos resultantes se arman en un diagrama a escala, de fácil comprensión, que muestra las características más importantes del rodal, dentro de la banda rectangular. Normalmente, los nombres de las especies se indican por medio de letras, correspondientes a los códigos de una lista taxonómica de las especies incluidas.

Al utilizar este sistema en Costa Rica, el autor ha encontrado dos problemas. Primero, la selección de las parcelas para describir es difícil y está sujeta a sesgo considerable, debido a la gran complejidad y a la variabilidad local de la composición y a la estructura de los rodales. Muy rara vez dos personas, por separado, llegarían a seleccionar la misma área como la más representativa del tipo de bosque o de la asociación que se estudia. Segundo, la naturaleza dinámica del bosque, que reemplaza continuamente los espacios dejados por árboles o grupos de árboles muertos en pie o caídos. El patrón de reemplazo resultante, incluyendo árboles jóvenes y no maduros, varía a través del rodal, en tal forma que, como regla general, dos diagramas sacados del mismo bosque pueden resultar diferentes. Además, como lo indicó Newman^{6 6} la presencia de árboles no maduros tiende a oscurecer la estructura estratificada fundamental del bosque.

El sistema de las figuras propuestas en 1951 por Dansereau^{2 0} para describir la vegetación, traen aun más problemas. No sólo tiene las mismas desventajas del sistema de perfiles reales, y presenta la incómoda tarea de interpretar los símbolos, sino que implica aun más subjetividad, al establecer arbitrariamente grupos de plantas basados en juicios humanos, sobre la importancia relativa de rangos definidos de características estructurales. Dansereau incluye lianas, arbustos, material herbáceo y características de hojas, pero no da la identidad taxonómica de ninguno de los componentes.

Durante la investigación ecológica en los bosques de Costa Rica, patrocinada por la Agencia de Proyectos de Investigación Avanzada del Departamento de Defensa de los Estados Unidos, se desarrolló un sistema diferente para dibujar los diagramas de los perfiles forestales. Se pueden utilizar los mismos parámetros del índice de complejidad

para dibujar el diagrama de un perfil idealizado y objetivo, que permite generalizar la estructura básica de un rodal boscoso, de manera más precisa que con el diagrama de perfil real de Davis y Richards^{2,3}. Al diagrama se le llama "idealizado", porque es un intento de representar la estructura madura total que ha sido alcanzada parcialmente y hacia la cual tiende a desarrollarse cualquier porción inmadura de un bosque.

La medición de todos los árboles con 10 cm o más de diámetro a la altura del pecho, por especies, en un rectángulo de 10 x 100 metros, suministra los datos básicos para calcular el área basal, la densidad promedio, y la composición proporcional por especies. Las parcelas se distribuyen al azar en el rodal bajo estudio. Como la parcela tiene un décimo de hectárea, se facilita la conversión a una hectárea para trabajos comparativos.

El número promedio de especies arbóreas por parcela, define el número de especies que van a colocarse en el diagrama del perfil a escala representando 10 x 100 metros o un décimo de una hectárea. Se van seleccionando las especies que obtengan las mayores frecuencias promedias en todas las parcelas, hasta completar el número promedio a incluirse.

Después de examinar varios individuos de cada una de las especies, ya sea dentro o fuera de las parcelas, se escoge el árbol cuya forma y tamaño representen mejor a un individuo ya maduro y normalmente desarrollado. Se toman cuidadosamente las medidas del diámetro, la altura total, la anchura y profundidad de la copa. Con base en estos elementos se hace un perfil esquemático a escala del árbol. No necesariamente se seleccionan los individuos de mayor diámetro. Con las medidas descritas y con el perfil esquemático, se completa el trabajo de campo necesario para elaborar el diagrama del perfil idealizado.

La densidad promedio o número de árboles por parcela se multiplica por el área basal promedio, en metros cuadrados, por parcela. El producto constituye un valor objetivo que se trata de aproximar en la confección del perfil. El producto obtenido al multiplicar el número de árboles diagramados por su área basal combinada se va comparando con el valor obtenido de los lotes. Es decir, se agregan duplicados de diagramas de las especies más frecuentes de acuerdo con el orden de frecuencia en el rodal. Esto se continúa hasta que el producto obtenido con los árboles diagramados sea igual o casi igual al producto obtenido con los árboles encontrados en las parcelas.

Finalmente, los duplicados de los perfiles esquemáticos, de los árboles pertenecientes a las especies más frecuentes, se ordenan en un diagrama de perfil a escala simple. Se pueden marcar los árboles con letras y códigos, como en el caso del diagrama de perfil real. Los ejemplos de diagramas de perfiles de la Figura 4, se obtuvieron por este método en comunidades forestales de diferentes zonas de vida de Costa Rica.

Como ya se indicó, los diagramas de perfiles idealizados pretenden representar el estado final del desarrollo de la vegetación en cada asociación específica. Los resultados son casi completamente objetivos, a excepción de la selección de los árboles maduros que se toman de muestra, para dibujar los perfiles individuales de las especies. Para lograr resultados satisfactorios se supone que las parcelas muestra se seleccionen al azar, con intensidad de muestreo suficiente, y dentro de distintos sectores naturales de comunidades boscosas maduras. De todas maneras, deben resultar perfiles muy similares, aunque sean levantados por grupos diferentes trabajando en porciones distintas de la misma asociación. El sistema puede tener en las regiones templadas, el mismo valor que tiene en las regiones tropicales.

La objeción que más se escucha contra el tipo de perfil idealizado descrito, es que este perfil representa una combinación artificial de árboles maduros, que casi nunca va a encontrarse en condiciones naturales sobre extensiones de consideración. Esta es, en apariencia, una crítica valedera; sin embargo, las ventajas de tener un modelo de una etapa estable, ya madura, apoyan decididamente el diagrama del perfil idealizado. Primero, es un modelo para la vegetación de una asociación que puede ser duplicado por personas diferentes, a pesar de que ellas no conozcan, o conozcan muy poco, la asociación en estudio. Segundo, utilizando modelos que representan la etapa última y estandarizada del crecimiento del rodal, pueden hacerse comparaciones precisas entre asociaciones boscosas, sin la complicación adicional de las etapas de crecimiento variables, como en el caso del diagrama del perfil real. En arquitectura se presenta una situación análoga: se pueden comparar más exactamente las estructuras con bocetos o esquemas artísticos de edificios acabados, que si se recibieran sólo esquemas de las varias etapas de desarrollo.

LA ACTIVIDAD ANIMAL EN LAS DESCRIPCIONES DE LAS ASOCIACIONES

Al principio se mencionó la necesidad de incluir cualquier actividad animal significativa al describir las asociaciones. Esto no siempre es posible; pero, hay ciertos casos en donde la omisión de tales notas dejaría perder un carácter valioso y llamativo de la asociación. Un ejemplo son los montículos de tierra construidos por termites en ciertas sabanas. Los montículos no sólo son llamativos sino que representan un apreciable movimiento del suelo, de las capas profundas a la superficie, fenómeno que influye considerablemente en la textura y la fertilidad del suelo superficial. Otro caso interesante ocurre en los pantanos de marea del Darién en la región oriental de Panamá. Al lado de los estuarios del Río Tuira, en la zona de vida Bosque Húmedo Basal Tropical, existe una asociación ocupada casi exclusivamente por *Avicennia bicolor*. El aspecto de este árbol es, en general, muy semejante al de *Avicennia nitida*, que crece en zonas de vida más secas.

En ambas especies la característica más llamativa está dada por los numerosos neumatóforos, en forma de lápices, que emergen verticalmente del suelo; para distinguirlas pueden observarse las hojas de *A. bicolor*, que son más anchas que las de *A. nitida*, muy posiblemente debido a condiciones de humedad del aire.

En las zonas de vida secas habitadas por *A. nitida*, el movimiento predominante del agua, de abajo hacia arriba, mantiene el alto contenido de sal de la superficie del suelo, a pesar de que el agua salada alcanza esos sitios sólo durante las mareas muy altas. La salinidad de la superficie del suelo determina la permanencia de las comunidades de *A. nitida* durante períodos considerables. Por el contrario, en la zona de vida húmeda, habitada por *A. bicolor*, como predomina la precipitación sobre la evapotranspiración del suelo, la sal es removida de la superficie del suelo y, por lo tanto, sería lógico esperar una rápida conversión de esta comunidad hacia un bosque de *Mora*. Sin embargo, esto no ocurre; por el contrario, la comunidad permanece estable durante períodos largos, muy posiblemente debido a la actividad de los incontables cangrejos, que hacen sus casas en el suelo de esta asociación. Aunque pequeños, su hábito de escavar continuamente y traer lodo hasta la superficie, para depositarlo al lado del agujero, contrarresta el efecto predominante de la lixiviación causada por la abundante precipitación. El color azulado de los depósitos indica que el material procede de lugares situados más abajo que el nivel medio de las aguas. Se supone que estos humildes animales, al transportar inadvertidamente la sal, junto con el suelo de las capas inferiores hasta la superficie, son los responsables de mantener la comunidad de *A. bicolor* durante períodos mayores de lo que sería normal en la sucesión primaria.

LOS NICHOS DE LAS ASOCIACIONES

Como la asociación es un conjunto de nichos para las plantas y los animales, existe competencia dentro de la comunidad por esos nichos. Esta competencia se nota más entre los animales que entre las plantas; especialmente entre individuos de la misma especie, tal vez porque desarrollan las mismas actividades. Por ejemplo, en charcos pequeños de los trópicos, en donde ocurre abundante vida avícola, se puede observar cómo viven juntas varias especies sin atacarse mutuamente, y desarrollando actividades diferentes, porque sus fuentes alimenticias son distintas; por el contrario, es mucho más frecuente observar persecuciones y riñas entre individuos de la misma especie.

El traslapo de nichos de especies diferentes puede analizarse en los carnívoros, aunque rara vez se presente un ataque simultáneo sobre la misma presa. Al considerar la cantidad de animales que devoran la pequeña liebre de los bosques de los trópicos americanos, se nota el enorme traslapo que debe existir entre los varios nichos de los preda-

tores. Es difícil observar y analizar el resultado de esa competencia; por tener fisonomías muy diferentes, rara vez se considera que estos predadores estén compitiendo por el mismo nicho.

En el caso anterior, el conjunto de actividades de consecución del alimento de cada predador, desde los grandes felinos hasta la víbora mapanare o "bushmaster" es, posiblemente, distinto en cada caso. Como todos devoran la liebre, se supone que existe algún traslape; pero el nicho puede ser diferente, bien sea por la estación o por el porcentaje de alimento que la liebre representa para cada predador. Dicho de otra manera, un predador puede devorar las liebres jóvenes, el otro, individuos débiles, y el tercero tomar los adultos en plena actividad. Aquí se presenta un punto para debatir: si la liebre constituye un nicho para varios predadores que compiten por él, o si se considera como varios nichos diferentes.

En el caso de las plantas es más fácil detectar cualquier traslape, debido a su relativa inmovilidad. Este fenómeno ya ha sido reconocido, por lo cual Gams²⁸ introdujo el término *sinusia* para designar un grupo de plantas de forma biológica similar, que llenan el mismo nicho en la comunidad o, expresado a la manera de Saxton⁸⁵, un grupo de especies o individuos que presenta demandas similares en un habitat similar. Este es otro asunto que, junto con las consideraciones taxonómicas, ha planteado dudas sobre la validez de las asociaciones.

Al pensar sólo en los árboles, generalmente se considera que la *sinusia* la forman los árboles del mismo tamaño o altura. La pregunta es si realmente ese grupo de árboles así concebido, grupo que aparentemente es natural, está o no presentando demandas similares en un habitat similar. Uno de los aspectos más interesantes de los bosques tropicales, es la gran diversidad de especies y el cambio continuo que se nota de sus frecuencias, cuando se viaja sobre una región extensa, que, a primera vista, parece tener las mismas condiciones. Naturalmente, de acuerdo con la definición taxonómica de asociación, el mosaico resultante parece ser todo, menos una comunidad reconocible.

Sin embargo, formar grupos fisonómicos con las especies arbóreas, simplemente porque ellas tienen la misma altura, parece simplificar demasiado el campo de la fisonomía. A pesar de que el bosque tropical le parezca monótono a un neófito —dicho a la manera de Richards⁷⁹, luce como si allí se presentaran muchas especies de laurel juntas— en realidad, aun entre los árboles del mismo tamaño, existen muchas diferencias en cuanto a tipos, dimensiones y textura de las hojas, ramificación, etc. Posiblemente existe un gran número de nichos en el bosque tropical y un considerable grado de traslape, como en el caso de los predadores de la pequeña liebre salvaje.

Si los trópicos fueran solamente un clima especial muy favorable a la evolución, en tal forma que varias especies pudieran evolucionar en la misma región para ocupar el mismo nicho, muy difícilmente se darían casos de bosques con una o unas pocas especies. A menudo se

interpreta que los bosques homogéneos son el resultado de las condiciones de sitios desfavorables. Sin embargo, algunos de los árboles mayores y las áreas basales más altas, se encuentran en áreas de condiciones aparentemente desfavorables. Por otro lado, la existencia de sólo una o unas pocas especies, podría también interpretarse como si el número de nichos se hubiera reducido a sólo uno o unos pocos.

Entre los ejemplos comunes de tales bosques de estructura simple, pueden citarse los bosques pantanosos, tanto de agua dulce como salada, especialmente los que resultan no sólo de napas freáticas altas sino también de inundaciones periódicas. Esas inundaciones periódicas no permiten la existencia de nichos diferentes, debido a que, por un lado existe agua abundante por doquier, y por el otro, la fertilidad del suelo se distribuye uniformemente. Además, como estos bosques casi siempre están sobre suelos aluviales profundos, no existen las diferencias de profundidad en el suelo disponible para las plantas.

Si se consideran una serie de asociaciones climáticas dentro de una provincia de humedad, como por ejemplo, las zonas de vida húmedas o las muy húmedas en la región tropical, desde la faja basal hasta la nival, se notará cómo el número de especies arbóreas disminuye a medida que se reduce la temperatura y la precipitación. Esto podría indicar que el número de nichos se aumenta a medida que aumentan la precipitación y la temperatura.

Dado que al descender por la misma provincia de humedad se aumenta la cantidad de agua disponible para la evapotranspiración real, es lógico suponer que también se aumente el número de combinaciones de disponibilidad de agua en las asociaciones climáticas. Podrían mencionarse otros factores. A mayor temperatura y precipitación dentro de la misma provincia de humedad, habrá mayor cantidad de combinaciones posibles en cuanto a fertilidad y profundidad del suelo, puesto que serán mayores, tanto la velocidad potencial de formación del suelo, como la velocidad de lixiviación.

Entonces, parece ser que las especies han evolucionado para ocupar nichos diferentes. En muchas partes de una asociación el traslapo de nichos se traduce en una diseminación al azar de las especies, porque su distribución se debe, en parte, a la captura casual de un espacio determinado. Sin embargo, cuando un nicho se vuelve más común en una área, las especies adaptadas a ese nicho pueden alcanzar una mayor abundancia relativa. A menos que esa abundancia sea suficientemente distintiva, como para ameritar una separación fácil y cartografiar por separado el área, es más práctico considerar estas variaciones indefinidas alrededor de un promedio como si constituyeran una sola asociación.

Cuando uno viaja a través de la misma región biogeográfica es posible observar cómo una especie es reemplazada por otra en el mismo nicho. Esto sucede más a menudo con especies del mismo género y la misma forma biológica. Algunas veces este fenómeno se explica por la costumbre de realizar colecciones y estudios taxonómi-

cos basándose más en divisiones políticas que en sistemas ecológicos; sin embargo, algunas veces las especies realmente distintivas son el resultado de la evolución local para llenar nichos en áreas que pudieron haber sido regiones separadas en el pasado remoto.

En el estado actual de la ecología, la descripción general y la cartografía de las asociaciones, está muy atrasada especialmente en los trópicos, y, por lo tanto, no vale la pena esforzarse mucho en la definición de cada uno de los nichos de tan complicadas asociaciones. Por ahora, se puede suponer que cada una de las especies de la comunidad dominante representa un nicho, y se puede utilizar el número de especies de forma de vida similar que ocupan nichos relacionados, como una parte de la descripción fisonómica esencial o de la definición de una asociación individual.

DATOS FISONOMICOS NECESARIOS PARA ESTUDIAR LAS ASOCIACIONES Y SUS SUBDIVISIONES

La subdivisión de la asociación en unidades menores puede clarificarse más a medida que se vayan compilando suficientes descripciones de asociaciones. En Finlandia, y tal vez en otros lugares, ya se ha mostrado que pueden establecerse esas subdivisiones y se ha indicado además la manera de hacerlo. En ese país, los dasónomos han comenzado ya a subdividir la asociación natural de abetos, en divisiones con diferente tasa de productividad forestal. Las divisiones pueden identificarse y separarse por la vegetación de arbustos y hierbas de los estratos inferiores de las comunidades boscosas. Debido a esta indicación parece deseable, hasta que se haya acumulado suficiente información, restringir los diagramas fisonómicos en el trópico al estrato de árboles solamente. Quizá pudieran incluirse los bejucos y las epifitas que comparten espacio con los árboles; sin embargo, se necesita más experimentación para llegar a mostrar adecuadamente tales elementos en los diagramas a escala.

Con relación a los datos fisonómicos que deberían incluirse en la descripción de la vegetación de las asociaciones forestales, se tiene entre los más importantes el número total de especies arbóreas, el número de estratos, su altura y el número de especies arbóreas en cada estrato. Los aletones o contrafuertes pueden ser importantes y deberían incluirse. El número de especies deciduas y el período sin hojas también es de importancia; sobre este aspecto fenológico se han acumulado pocos datos, por cuanto se requiere no sólo conocer las especies, sino porque deben realizarse observaciones extensas, durante varios años, para lograr promedios confiables sobre los períodos involucrados.

Existen otros datos fisonómicos que son muy importantes, pero se necesita más investigación antes de pronunciarse en definitiva sobre su validez. Por ejemplo, Tasaico^{9 6}, en Costa Rica, al medir hojas en

asociaciones climáticas o casi climáticas, en cuatro fajas altitudinales de la provincia de humedad perhúmeda, encontró que la longitud del acumen foliar de las especies en cada faja, era un porcentaje igual y definido del promedio de la longitud de las hojas. Dado que la longitud de la hoja parece tener una correlación linear directa con la temperatura, los largos acúmenes foliares que se habían señalado como una característica de los bosques "pluviales" tropicales, resultaron ser sólo el mismo acumen foliar proporcionalmente más alargado en una hoja relativamente más larga.

Como la anchura de la hoja también resultó ser un promedio porcentual de la longitud de la lámina foliar, se puede suponer que la longitud, la anchura y el área de la lámina y la longitud del acumen están todos relacionados, y que, aunque todas esas características podrían ser indicadoras fisonómicas, no hay necesidad de medir sino una de ellas. Sin embargo, este proyecto de investigación fue solamente exploratorio, y, por lo tanto, deberán adelantarse más proyectos de este tipo con análisis estadístico, en distintas regiones, antes de estar seguros sobre la validez de las relaciones descritas.

Además de las medidas fisonómicas de la vegetación, se necesitan datos sobre las actividades de los animales, que pueden ser significativos para la descripción de la asociación, lo mismo que mediciones geológicas, pedológicas y meteorológicas. En cuanto a suelo, la vegetación muestra correlación con las series de suelos. Es casi seguro que las divisiones más detalladas establecidas en mapas edafológicos, se correspondan con los ecosistemas subordinados dentro de la asociación que, como ya se mencionó, pudieran establecerse con la ayuda de los arbustos y hierbas en áreas forestales. Sin embargo, los ecólogos están atrasados en sus trabajos sobre las asociaciones, y no han tomado el deseado liderazgo para clarificar lo relacionado con este tópico para los edafólogos. Estas circunstancias han dado lugar no solamente a una ecología de utilidad práctica relativamente débil, sino que también ha prevenido a los pedólogos de establecer un sistema de clasificación bien definido en su propio campo de trabajo.

CAPITULO 4

SUCESION

DEFINICION

Como su nombre lo indica, la sucesión es una serie de fases del crecimiento de la vegetación, cuya estructura y composición se hace cada vez más complicada. El término se aplica a la comunidad vegetal y no al crecimiento de los individuos. A medida que la comunidad vegetal se desarrolla, ocurren también cambios en la comunidad animal que habita el área. Además, el suelo se desarrolla y este fenómeno constituye uno de los cambios ambientales más notables durante la sucesión. Por lo tanto, la sucesión involucra un amplio desarrollo del ecosistema en una área determinada. La sucesión, entonces, puede definirse como una serie de cambios del ecosistema en un área dada, que conduce progresivamente hacia una estructura y composición más complejas de la comunidad.

Hay varios tipos de sucesión, y dependen de si el desarrollo cubre la serie completa desde la litosfera desnuda o el agua, o si comienza repoblando varias secciones reducidas de una comunidad ya existente. Con el aumento de la influencia humana sobre el planeta, que condujo a la destrucción o a la remoción de las comunidades naturales de vastas áreas, el estudio de la sucesión se ha tornado mucho más importante que el estudio de las comunidades vírgenes. Sin embargo, por la misma razón deben estudiarse las comunidades naturales, por cuanto ellas constituyen la meta final hacia la que tiende la sucesión.

SUCESION EVOLUTIVA

La evolución natural de los organismos sobre el planeta abarca una larga cadena de sucesión. Cuando la vida emergió del mar e inició la conquista de la porción del planeta no cubierta por las aguas, encontró un ambiente muy inhóspito. La superficie era de rocas sólidas desnudas o partículas rocosas que, alternativamente, estaban húmedas por las lluvias y secas por la acción del sol. Pasaron largos periodos antes de que la superficie se convirtiera en suelo, sobre el que

pudiera desarrollarse una vegetación exuberante y una comunidad animal de consideración.

Los primeros invasores de esa superficie rocosa dura fueron los talófitos, entre los que están las algas y los hongos. La mayoría de estas plantas viven mejor en condiciones de alta humedad, porque son muy delgadas y delicadas para resistir la desecación. Sin embargo, la combinación de las dos, o sea de una alga capaz de sintetizar alimento y una envoltura fungosa resistente que proporciona protección contra la desecación, combinación conocida como líquen, constituye una magnífica adaptación evolutiva para solucionar el problema de invadir tan inhóspitos sitios. Los líquenes continúan hoy sobre las rocas desnudas, jugando el mismo papel de siempre de ayudar a desmenuzar la superficie de la roca y de retener allí una delgada capa de polvo de roca y de materia orgánica.

Los briofitos, o sean los musgos y las hepáticas, constituyen un grupo más avanzado de la escala evolutiva. Algunos musgos son tan eficientes como los líquenes en la invasión inicial de una roca desnuda; también tienen hojas delgadas y delicadas, pero pueden researse y luego recuperar su vigor de crecimiento con las primeras gotas de lluvia. En áreas húmedas, en donde los líquenes y ciertos musgos han acumulado una delgada capa de suelo, hay otros musgos menos resistentes que se desarrollan y establecen colonias. En cuanto mayor sea la exuberancia del musgo, mayor será la velocidad a que puede formarse el suelo. La mayoría de las hepáticas crecen en suelo húmedo y son menos resistentes a la desecación que los musgos, así que aparentemente, las hepáticas no fueron tan importantes como los líquenes y musgos en el ataque primario de la superficie de las rocas de antaño. Debe recordarse que no todas las superficies desprovistas de vegetación son superficies rocosas, sino que también existen superficies formadas de partículas como en las condiciones desérticas.

Después de los musgos y las hepáticas, en la colonización de las superficies desnudas vienen los helechos y plantas relacionados con ellos. Estos grupos de plantas han seguido una secuencia similar en su proceso evolutivo; es decir, primero fueron los musgos y hepáticas y después los helechos o pteridófitos. Los registros de helechos fósiles cubren más de trescientos millones de años. Los helechos y los precursores de los licopodios fueron plantas de mayor tamaño que el actual. Hasta entonces el progreso evolutivo en el desarrollo de las comunidades vegetales había sido considerable desde la simbiosis inicial entre algas y hongos. Desde ese tiempo, los Pteridófitos evolucionaron en dos ramas separadas, las Cycadofilicales y las Cordaitales. Las especies de estas dos ramas desarrollaron, junto con los helechos y otras plantas afines, los grandes bosques pantanosos del período Carbonífero, y de ellos se formaron los mantos de carbón.

El suelo, por lo menos en áreas de aluvión, había desarrollado una profundidad apreciable en donde ya pudo crecer una comunidad de mayor complejidad. La vida animal, representada por insectos, verte-

brados y otras formas biológicas, fue encontrando cada vez mayor número de nichos para su propia evolución. Siempre hubo una lenta y continua sucesión hacia ecosistemas más complicados. De las Cycadofitales se desarrollaron las Bennettitales y las Cycadales; de estas últimas actualmente existen en los bosques tropicales sólo nueve géneros. Las Cordaitales se ramificaron en Ginkgoales y Coniferales. Del grupo de las Ginkgoales, que originalmente fue numeroso, sobrevive sólo la especie *Ginkgo biloba* del oriente asiático, que se encuentra plantada en muchos parques y jardines de las zonas templadas. Ahora persisten muchos géneros y especies de las Coniferales. Los bosques de coníferas todavía cubren vastas regiones de las partes más frías del planeta.

Más tarde, el gran grupo moderno de plantas, las angiospermas, emergió con sus dos clases, las monocotiledóneas y las dicotiledóneas, para desplazar a las coníferas de las regiones más cálidas de la tierra, hacia las regiones más frías y menos favorables. Este proceso puede haber o no terminado; sin embargo, el hombre ha cambiado tanto la vegetación natural que, aunque hubiera operado hasta tiempos recientes, ahora sí parece que hubiera terminado.

Esta cadena de cambios evolutivos trabajando sobre el período total de la evolución de las plantas en la tierra constituye un continuo mejoramiento del ambiente en cuanto al desarrollo del suelo. Los registros de plantas fósiles indican la existencia pasada de extensas áreas con climas tropicales y subtropicales; sin embargo, la mayor diferencia en el ambiente debe haber sido el mejoramiento gradual del suelo. A medida que las comunidades se tornaban más complicadas, eran a su vez, aparentemente, más aptas para utilizar la capacidad potencial del sitio y, por lo tanto, para enriquecer aun más su capacidad productiva.

Es interesante notar que los grupos de plantas más antiguas persisten todavía, mientras que varios de los grupos intermedios, en el largo proceso de la evolución, han desaparecido totalmente o sólo queda un grupo reducido de ellos, como en el caso de *Ginkgo biloba*. Los fósiles indican que tales grupos extinguidos estaban conformados por especies dominantes de gran tamaño; pero a medida que aparecieron especies más eficientes, las primeras fueron condenadas a la extinción. Pudo haber sucedido algo paralelo con la sucesión animal, puesto que los registros de fósiles están llenos de grandes animales, como los dinosaurios y los mamuts, que fueron dominantes durante ciertos períodos.

Las coníferas actuales ofrecen la explicación más clara sobre las fuerzas actuantes en la cadena de la sucesión. Donde dominan las angiospermas, tanto en los trópicos como en las zonas templadas, las coníferas están definitivamente restringidas a sitios con suelos de inferior calidad, y sólo allí pueden competir satisfactoriamente con las angiospermas. De lo anterior puede inferirse que las coníferas evolucionaron para ocupar tales sitios de suelos inferiores. Quizás los

sitios de inferior calidad, que eran satisfactorios para las coníferas, eran, en sí, un progreso, con respecto a los suelos donde antes dominaban las Cordaitales y las Cycadofilicales.

SUCESION PRIMARIA

Hay una expresión en biología que dice "La ontogenia recapitula la filogenia", para indicar que el desarrollo del embrión de un animal superior individual, pasa por una serie de estados trazando nuevamente la prolongada historia evolutiva de la especie. En cierto sentido, la sucesión actual sobre una roca en las regiones más frías, traza también la historia de la evolución de la vegetación. Como se anotó antes, a la etapa inicial de los líquenes le siguen los musgos y luego los helechos; en esta etapa entran también algunos de los pastos modernos y otras hierbas. Es obvio que los grupos extinguidos no pueden aparecer, pero en su lugar entran a escena las coníferas que, finalmente, con el desarrollo de los suelos y el mejoramiento general del sitio, dan paso a los árboles latifoliados. La cadena sucesional de la vegetación recapitula la prolongada filogenia del desarrollo de la comunidad vegetal.

Esta sucesión puede observarse en varias etapas de desarrollo en superficies graníticas, en las que el último movimiento glacial extensivo haya removido toda la vegetación y el suelo. Puede encontrarse una situación similar en las zonas bajas tropicales, en áreas con capas de lava, aunque en este caso las coníferas pueden no participar en las cadenas de la sucesión.

Otra sucesión prolongada, descrita con frecuencia en los textos de ecología de las zonas templadas, es el relleno gradual de sitios originalmente ocupados por lagunas y lagos glaciales; el relleno ocurre desde los bordes con el desarrollo de un suelo firme y de una comunidad avanzada. Tal vez la situación comparable en los trópicos, es la del desarrollo inicial de los manglares en las orillas de los estuarios y de las bahías. Por supuesto que el mismo relleno de charcas o lagos naturales pequeños, ocurre también en los trópicos y, a veces, aun a mayor velocidad. A menudo tales cuerpos de agua se formaron por deslizamientos de tierra o por corrientes de lava, pero el mismo proceso de sucesión puede observarse en charcas y lagos artificiales.

En el trópico son comunes los ejemplos de formación de tierra firme por los manglares. La velocidad del proceso depende tanto de los movimientos del material en suspensión, en las corrientes que fluyen hacia los estuarios de mareas o hacia las bahías, como de la profundidad de éstas. El movimiento de suelo hacia el mar es tremendo en las zonas sujetas a precipitación alta.

Un buen ejemplo del fenómeno descrito es el que se presenta en el Golfo de Darién y sus estuarios en la región oriental de Panamá. Las mareas afectan la altura del agua de los ríos Tuirá y su afluente el Chucinaque, varios kilómetros arriba de La Palma. Durante la esta-

ción lluviosa, la subida del nivel del agua de río se debe al represamiento del agua dulce por el agua salada en la desembocadura del río Tuira durante la marea. Por el contrario, durante la estación seca, el agua salada o salobre penetra bastante río arriba, de tal manera que, según indican los habitantes de la región, se ven bancos de medusas en el río Chucinaque.

Cerca de La Palma, toda la colonización de las vegas cenagosas recién formadas la realizan los frutos vivíparos, provistos de un apéndice de *Rhizophora mangle*. Debido al ámbito de hasta 7 metros de las mareas, estos manglares desarrollan un conjunto impresionante de raíces fúlcreas. Los árboles alcanzan 30 metros y aun más de altura. Después de establecido, el manglar acumula cieno alrededor de las raíces, y así construye el suelo hasta el nivel superior de las mareas. Al principio, sólo unas pocas especies pueden entrar en asociación con el mangle rojo; entre ellas el único otro árbol es *Pelliciera rhizophorae* de la familia Theaceae, que tiene una base bastante más amplia, consistente de corteza gruesa y de aletones laminares. Tan pronto como el suelo del manglar se eleva suficientemente, el helecho *Acrostichum aureum* invade la comunidad.

Partiendo de la etapa de un rodal maduro de mangle rojo la sucesión puede tomar tres direcciones. Si las aguas de la marea vienen poco saladas, el manglar puede pasar directamente a bosque de *Mora oleifera* llamado localmente "alcornoque"; este es un bosque de una sola especie, y con un dosel superior más bajo que el de mangle rojo. En donde el cambio ha sucedido hace pocas décadas, pueden observarse rodales casi puros de alcornoque, y en ellos sobresalen algunos mangles, remanentes de la comunidad anterior. Esta sucesión es casi universal en las orillas de los estuarios menores cerca a los valles pequeños, en donde la topografía se eleva un poco. Cuando el alcornoque está cambiando de hojas, se destaca fácilmente desde un avión por el color amarillo del follaje, que forma una banda delgada entre el manglar y los bosques de las tierras más altas, que muestran varios tonos de verde y copas de alturas menos uniformes.

Si el nivel del suelo continúa subiendo, pero la marea trae, así sea ocasionalmente, agua salada, el manglar se transforma en un rodal puro de mangle negro, *Avicennia bicolor*. Allí como ya se mencionó en el capítulo anterior, los cangrejos ayudan a mantener el rodal extrayendo continuamente fracciones de suelo salado. Estos rodales no son muy extensos en el río Tuira, pero duran bastante tiempo. Se vio un rodal sobremaduro con árboles moribundos, en donde los espacios dejados por la muerte de un árbol, fueron colonizados exclusivamente por la regeneración de *Avicennia bicolor*. Esto indica que esa etapa de la sucesión primaria puede durar, por lo menos, por más de una generación de mangle negro. De todas maneras, la comunidad ocupa un sitio difícil porque la altura y el área basal son menores que las de mangle rojo y del alcornoque. Más adelante cuando los mangles rojos hayan penetrado considerablemente en el mar, y al efecto de las

marcas cada vez menos saladas, se sume el lavado de los suelos por la lluvia, los rodales de mangle negro posiblemente se conviertan en bosques de *Mora oleifera*.

La tercera posibilidad ocurre por accidente, o más frecuentemente, cuando el rodal de mangle rojo se desintegra antes de que se conforme un ambiente adecuado para el alcornoque. En tal caso el helecho *Acrostichum* puede invadir áreas considerables. Este forma una comunidad herbácea densa de más o menos dos metros de altura, que obstruye la penetración de cualquier semilla flotante como la de alcornoque. Aunque el sitio esté listo para la etapa sucesional de *Mora oleifera*, la colonización por esta especie parece ser un fenómeno lento involucrando la sombra que éste proyecta en los bordes y su avance gradual por todos lados.

La comunidad de *Mora oleifera* permanece pura, hasta que el nivel del suelo es elevado suficientemente por la desposición posterior de cieno, que disminuye la intrusión de las aguas salobres de marea, o hasta que los rodales sean movidos efectivamente lejos de la desembocadura de los ríos, a causa de la formación de manglares, haciendo que las mareas se conviertan en mareas de agua dulce. Mientras esto ocurre, el rodal de alcornoque es reemplazado por un rodal puro de cativo, *Prioria copaiifera*. El catival es una comunidad vigorosa, de copas altas y área basal elevada, que refleja las condiciones de abundante humedad y de suelo rico. El sitio pudiera ser adverso para otras especies a causa de las inundaciones ocasionales de agua dulce, pero aquí no se da este caso porque el cativo se adapta a tal situación.

Con la deposición adicional de lodo que eleva el nivel del suelo, el catival puede, al final, ser reemplazado gradualmente por el bosque mixto de las vegas aluviales de agua dulce; estas tienen una napa freática alta pero se inundan sólo ocasionalmente y por períodos cortos. El cativo todavía formará parte de ese bosque pero ya no será la especie dominante como lo era en las primeras etapas de la sucesión. Las etapas de la sucesión no son sólo cambios de unas especies por otras; por el contrario, los cambios fisonómicos de los varios rodales son muy notorios y, a veces, lo son más que los cambios en composición florística.

El panorama general de las etapas de sucesión, cuando ocurre el relleno de los estuarios de una bahía por el depósito continuo de lodo. Al mismo tiempo están ocurriendo otras series de etapas de la sucesión a lo largo de los bancos fluviales. Río arriba de las áreas de mangle rojo, unos arbustos de mangle blanco, *Laguncularia racemosa*, junto con los de *Tabebuia palustris*, bordean los bancos tan lejos como los ríos pueden transportar regularmente aguas salobres durante las mareas. Después en los bancos aluviales río arriba aparece una comunidad densa de *Montrichardia arborescens*, una herbácea alta que puede alcanzar hasta seis metros de altura. Esta especie alcanza su máximo desarrollo en los meandros de los ríos, que cortan en uno y otro sentido las planicies aluviales. *Montrichardia* se establece en el

limo recién dejado sobre los bancos de deposición de la orilla interior del meandro. En la orilla opuesta, o sea en el banco de corte, el río mina el rodal establecido de *Prioria*. El río presenta una fuerte corriente descendente en el banco de corte, y en la orilla opuesta, una corriente suave, con tendencias ascendentes; es de suponer que aquí, en la orilla interior de la curva, se concentra agua salobre procedente de las mareas.

El rodal de *Montrichardia* comienza desde bien abajo, cerca del río, en el nivel inferior de la marea, y cede el lugar a *Mora* en la parte superior de la pendiente larga donde la inundación de la marea es mínima. En las orillas inundables, menos profundas, algunas plántulas se establecen en medio del rodal de *Montrichardia* y, cuando aquélla se desarrolla, proyecta su propia sombra y domina completamente la herbácea. Cuando se observa lateralmente, las copas del rodal de *Mora* a menudo muestran una curva o línea de un aumento continuo en altura que se inicia en el límite de *Montrichardia*.

Este es un ejemplo de los procesos principales de la sucesión, en sitios donde se está formando suelo y el nivel del mismo se va elevando. El proceso es considerablemente más rápido que el de la sucesión sobre una superficie rocosa desnuda, porque el suelo no se forma *in situ*, sino que es traído de río arriba y atrapado por las raíces y tallos de la vegetación sucesional. Por lo tanto, el suelo es esencialmente fértil y profundo aunque no tenga un perfil bien desarrollado en las primeras etapas de la sucesión. En otros ríos tropicales, el régimen de inundaciones puede hacer que se formen nuevas islas, sin que medie la influencia de las mareas. En estos casos, la sucesión es similar a la que ocurre en sitios en donde se remueve la vegetación para establecer cultivos temporales.

Esta serie de etapas sucesionales en el desarrollo de los suelos aluviales descritas anteriormente, tiene sus contrapartes en otras áreas del planeta. En la realidad, están ocurriendo cambios en las condiciones del suelo de magnitud suficiente como para que resulte una serie de asociaciones vegetales diferentes. En estas ocasiones el clima no ha cambiado, sino que las comunidades se van tornando progresivamente más complicadas en algunos casos y, en otros, como en las etapas intermedias del mangle negro, el helecho *Acrostichum* y el bosque de *Mora* de la serie descrita antes, ciertos pasos de la sucesión pueden ser menos favorables y menos productivos que los pasos previos.

Hay otras series de sucesión en las que la complejidad y la productividad continúan creciendo, como sucede en algunos sitios del este de los Estados Unidos. Un ejemplo es el mejoramiento que constituye el cambio de un sitio con una asociación de roble-nogal, por otra asociación de arce-haya en la que el suelo tiene más fertilidad y mayor capacidad de retención de agua. También se mejora el suelo cuando las coníferas invaden campos antiguos abandonados, en los que el suelo ha sufrido erosión, y tiene poca fertilidad y baja capacidad de retención de agua. Una vez que se establece el rodal de conífe-

ras y éste agrega considerable cantidad de materia orgánica al suelo, entonces, si no se producen incendios, entran las angiospermas y capturan el sitio de las coníferas.

Esta sucesión a largo plazo, que conduce hacia condiciones mejoradas del suelo y a comunidades cada vez más complejas, fue la base de las hipótesis de Clements^{1 5}, quien indicó que todas las comunidades vegetales se mueven hacia una vegetación clímax. El problema con limitada de la superficie de la tierra. En otros lugares no ocurre esos cambios sucesionales que conduzcan a una asociación superior final, sino que existen varias asociaciones finales dentro de cada zona de vida que dependen de la topografía, de la naturaleza de la estructura geológica básica, etc. Allí es muy probable que el resultado final no sea una sola comunidad clímax en cada asociación climática, sino que la sucesión siga caminos diferentes. Aunque pudiera ser que, en determinados sitios, finalmente se erosionen capas de roca calcárea o arenisca de varios miles de pies de espesor, la ecología no puede depender de un sistema basado en cambios que toman tanto tiempo.

Hasta ahora se ha tomado en cuenta la sucesión asociacional o sea, de las comunidades tomadas como un todo. Un ejemplo de este tipo de sucesión es el desarrollo evolutivo de la vegetación a través de distintas épocas, que produjo tipos diferentes de organismos, cada vez mejor equipados para utilizar con más eficiencia la creciente complejidad de los ecosistemas, y ocupar el mayor número de nichos en los mismos. Otro ejemplo es un desarrollo similar al anterior, pero de menor duración, que toma lugar con especies vegetales actuales que pasan por varias etapas, una tras otra, en una área extensa de roca desnuda. Un tipo diferente de sucesión asociacional es el ya descrito como una cadena de desarrollo en las condiciones de los estuarios de marea en el trópico, en donde se están formando nuevos sectores de tierra firme. En este caso, las condiciones no necesariamente mejoran sino que ocurren pasos sucesionales, dependientes de diversos factores, que cada vez ejercen influencias dominantes en el ecosistema. Los cambios sucesionales que llevaron a Clements^{1 5} a formular su hipótesis del clímax son, en esencia, sólo la porción final del último tipo de sucesión asociacional mencionado.

SUCESION SECUNDARIA

A diferencia de la sucesión de una asociación a otra, de la que se mencionaron algunos ejemplos en el párrafo anterior, la sucesión dentro de una comunidad es más común; ocurre continuamente en condiciones naturales, y se ha visto aumentada por las actividades culturales del hombre. Dentro de los bosques naturales se forman continuamente claros dejados por la muerte de árboles sobremaduros, o por la caída de grupos de árboles a causa de tornados, ciclones

y otros fenómenos naturales. En tales casos, hay poco cambio en las condiciones del sitio, diferentes de la remoción temporal de los elementos más altos de la sucesión. El área se ve sometida por un período a temperaturas un poco más altas y recibe más luz, pero el reestablecimiento de la misma comunidad es tan rápido, o el área es tan reducida en extensión, que no podría considerarse este caso como una sucesión de asociaciones.

Esta sucesión secundaria puede observarse mejor en un claro agrícola abandonado en el bosque tropical, de dimensiones suficientemente grandes que permitan observar el desarrollo de los cambios, pero no tan grandes como para que el claro disponga, por todos lados, de abundantes semillas provenientes de la vegetación madura circundante. Este tipo de claros aislados, normalmente es abandonado a causa de la competencia de las malezas, mucho antes de presentarse cualquier deterioro apreciable de los suelos. La sucesión, entonces, prosigue rápidamente a través de una serie de etapas hasta reemplazar el rodal maduro original.

La primera etapa es la del matorral, que dura sólo de unos pocos meses a dos años. El matorral es una comunidad mixta de herbáceas, arbustos, bejucos y, en general, plántulas de especies invasoras. Este período pudiera llamarse "la etapa del machete", porque es casi imposible atravesar el área, con cierta comodidad, sin tener que abrir el paso con el machete. Muchas de las plantas herbáceas forman densas matas de hasta dos o tres metros de altura. Entre ellas hay helechos, *Heliconia* spp., jeníbres silvestres y otras plantas. Algunos arbustos de las familias Acanthaceae, Piperaceae, Solanaceae, Compositae, y Rubiaceae, para citar algunos de los grupos taxonómicos más comunes, entremezclan sus ramas y tallos con las plantas herbáceas y con individuos jóvenes de especies arbóreas de crecimiento rápido, formando todos un conjunto enmarañado y cubierto en sus copas por una masa de bejucos herbáceos y leñosos. En poco tiempo, según la humedad del sitio y la fertilidad de los suelos, los árboles de crecimiento rápido comienzan a emerger de esta maraña baja, y forman un dosel superior que sobrepasa la estatura de un hombre; las especies arbóreas más comunes en el trópico americano son *Ochroma lagopus*, *Cecropia* spp., *Trema micrantha*, *Schizolobium parahybum*, *Belotia* sp., *Mortoniendron* sp., *Jacaranda copaia*, y varios otros. Estos árboles se caracterizan por su crecimiento rápido, vertical con un solo tallo principal, con hojas compuestas o lobuladas grandes y hojas simples, pequeñas con ramas deciduas. La dispersión en todas se realiza a través del viento o de los pájaros y, como es de esperarse, la producción de frutos es abundante. Estas especies viven dispersas suficientemente largo, en claros, en donde permanecen por tiempo en la comunidad boscosa natural, en donde ya colonizados para proveer de semillas a los nuevos claros. También se establecen en claros y bandas delgadas a lo largo de las riberas de los arroyos y de los ríos. En tales condiciones de bosque natural, los árboles tienen copas débiles y, en

general aspecto poco vigoroso, muy diferente a los robustos renuevos que se dan lugar a campo abierto. Paul Slud⁸⁹ encontró que las comunidades secundarias estaban habitadas por grupos de aves muy diferentes a las del bosque natural. A su vez éstas tienden a multiplicarse rápidamente, como lo hacen los componentes de la vegetación, donde quiera que ocurran las etapas de sucesión secundaria en una área de dimensiones apreciables. Es probable que estas mismas aves existan en bandadas pequeñas en el bosque natural, moviéndose de claro en claro.

Una vez que los árboles de crecimiento rápido emergen del matorral y se tornan dominantes, comienzan a ejercer un efecto inhibitorio sobre la masa vegetal más baja. Muy pronto ya es posible atravesar la comunidad sin la ayuda del machete, aunque todavía algunos bejuco obstaculicen el paso. Con el rápido desarrollo de estas especies, el bosque adquiere altura considerable, el suelo nuevamente está mejor protegido y la temperatura es menor, y se incrementa considerablemente el retorno de la materia orgánica al suelo. Cuando el rodal tiene de ocho a diez metros de altura, el piso del bosque está mucho más libre de competencia y el suelo se ha mejorado; aquí comienzan a establecerse muchas nuevas especies arbóreas bajo esta cobertura formada rápidamente.

Estas nuevas especies compiten menos entre sí que las pioneras y no necesitan tanta luz directa para su desarrollo. Es probable que tengan raíces más profundas que las pioneras pero éste es un aspecto que todavía no se ha investigado. Estas especies siguen creciendo hasta el dosel superior, en donde, a medida que las efímeras pioneras mueren o se desintegran, se posesionan del espacio y forman un dosel más alto, más denso y de mayor duración.

Las especies que finalmente dominan la comunidad pueden estar comprendidas entre las de este segundo dosel, o pueden entrar más tarde cuando el suelo se mejore aun más. El ritmo del cambio se torna más lento y se hace difícil distinguir entre una etapa tardía de la sucesión y un bosque maduro tomado al azar. La velocidad del desarrollo está correlacionada estrechamente con la condición del sitio. Si los suelos han sido muy deteriorados, puede retardarse bastante el desarrollo de la comunidad, hasta que ésta alcance las condiciones del bosque natural original.

Hasta aquí se ha considerado la sucesión secundaria de áreas relativamente pequeñas. Cuando las áreas aclareadas son extensas, entra un nuevo factor a jugar su papel; este factor es la disponibilidad de semillas del bosque natural. En estas condiciones, a pesar de la enorme cantidad de individuos, las especies pioneras no son abundantes. De hecho, se dan casos en los que sólo una o dos especies casi dominan el estrato superior. Pero el cambio principal en el patrón de la sucesión toma lugar cuando el bosque natural maduro está tan distante, que sólo unas pocas semillas se encuentran disponibles para suplir las necesidades de las últimas etapas de la sucesión. Estas espe-

cies producen menos frutos y en general sus semillas son más difíciles de transportar que las de las especies invasoras. El fenómeno conduce, a menudo, a un cambio en el patrón de sucesión, con el desarrollo de una serie de especies intermedias, distintas de las que pueden encontrarse en un claro pequeño en medio del bosque natural.

Uno de los problemas de la terminología en cuanto a desarrollo de la sucesión, es el causado por las tasas diferentes de crecimiento, en las distintas regiones o fajas y en las distintas provincias de humedad. Mientras que en las zonas tropicales húmedas las etapas se suceden rápidamente y pueden considerarse como etapas de la sucesión, en las regiones templadas el ritmo puede ser tan lento, que ciertas etapas, aun entre las primeras, persisten durante varios años. Ellas son realmente etapas de la sucesión, pero desde el punto de vista práctico son consideradas asociaciones en sí mismas y se las toma como partes diferentes del conjunto de la vegetación total.

Como las etapas sucesionales son casi siempre de corta duración, deben tratarse en la clasificación ecológica de la misma manera que se trata el uso actual de la tierra, el cual puede variar de un año para otro. Siguiendo con la subdivisión de una área en zonas de vida y asociaciones, —ambas categorías basadas en rangos de factores ambientales— el próximo paso es el establecimiento de un tercer nivel, donde se incluya la cobertura y el uso actual de la tierra. Por lo tanto, el área de una asociación determinada puede contener varias subdivisiones tales como bosque natural maduro, diferentes etapas de sucesión, campos cultivados, huertos, pastizales, zonas residenciales y carreteras.

A causa de su larga duración, algunas etapas de sucesión de climas fríos pudieran clasificarse como asociaciones, que pueden denominarse asociaciones de sucesión secundaria. En áreas anteriormente cubiertas de glaciares con suelos superficiales, el desarrollo sucesional a largo plazo, puede pasar por cambios asociacionales muy similares al conjunto de comunidades en sucesión que ocurren después de un prolongado uso agrícola con degradación de los suelos. Sin embargo, se espera que tales problemas causen pocas dificultades de terminología a los ecólogos que trabajan en esos sitios.

SUCESION Y MANEJO DE LA TIERRA

La comparación entre la sucesión y el manejo de la tierra es particularmente importante, porque las actividades del cultivo de la tierra se relacionan sobre todo con el control de la sucesión natural. El hombre que cultiva la tierra establece una comunidad artificial y luego se ocupa de evitar que la sucesión natural continúe en su área cultivada. Lo último se denomina control de malezas, porque a cualquier planta no deseada en la asociación establecida artificialmente, se le considera maleza, aunque esa planta tenga un valor intrínseco

por sí misma, y aun sea cultivada y protegida en otra comunidad artificial.

Los dasónomos y los que se dedican al manejo de las cuencas hidrográficas y a la vida silvestre, trabajan esencialmente en dirigir la sucesión natural más que en detenerla. Sin embargo, los dasónomos pueden tratar de mantener la comunidad en una etapa de sucesión particular, porque su valor económico es mayor que el de la o las etapas siguientes. El mejor ejemplo es el caso de los bosques de coníferas que, cuando se mejoran las condiciones del suelo, tienden naturalmente a convertirse en bosques mixtos de latifoliadas de menor valor económico. En este caso, la manera más eficiente de conseguir el control sobre la sucesión, es practicando quemas controladas a intervalos bien establecidos, para matar las plántulas invasoras y empobrecer el suelo superficial hasta hacerlo desfavorable para las latifoliadas, pero no tanto que perjudique substancialmente el crecimiento de las coníferas. Después de varias quemas controladas, se cosecha el rodal y se excluye el fuego por un período durante el cual se regeneran las coníferas y crecen hasta cierto tamaño, cuando puede quemarse de nuevo sin matar los árboles jóvenes. Las coníferas, y aun ciertas latifoliadas como la teca, logran resistir este tipo de manejo por la gruesa corteza protectora que desarrollan en la parte baja del tronco cerca del suelo.

Las plántulas y el matorral de las primeras etapas de la sucesión suministran forraje más abundante para los animales silvestres, como el venado, y más semillas para ciertas aves, como la chachalaca; por esta razón, quienes se ocupan del manejo de la vida silvestre también se interesan en manejar estas áreas, para obtener un balance adecuado en las distintas etapas de la sucesión. Cuando se persiguen fines mixtos, de utilización de la madera y de manejo de la vida silvestre, quien maneja el bosque planea cuidadosamente las operaciones de corta, desde el punto de vista del tiempo y del espacio, para lograr alcanzar ambos fines.

El manejo de la tierra con fines hidrológicos también se relaciona con las etapas de la sucesión. La investigación en este campo está tornándose muy importante, porque el agua se está convirtiendo en uno de los recursos naturales escasos en varias zonas densamente pobladas. Las primeras etapas de la sucesión utilizan menos agua de la precipitación para la transpiración; en consecuencia, el manejo ideal del agua involucra el mantenimiento de etapas sucesionales suficientemente densas, para proteger el suelo contra la erosión y mantener condiciones óptimas de absorción y almacenamiento, compatibles con la transpiración reducida. Cuando se persiguen usos diferentes combinados, como balance hidrológico, manejo de la vida silvestre y producción de madera, simultáneamente y en la misma área, se debe poseer un conocimiento muy sólido de las distintas etapas de sucesión y de las técnicas de manejo, que produzcan el equilibrio óptimo y satisfagan bien todas las exigencias.

La agricultura migratoria es un tipo de agricultura más primitiva, practicada en áreas de menor densidad geográfica, y en suelos que no pueden dedicarse permanentemente a la agricultura tradicional, a causa de la topografía, la estructura, la baja fertilidad o de una combinación de estos factores. En este tipo de agricultura se utiliza la tierra durante unos pocos años y luego sigue un largo período de barbecho, durante el cual, los procesos sucesionales de mejoramiento del suelo, convierten nuevamente el sitio en lugar apto para renovar los cultivos agrícolas. Este método es satisfactorio para un bajo nivel de tecnología, en áreas en donde los problemas de transporte impiden otra forma intensa de utilización de los recursos naturales locales.

NECESIDADES DE FUTURA INVESTIGACION

Los especialistas en suelos se han interesado en hacer corresponder los suelos con sistemas de clasificación. La mayoría de los suelos de estados sucesionales de una asociación se clasifican como series, tipos o fases, sin considerar suficientemente si esos suelos forman series o nó. Ellos, por lo menos, han mostrado claramente que el suelo del ecosistema sufre cambios considerables, a causa de las actividades culturales, o como resultado del desarrollo de una comunidad natural previamente removida en un sitio determinado. Estos dos aspectos del conocimiento, el del suelo y el de las categorías de clasificación de la vegetación, deben enlazarse mediante la investigación y la correlación de datos. Además, los ecólogos que estudian la vida animal deben añadir su información sobre los cambios sucesionales de las comunidades animales a través de las varias etapas sucesionales de una serie.

En la literatura, el desarrollo sucesional al igual que las comunidades maduras, ha sido descrito e investigado taxonómicamente. Todavía es difícil dar ejemplos desde el punto de vista fisonómico. Es muy desafortunado que así sea, y, por lo tanto, la situación debe corregirse en el futuro. No será posible intercambiar experiencias y conocimientos entre regiones biogeográficas separadas, hasta tanto no pueda hacerse sobre bases fisonómicas. La naturaleza da muchas indicaciones de que esto es factible.

En la Figura 5 se presenta un ejemplo. Los datos fueron tomados de una serie de etapas sucesionales en un estudio hidrográfico en Coweeta, Estados Unidos. Aunque la información se tomó específicamente para un estudio de escorrentía, representa un caso interesante de medidas del desarrollo sucesional. Al representar los datos a intervalos espaciados logarítmicamente, como se muestra en la Figura 5, se obtiene una curva muy interesante. Duplicando sucesivamente el período de tiempo, el desarrollo de la vegetación sigue una curva definida y los períodos se correlacionan muy bien con la altura de la

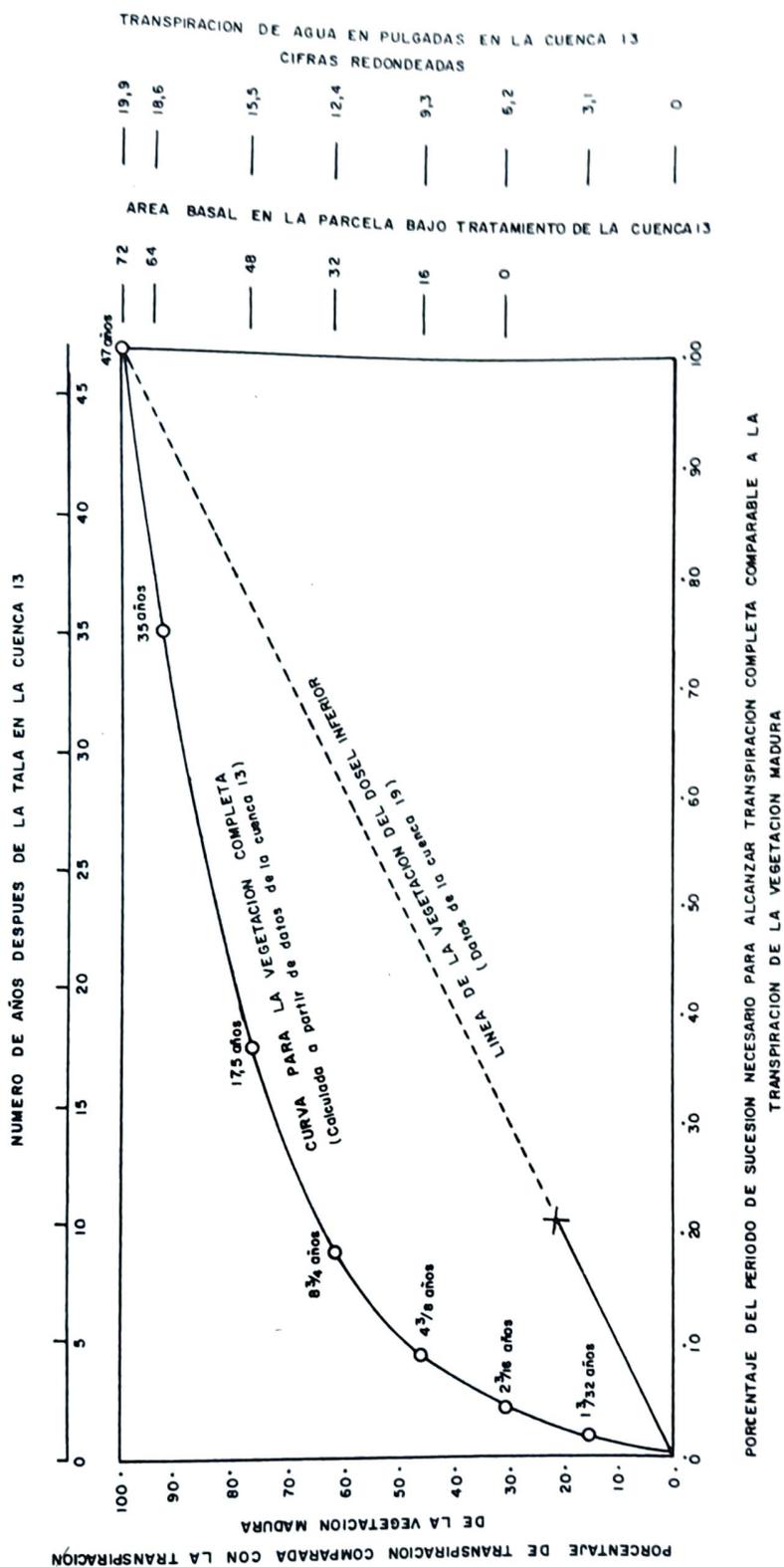


Fig. 5. Modelo de transpiración en el área de Coweeta bajo tratamiento hidrológico.

vegetación y el área basal desarrollada. Se requieren muchos más estudios sobre el desarrollo de la vegetación en asociaciones diferentes, y éstos no necesariamente tienen que estar relacionados con estudios hidrológicos.

Otro campo de investigación fértil que ofrecen las etapas sucesionales de la vegetación, es el de la productividad potencial de los sitios o de las asociaciones. Para hacer comparaciones sobre productividad, las comunidades naturales maduras resultan muy complejas, y constituyen un material demasiado amplio para ser manejado con eficiencia. Las comunidades maduras crecen sólo en la medida que lo necesitan para reemplazar sus pérdidas, es decir, para mantener una condición más o menos estática de equilibrio. Por lo tanto, la producción de nuevo material no representa necesariamente su productividad potencial en un período de tiempo dado. Tampoco es posible medir la productividad removiendo la vegetación para luego restablecer un cultivo como base comparativa. Desafortunadamente se ha hecho ese tipo de comparaciones, y, por lo tanto, la productividad potencial de los trópicos se ha considerado baja, al comparar los rendimientos de maíz en el trópico con los de, por ejemplo, un campo de Iowa, Estados Unidos.

Extrictamente hablando, la productividad potencial de un ecosistema particular debe establecerse por el peso de materia seca producida por unidad de área en un año. La utilidad real que esa materia seca tenga para el hombre es una consideración de importancia económica, pero no es un criterio básico para medir la productividad potencial. Se podrían obtener valores de la productividad relativa, pesando la materia seca total producida en lotes pequeños, de una serie de comunidades en diferentes etapas de sucesión, y comparando los resultados. En el Capítulo 10 se presenta un análisis completo sobre la medición de la productividad.

CAPITULO 5

EL SUELO

EL SUELO COMO PARTE DEL ECOSISTEMA

El suelo es parte integral de todo ecosistema. Representa el fundamento o la base dentro y sobre el cual se han desarrollado todas las comunidades terrestres. El suelo es la zona de transición entre la corteza geológica o litosfera y la atmósfera y la hidrosfera. Hay, por supuesto, áreas en donde el manto geológico hace contacto directo con la atmósfera o con las aguas superficiales, pero normalmente existe una capa de suelo intermedia de profundidad variable.

El suelo sirve de apoyo y provee parte del alimento y del espacio vital de las comunidades de las plantas y de los animales; viceversa, el suelo se ha desarrollado parcialmente con la ayuda y tomando elementos de esas comunidades. Las variadas facetas del clima actúan continuamente sobre la litosfera, que produce los constituyentes primarios del suelo. Después de formado, permanece en el sitio o es transportado por la acción del agua, del hielo o de los movimientos atmosféricos. Por lo tanto puede haberse formado desde abajo, desde arriba o haber sido transportado desde áreas laterales.

Al suelo le corresponde sólo una capa muy delgada de la litosfera, y en su formación, es decir, en la desintegración de los estratos superficiales de las rocas, influye no sólo el clima, sino también las interacciones mutuas entre el mismo suelo y los seres vivos. En ciertas áreas desérticas, en donde por los efectos del clima la roca se ha desintegrado en masas grandes o en partículas granulares, la falta real de agua ha impedido el crecimiento de organismos y, por lo tanto, el suelo no se ha desarrollado. En cualquier caso es esencial el tiempo para que actúen los efectos acumulativos, que contribuyen al desarrollo de un suelo con su perfil correspondiente.

Cuando se realizan estudios biológicos de suelos, y se demuestra la gran abundancia de protozoarios, hongos y otras formas de vida, partes esenciales del suelo, comienza a entenderse mejor la idea del mismo como comunidad viva. Pero si además se consideran las raíces horadando y nutriéndose del suelo, y la cantidad de animales que se mueven en la superficie y en el interior, entonces se hace obvio que

los organismos todos, el suelo y la atmósfera, son parte de una comunidad viva y de un medio ambiental, el ecosistema.

Este punto de vista es obligatorio para el ecólogo. Todo el ambiente, es decir, la atmósfera, la hidrosfera, los organismos, el suelo y la porción de la litosfera que limita con el agua y el aire, debe tratarse en su totalidad, de tal forma que se incluyan las acciones mutuas entre la roca y los organismos vivos que, al final, conducen a la creación de los diferentes componentes del ecosistema.

INTENTOS PARA DESARROLLAR SISTEMAS DE CLASIFICACION DE LOS SUELOS

Los pedólogos fueron de los primeros científicos que se interesaron en las amplias relaciones entre el clima y los suelos. Ellos establecieron que, con excepción de cierto tipo de roca madre, el clima produce *in situ* el mismo tipo de suelo, partiendo de diferentes clases de roca. A estos suelos se les denominaron suelos zonales. Este hecho es paralelo con el descubrimiento de los primeros ecólogos, quienes establecieron la correlación entre las provincias climáticas y las grandes áreas de vegetación, llamadas formaciones, con fisonomía relativamente uniforme. De la misma manera que sucedió con la relación entre el clima y las formaciones vegetales, los datos acumulados después de estudios adicionales sacaron a la luz excepciones a ese franco tipo de correlación entre los suelos y el clima. Se hizo muy poco para tratar de correlacionar los suelos y la vegetación, y los pedólogos se inclinaron más a basar la clasificación en análisis químicos y físicos. Actualmente los esquemas de clasificación de los suelos se han vuelto más complicados y menos convincentes.

Para que un sistema de clasificación mundial de suelos sea satisfactorio, debiera encajar dentro de una clasificación natural de los ecosistemas. Esto parece lógico si se tiene en cuenta la discusión previa sobre la manera cómo el suelo se integra con los otros constituyentes del ecosistema.

Es posible que, con un enfoque unificado, la naturaleza de los suelos de un área determinada pueda derivarse de la fisonomía de la vegetación. Si se hacen suficientes observaciones en comunidades naturales, como para desarrollar un esquema de correlación de las variaciones del suelo con la fisonomía de la vegetación, sería posible deducir luego la fisonomía de la vegetación original en áreas deforestadas, a través de las características de los suelos.

Ya existen bastantes medidas, descripciones y análisis de suelos de todo el mundo. Sin embargo, la mayoría de los datos se han tomado de áreas en donde la vegetación natural había sido sensiblemente alterada, y de no haberlo sido, siempre faltan notas sobre la fisonomía de la vegetación natural. Todas estas medidas, en lugar de condu-

cir hacia una clasificación natural de los suelos, han hecho creer que tal clasificación es imposible.

Mucho se ha enfatizado en trabajos minuciosos de análisis, descripción y medidas, y se ha realizado poca labor intelectual de síntesis sobre el cuadro general de los suelos, que permita conocer los datos necesarios para desarrollar un sistema de clasificación.

Al principio, los suelos zonales fueron interpretados correctamente como el resultado de la acción directa del clima y la vegetación correspondiente a ese clima. Algunos suelos notoriamente diferentes se describieron y clasificaron como zonales. Sin embargo, los pedólogos se apartaron de la idea original de suelo zonal al incluir más de un suelo en un clima específico. El mejor ejemplo es el de los suelos de las praderas del norte y los podsoles pardogrisáceos de los Estados Unidos; ambos pueden encontrarse relativamente cercanos uno de otro, bajo un mismo conjunto de condiciones climáticas. Nadie pareció darse cuenta que los bosques mixtos de latifoliadas de los suelos podsólicos pardogrisáceos, era la vegetación climática natural de la región, y que la pradera fue el resultado de quemas continuas durante mucho tiempo, lo que permitió a los pastos invadir y establecerse en esa área.

El fenómeno tal vez pueda explicarse por el deseo de los pedólogos, igual al de los ecólogos, de tener unidades bien definidas y distintivas con características fácilmente reconocibles. Sin embargo, después de quedar bien implantada la idea de suelos zonales claramente distintivos, los pedólogos se encontraron incapaces de entender los suelos de los trópicos. A pesar de haber encontrado varios suelos zonales en las zonas templadas, pudieron distinguir solamente uno o dos en todo el trópico, y, como resultado, se describieron uno o dos suelos zonales demasiado extensos, incluyendo en ellos varios climas y varias comunidades totalmente diferentes. Cuando los pedólogos comenzaron a mirar con mayor seriedad los suelos tropicales, ya el énfasis de la clasificación había oscilado hacia las características del suelo y del perfil en sí mismo y, por lo tanto, el clima y la vegetación no recibieron ninguna atención especial.

Con esa interpretación errónea de la idea original y lógica de los suelos zonales, no es extraño que los intentos de establecer categorías naturales superiores de clasificación se hayan visto condenados a terminar en una decepción. Tales categorías fueron el orden, suborden y los grandes grupos de suelos, que, al basarse en correlaciones con un conjunto erróneo de suelos zonales, no pudieron emerger como grupos naturales.

La única división sólida de las categorías superiores fue la división de los suelos en pedalferes y pedocales. Esta fue una división lógica porque separó los suelos de dos de las principales provincias de humedad: la húmeda y la seca. Aparentemente, la línea divisoria coincide con la línea de evapotranspiración potencial unitaria, o sea, donde la evapotranspiración potencial es igual a la precipitación. Desafortuna-

damente, una categoría con sólo dos divisiones ayuda muy poco en la clasificación del complejo conjunto de suelos del mundo.

SERIES DE SUELOS

Al contrario de las categorías superiores, la clasificación de unidades locales menores ha sido más satisfactoria. Estas son las series de suelos, con subdivisiones de tipos y fases. Quizá la mayor naturalidad de esas divisiones, se deba a que ellas constituyen las unidades reales que pueden diferenciarse y cartografiarse fácilmente en el campo. Sin embargo, como la decisión acerca del ámbito de cada categoría depende de grupos diseminados de expertos en cartografiar suelos, resultan desigualdades en la interpretación.

El Anuario de Agricultura de los Estados Unidos de 1938 define la serie de suelos como sigue: "Un grupo de suelos con horizontes genéticos similares, tanto en las características diferenciantes como en el arreglo del perfil del suelo, con excepción de la textura de la capa superficial, y desarrollados a partir de un tipo particular de material parental". En esta definición la frase "...similares, tanto en las características diferenciantes. . ." dejó un ámbito muy amplio para interpretación, que dependía del número de características tomadas en consideración.

En 1949 Ricken y Smith⁸⁰ hicieron los siguientes comentarios acerca del concepto de serie de suelos:

"El concepto actual de serie de suelos es marcadamente diferente al de los primeros años. Debe recordarse, por ejemplo, que durante algún tiempo la serie Marshall fue más amplia en algunos aspectos que el gran grupo de suelos de Pradera. Con el correr de los años la serie ha venido a significar una unidad de paisaje con un ámbito estrecho de propiedades de suelos, la mayoría de las cuales, son importantes para la agricultura. El concepto de suelo se desarrolló a medida que aumentaron los conocimientos sobre hechos básicos en la ciencia del suelo. Es de esperar que continuará el desarrollo y la revisión del concepto cuando se obtengan más conocimientos. En resumen, la serie es la unidad de clasificación que reconoce el mayor número de características fundamentales del perfil del suelo. Hipotéticamente, la serie es la unidad de paisaje mayor y también la unidad de clasificación categórica más alta, alrededor de la cual se distinguen todas las características y propiedades pertinentes a la formación del suelo".

TIPOS DE SUELOS

El tipo de suelo se ha empleado generalmente para designar subdivisiones de series de suelo, y se diferencian principalmente sobre la

base de la textura de la superficie o capa arable del suelo. De acuerdo con Ricken y Smith¹⁰, al cartografiar inicialmente muchos tipos dentro de una serie, hubo cambios hacia una definición más estrecha de la serie, que incluía un ámbito específico de textura; por lo tanto, se redujo el número de tipos y se aproximaron más los conceptos de serie y tipo de suelo. Ellos citan como ejemplo el reconocimiento actual de los tipos migajón de arena y migajón arenoso fino, los tipos migajón de limo y migajón de arcilla limosa, y los tipos arcilla limosa y arcilla, como tres series de suelo separadas, en comparación con los reconocimientos anteriores, en los que resultaba una sola serie de suelos con varios tipos de acuerdo con los grupos texturales.

La otra subdivisión, la fase de suelo, es una división del tipo de suelo basada principalmente en el uso que el hombre dá al suelo y nó en características genéticas. Las características genéticas generales de la fase de suelo deben incluirse entre las características del tipo y de la serie. Ejemplos de situaciones en donde es favorable la subdivisión de los tipos en fases, son los casos en que ocurren diferentes grados de pendiente y de pedregosidad; estas características influyen sobre las prácticas agrícolas relacionadas con el control de la erosión y el uso de maquinaria.

CORRELACION DE LOS SUELOS CON LA VEGETACION

Al considerar cuidadosamente las discusiones anteriores sobre las categorías menores de clasificación de los suelos, se nota que los pedólogos que trabajan mayormente sólo con las características del suelo, se han aproximado bastante a los ecosistemas naturales definidos, por su parte, en la distribución de la vegetación. Considerado desde un punto de vista científico amplio, el hecho más desafortunado ha sido la poca colaboración entre los científicos del suelo y los de la vegetación hacia el establecimiento de una clasificación uniforme de ecosistemas; este enfoque además de ser útil a ambos grupos, hubiera ofrecido datos separados para la solución mutua y más eficiente de casos problemáticos. La clasificación taxonómica de las plantas se ha visto reforzada considerablemente por comprobaciones de otras disciplinas como la serología, la anatomía de maderas y, más recientemente, por la bioquímica. Sin duda los sistemas de clasificación, tanto de los suelos como de la vegetación, se beneficiarían mutuamente con la investigación cooperativa para establecer una clasificación uniforme de ecosistemas.

Aparentemente, las series de suelos deberían coincidir con las asociaciones vegetales de los ecólogos y con los tipos de bosque de los dasónomos. Sin embargo, por falta de un enfoque integrado, es muy difícil establecer, de modo categórico y exacto, el grado de correlación de los tres aspectos en el campo. Además, los científicos del

suelo han trabajado principalmente con áreas agrícolas desprovistas de vegetación natural, las cuales son precisamente las menos atractivas para las investigaciones de los dasónomos y los ecólogos que trabajan en las asociaciones.

Como el suelo es de capital importancia en las prácticas agrícolas, los pedólogos necesitan extender su sistema de clasificación hasta grados de refinamiento considerable, para satisfacer las necesidades prácticas del manejo de los suelos. Por otro lado, el problema se torna aún más complicado porque la clasificación de los suelos debe incluir el deterioro producido por prácticas inadecuadas de manejo.

La clasificación de suelos tan detallada, requerida para el uso intensivo agrícola de los mismos, no se necesita para el manejo de bosques, de pastizales, y de cuencas hidrográficas. En estos casos, en los que se requieren sólo planes de manejo extensivos, es suficiente con tomar las series de suelo y las asociaciones vegetales como unidades básicas. Para el manejo forestal intensivo se utiliza la clase de sitio como una división de la asociación o del tipo de bosque. Esta es en esencia una clasificación de productividad. La clase de sitio se determina fisonómicamente por la relación altura-diámetro de la misma especie, pero es probable que también pudiera establecerse con base fisonómica en las plantas pequeñas del sotobosque. Es posible que esto también se hiciera en áreas en las que se ha removido la cubierta arbórea para dedicarlas al pastoreo y, aún, en comunidades naturales no arbóreas.

CORRELACION ENTRE LAS CLASIFICACIONES DE VARIAS DISCIPLINAS

Para facilitar los estudios interdisciplinarios y los trabajos de clasificación de los ecosistemas, involucrando en ellos los suelos, sería muy conveniente utilizar un término común o, por lo menos, nombres equivalentes para las subdivisiones principales de las zonas de vida. Por ejemplo, el término asociación podría utilizarse para designar la comunidad de plantas y animales del ecólogo, la serie de suelos del pedólogo y el tipo de bosque del dasónomo.

Las divisiones para ecosistemas más reducidos podrían denominarse tipos naturales. Estos corresponderían tanto a los tipos de suelo como a las clases de sitio. Los ecólogos no tienen un nombre satisfactorio para esa unidad. Como muy a menudo esa unidad es una variante debida a diferencias del suelo, parece apropiado utilizar la correlación del nombre con el tipo usado en la clasificación del suelo.

Se sugiere el término "natural" para calificar al término tipo, con el fin de permitir la diferenciación con los tipos de suelos resultantes del uso agrícola intensivo o abuso en la utilización agrícola, que pueden denominarse tipos "culturales". El término fase de suelo y aun subdivisiones más finas tienen importancia sólo para el pedólogo.

Su uso actual para indicar en la clasificación la presencia de áreas pedregosas o el ámbito de la pendiente parece útil y adecuado, pero tendrá, en general, poco significado excepto cuando se relacione con el uso agrícola de los suelos.

Los científicos de suelos podrían satisfacer las necesidades de contar con categorías de clasificación superiores, adoptando la unidad climática de la zona de vida que, al mismo tiempo, les daría una categoría correspondiente a las divisiones en otras ciencias. Esa categoría proporcionaría automáticamente a los pedólogos más de 100 divisiones de la superficie sólida del mundo. Como ninguna asociación o tipo edáfico puede encontrarse en más de una sola zona de vida, el sistema de clasificación de suelos sería manejable y mucho más fácil de aplicar.

SUELOS ZONALES

Existe un solo ecosistema posible en cada zona de vida con un clima zonal o normal y con un suelo zonal o normal, y este ecosistema corresponde a la asociación climática. Aunque el autor ha venido utilizando el término asociación climática, parece preferible que, desde un punto de vista interdisciplinario, éste se cambie por asociación zonal ya se trate del suelo, de la vegetación, de la fauna o del clima.

Si se estudiaran los suelos de las asociaciones climáticas o zonales de un conjunto contiguo de zonas de vida, inmediatamente se notaría el patrón de cambio, causado por un aumento o disminución de la precipitación y/o la temperatura. Dentro de cada zona de vida, podrían utilizarse los suelos zonales auténticos, como puntos de referencia para estudiar y analizar los suelos azonales e intrazonales. Lo anterior serviría de base para estudiar los efectos de sustratos rocosos especiales y de ciertas condiciones de drenaje.

Después de analizar los suelos de las asociaciones climáticas en las zonas de vida basales de los trópicos, se nota que la apariencia de los suelos zonales auténticos de esa región no es muy diferente entre las distintas zonas de vida. La mayoría tienen la misma estructura y textura similar porque han sido formados bajo condiciones uniformes de temperatura alta. Las diferencias esenciales serán las relacionadas con el movimiento interior del agua, a causa del aumento progresivo de la precipitación desde el desierto hasta el bosque pluvial.

Desde la línea de evapotranspiración unitaria hasta el desierto, el agua tiende progresivamente a moverse de abajo hacia arriba, para ser evaporada en la superficie. Desde esa línea hasta el bosque pluvial, la tendencia es opuesta, es decir, el agua tiende a moverse de arriba hacia abajo, causando la correspondiente lixiviación del suelo. Como resultado, el pH y la fertilidad en los horizontes superiores son, en general, totalmente diferentes, según se trate de climas húmedos o secos.

También la vegetación es progresivamente más exuberante desde el desierto hasta el bosque muy húmedo, pero enseguida, en el bosque pluvial, debido a la precipitación y lixiviación excesiva, es menos exuberante. Es decir, hasta un punto determinado, se adiciona cada vez mayor cantidad de materia orgánica al suelo, conforme la precipitación aumenta, pero, a su vez, la desintegración es más activa y, por lo tanto, la materia orgánica se descompone con mayor rapidez.

Con respecto a la temperatura, es conocido que, en las regiones más frías, los suelos zonales se caracterizan por una destrucción más lenta de la materia orgánica. Este fenómeno se relaciona con un asunto muy interesante, como lo es el de los podsoles de los bosques de coníferas de la región Boreal. Como se mencionó en el capítulo anterior, las coníferas son remanentes de la vegetación que cubrió buena parte de la tierra en el pasado, y que aun no ha sido reemplazada completamente por las angiospermas. Es muy posible que en la región Boreal no exista una asociación climática o zonal de angiospermas. Por lo tanto, el suelo zonal bajo la asociación climática actual, puede mostrar una discontinuidad en el patrón de distribución, desde las regiones más calientes a las más frías.

ENVEJECIMIENTO DE LOS SUELOS

Se estima que el tiempo por sí mismo, es decir, la edad, constituye una complicación interesante en el estudio de los suelos; el fenómeno es especialmente importante en los trópicos, en donde el clima puede acelerar el proceso de envejecimiento de los suelos. Por ejemplo, los suelos volcánicos geológicamente recientes parecen no ajustarse a los sistemas tradicionales de clasificación: a menudo son ricos en minerales, poseen excelente estructura, alta fertilidad, y no muestran el perfil regular de suelos más antiguos. Aun en áreas de precipitación abundante, tales suelos, llamados andosoles, dan rendimientos agrícolas excelentes y pueden ser pastoreados intensivamente. Después de un período largo, los suelos volcánicos alcanzan una condición normal, y mucho más tarde, según Mohr^{6 5}, llegan a la senilidad. Sin embargo, como este proceso necesita períodos geológicos muy largos y, además, se conoce poco sobre la historia del uso de los andosoles, el fenómeno de la senilidad de los suelos debe tomarse con ciertas reservas, hasta tanto se efectúen más estudios sobre el tema. Ahora se sabe solamente que, tanto los suelos volcánicos como los aluviales, se transforman con el tiempo en suelos menos fértiles y más normales, como puede observarse en los aluviones de las terrazas viejas de los ríos.

Si existe un cambio de fertilidad y estructura de los andosoles, de naturaleza tal que éstos se convierten en suelos normales, es lógico pensar que la fertilidad de los suelos normales disminuya con el tiempo. Esta idea debe compararse con la opinión generalizada de

que la vegetación natural madura está en completo equilibrio interno, y que los suelos bajo esas condiciones mantendrían sus características si no hubiera intervención del hombre.

Muchos suelos han sido excesivamente deteriorados por las actividades culturales del hombre. En las regiones tropicales de Africa y América existen vastas áreas denominadas localmente llanos, campos o sabanas, con suelos muy deteriorados y de baja fertilidad, que son el resultado de quemadas continuadas durante períodos prolongados. El fuego favorece los pastos al destruir la mayor parte del matorral y casi la totalidad de los árboles, a excepción de unas pocas especies resistentes al fuego como *Curatella americana*.

El material verde que no ha sido consumido por los animales, se convierte con el fuego de la estación seca, en una cobertura de cenizas sobre el suelo; parte de estas cenizas son levantadas por el viento o transportadas por el escurrimiento de las primeras lluvias; más adelante, en plena estación lluviosa, la lixiviación hace descender los elementos, y con ellos la fertilidad, hasta el nivel de la napa freática. Los elementos son fijados en la capa cementada que existe muchas veces a cierta profundidad. Una vez que esto ocurre, los elementos no pueden moverse hacia arriba y la capa superficial de suelo se empobrece año tras año. La mayor parte de estas sabanas ocurren en el Bosque Seco Basal de las regiones Tropical y Subtropical; también existen en las zonas de vida Bosque Húmedo Basal y Premontano y Bosque Muy Húmedo Premontano de la región Tropical, y en el Bosque Muy Húmedo Basal de la región Subtropical, pero con suelos menos fértiles y más livianos que, al secarse suficientemente, permitieron las quemadas. Después de un largo período de quemadas, estos suelos se tornan más estériles que los de las sabanas del Bosque Seco.

Los suelos pueden rejuvenecerse y recuperar su fertilidad si se permiten períodos prolongados de barbecho, práctica común dentro de la llamada agricultura migratoria. Sin embargo, a medida que la presión de la población se hace más fuerte, se acorta el período de barbecho, y los suelos se tornan menos productivos y menos capaces de rejuvenecerse. Este proceso adquiere cada vez más importancia en los trópicos, donde la población aumenta rápidamente.

Conforme la población aumenta, toma cuerpo la colonización de ecosistemas menos productivos y así, año tras año, aparecen nuevas áreas de suelo degradado. Mientras que, por ejemplo, la población nativa del Valle Chimaltenango en Guatemala, ha cultivado maíz sin deterioro de los suelos, por lo menos durante algunos siglos, muchas áreas tropicales colonizadas recientemente, han sido abandonadas después de menos de veinte años de cultivo.

El conocimiento de tales áreas degradadas y la comparación de los rendimientos de maíz en los trópicos con los rendimientos de las zonas templadas, han originado la opinión muy generalizada de la baja productividad de los suelos tropicales. Nada podría estar más apartado de la verdad, pero para poder establecer comparaciones más

justas, es necesario establecer una medición más satisfactoria de la productividad.

PRODUCTIVIDAD

Cuando se conoce el desarrollo sucesional o segundo crecimiento en las regiones templadas y en la tropical, se sabe que el crecimiento es más rápido en los trópicos. Esto se debe, en parte, a la mayor longitud del período de crecimiento en la región tropical, pero siempre es mucho mayor, independientemente de que la comparación entre ambos períodos de crecimiento se haga proporcionalmente. Deben tomarse en cuenta las temperaturas promedias en ambos períodos. Es muy probable que la producción sea proporcional a la biotemperatura promedia, pero todavía no se posee suficientes datos para decidir si ese promedio debe ser el anual o el del período térmico de crecimiento.

Para calcular la productividad de una área deben tomarse en consideración la temperatura, la duración del período térmico de crecimiento, la parte de este período en que existe humedad adecuada, la fertilidad del suelo y, en general, los factores que favorezcan o retraen el crecimiento. Obviamente, existen muchos factores que influyen sobre el crecimiento y hoy día se conoce muy poco sobre la importancia relativa de cada factor, como para permitir el cálculo de la productividad en forma satisfactoria.

El número de estratos de las comunidades boscosas puede utilizarse junto con otros parámetros para medir la productividad. Sin embargo, el concepto de número de estratos arbóreos o de pisos en general, no está bien definido y, a menudo, es muy difícil precisarlo dentro del bosque natural. En las zonas de vida basales Bosque Húmedo y Bosque muy Húmedo, puede considerarse que el número máximo de estratos arbóreos es cuatro para la región tropical, tres para la región templada, dos para la Templada Fría y uno para la Boreal.

Para determinar aproximadamente el número de pisos arbóreos se sugiere dividir sucesivamente por dos la altura en metros del rodal, y contar el número de conocimientos que sean mayores a cinco metros, lo cual se considera como la altura mínima de un árbol.

Sin embargo, en ciertos casos se presentan dificultades para establecer el número de pisos siguiendo este procedimiento. Por ejemplo, la altura de un rodal de *Sequoia* de California de 84 metros, sucesivamente dividido por dos, daría 42, 21, 10,5, 5,25 metros. Es decir, el rodal tendría 5 pisos, lo cual es mayor que el máximo posible en la región Templada, o sean 3 pisos. Por otro lado, la dominancia casi total de la *Sequoia* en esa comunidad indica claramente que se trata de un rodal de un solo piso. Por lo tanto, como la comunidad de *Sequoia* está en la zona de vida Bosque Húmedo Basal de la región Templada Cálida, donde la asociación climática debiera tener tres

pisos, puede establecerse que la altura relativa del rodal de *Sequoia* es 84 dividido por 3, ó sean 28 metros. Este sitio no es tan productivo como un rodal de 30 metros de altura con tres pisos en la zona de vida Bosque Húmedo Basal de la región Tropical.

El número de estratos también disminuye dentro de una misma región latitudinal, a medida que disminuye la humedad. Como en el caso anterior, al dividir sucesivamente por dos la altura total del rodal, se obtiene el número de estratos que es posible en cada zona de vida. Aparentemente el máximo de estratos arbóreos en la faja Bosque muy Húmedo, 3 en el bosque Seco y también en el Bosque Pluvial, 2 en el Bosque muy Seco y 1 en el Monte Espinoso.

Muy probablemente, el análisis de los estratos resultará bastante más complicado que los cálculos hipotéticos descritos en los párrafos anteriores. Hasta tanto no se realicen estudios cuidadosos y se elaboren muchos diagramas de los bosques del tipo de los descritos en el Capítulo 3, no será posible comprender adecuadamente el significado de los estratos de las comunidades boscosas. Por otro lado, existen indicios de una duplicación sucesiva del número de especies en los pisos inferiores, dentro de las asociaciones climáticas o zonales. Posiblemente deberán tomarse en cuenta las variaciones de este esquema hipotético, al calcular la productividad relativa y la evapotranspiración real.

La supuesta productividad de un sitio es a menudo baja, debido a los intentos del hombre de producir una cosecha completamente diferente, a la que la evolución estableció como la más productiva para ese sitio. Por lo tanto, el hombre capitalizará muy poco, en cuanto a productividad potencial de un sitio, al reemplazar en los trópicos un rodal vigoroso de cuatro estratos, por una comunidad de maíz de sólo cuatro metros o una de pastos de sólo un metro de altura.

CAPITULO 6

LA ATMOSFERA

COMPOSICION DEL AIRE

La mezcla de elementos químicos que, en forma gaseosa, se mantiene adherida por gravedad a la tierra, se conoce como atmósfera o aire. Este es muy uniforme en su composición, excepto por el contenido de vapor de agua y de polvo, que varía de lugar a lugar y de tiempo en tiempo cerca a la superficie del planeta. La composición del aire seco, en porcentaje por volumen, es normalmente como sigue: nitrógeno 78,09; oxígeno 20,95; argón 0,93; el 0,03 restante está compuesto principalmente por dióxido de carbono, trazas de los gases nobles neon, helio, kriptón y xenon, además de cantidades aún menores de hidrógeno libre, metano y óxido nitroso.

El porcentaje de dióxido de carbono puede aumentar considerablemente cerca a los volcanes, durante erupciones de gases provenientes del interior de la tierra, lo mismo que en las ciudades y zonas industriales a causa de la actividad humana. El aumento en el uso de combustibles fósiles en la presente época industrial, ha dado origen a ciertas conjeturas sobre los posibles efectos del continuo cambio en la composición de la atmósfera.

La composición física del aire es uniforme hasta gran altura. Entre 15 y 30 Km de altura se encuentra un estrato con un alto contenido de ozono, que está compuesto de tres, en lugar de dos, moléculas de oxígeno. A pesar de estar tan alejado de la superficie de la tierra, este estrato es de una importancia biológica considerable, a causa de la absorción de rayos ultravioleta, que son nocivos para los seres vivos.

DENSIDAD Y ALTURA DE LA ATMOSFERA

La masa total de la atmósfera terrestre es relativamente pequeña; su peso equivale al de una capa de mercurio de 760 mm de espesor. La presión atmosférica, medida con un barómetro, normalmente se expresa como la altura equivalente de una columna de mercurio.

Stumpff^{8 9} describió la masa atmosférica en los siguientes términos: “como la gravedad específica de este líquido (el mercurio) es 13 veces mayor que la del agua, la masa atmosférica es, por lo tanto, igual a un manto de agua de área correspondiente, con un espesor promedio de 33 pies (un poco menos de 10 m). Pero aun al nivel del mar — en donde es más densa — el aire atmosférico pesa cerca de 800 veces menos que el agua. Si el aire fuera un líquido de densidad constante, es decir, si en toda su extensión tuviera la misma densidad que tiene al nivel del mar, entonces la superficie del aire estaría a una altura de 26.000 pies (cerca de 8.000 metros) y los picos de los Montes Himalaya formarían islas con alturas hasta de aproximadamente 3.000 pies (un poco más de 900 metros) sobre la atmósfera homogénea”.

En la realidad, la atmósfera se enrarece con la elevación y se extiende mucho más arriba de los 8.000 metros. En la cima del Monte Everest, la mayor altura de la tierra, la presión atmosférica es de sólo 230 mm, o sea, menos de la tercera parte de la densidad a nivel del mar. A 400 Km de altura la presión atmosférica es de sólo tres millonésimas de mm y la densidad es una diezmillonésima parte de su valor al nivel del mar. A pesar de la baja densidad allí, todavía contiene muchos millones de veces tantas moléculas como la densidad estimada de 1 átomo por centímetro cúbico en el espacio.

CONTENIDO DE VAPOR DE AGUA EN LA ATMOSFERA

Aunque las plantas y los animales, con la excepción de ciertas formas de vida anaerobias, dependen del dióxido de carbono y del oxígeno de la atmósfera para su subsistencia, éstos no son, en general, factores limitantes en elevaciones bajas. Es la temperatura y la humedad del aire, en sus variaciones sobre el planeta, que causan las diferencias notables en fisonomía vegetal y actividad animal como reflejadas por las divisiones en zonas de vida y asociaciones.

En donde los climas y los suelos son normales o zonales, la cantidad y el régimen de precipitación anual, en combinación con la temperatura promedio, dan lugar a condiciones predecibles de humedad atmosférica. Los grupos de zonas de vida con las mismas condiciones de humedad, constituyen provincias de humedad y en ellas el ámbito de la relación de evapotranspiración potencial es el mismo. Las zonas de vida de una determinada provincia de humedad tienen diferentes ámbitos de precipitación y de biotemperatura promedias, pero las combinaciones variadas de estos factores dan como resultado el mismo ámbito de humedad en toda la provincia.

Así como ocurre en los casos de condiciones edáficas diferentes a las de los suelos zonales, también las desviaciones en el régimen de precipitación, en relación con el correspondiente clima zonal, producen cambios significativos en la fisonomía de la vegetación y en la

actividad animal: estos cambios han conducido al establecimiento de la categoría Asociación Atmosférica en la clasificación ecológica. A continuación se discuten las principales variaciones atmosféricas.

Climas monzónicos

En algunos sectores tropicales, y en especial, de manera notable en el sureste de Asia o en el sur de Guatemala y en El Salvador, la inversión de los vientos produce una precipitación anormal; ambas estaciones, la lluviosa y la seca, pueden durar aproximadamente seis meses cada una, de manera que las plantas y los animales han evolucionado para adaptarse a esa situación, de una estación lluviosa con cantidades variables de precipitación, seguida de una estación seca continua y prolongada.

Sin embargo, en los climas monzónicos no siempre existe una división pareja de estaciones seca y lluviosa. En el cuadro siguiente se presentan los datos de precipitación promedios de 10 años, de tres estaciones en Costa Rica, ubicadas en la zona de vida Bosque Húmedo Basal Tropical. Para resaltar la longitud aproximada de la estación seca, se han subrayado los promedios mensuales de menos de 100 mm.

Mes	Chase, Baja Talamanca	Río Incendio, Golfito	Esparta, Puntarenas
Diciembre	249	140	<u>23</u>
Enero	209	<u>52</u>	5
Febrero	195	<u>71</u>	7
Marzo	122	<u>46</u>	<u>2</u>
Abril	124	138	<u>42</u>
Mayo	215	294	310
Junio	167	294	303
Julio	236	305	328
Agosto	206	405	325
Septiembre	<u>79</u>	360	329
Octubre	151	533	544
Noviembre	209	378	189
TOTAL	2162 mm	3016 mm	2402 mm

En la base de la Figura 6 se indica la relación de las porciones seca y húmeda del período térmico de crecimiento ("temperature growing season"). En los trópicos, donde el período térmico de crecimiento es de 12 meses, las cifras de la relación de la Figura 6 corresponden a meses. Por ejemplo, la estación seca normal o zonal de Esparta y de

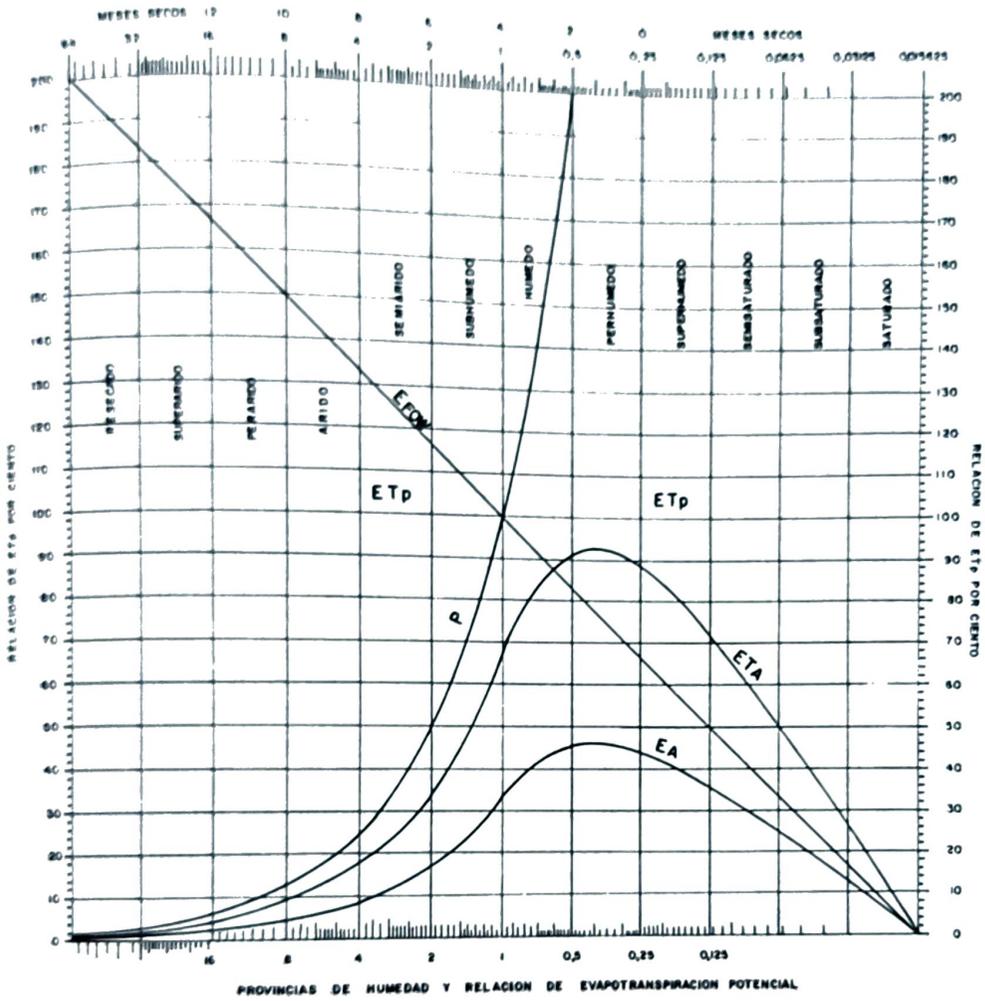


Fig. 6. Movimientos del agua en asociaciones climáticas.

Chase abarcaría, teóricamente, un período de 3 meses y la de Río Incendio un poco más de 2 meses. Sin embargo, para obtener la longitud auténtica de la estación seca, se debe tomar en cuenta la cantidad de humedad almacenada en el suelo; suponiendo que se necesita un mes para que la capa superficial del suelo se seque, el período seco efectivo para las tres localidades sería: Chase 0 meses, Río Incendio 2 meses, Esparta 4 meses. Río Incendio es la única de las tres estaciones con un régimen normal de precipitación o clima zonal. Esparta es decididamente un clima monzónico, cuya estación seca es un mes más larga que lo normal, situación que corresponde a una asociación atmosférica seca. Chase, sin una estación seca efectiva, constituye un caso opuesto al clima monzónico y corresponde a una asociación atmosférica húmeda.

Aparentemente no se han realizado estudios fisonómicos comparando los tipos de asociaciones zonal, atmosférica húmeda y atmosférica seca. Observaciones efectuadas durante la estación seca en Costa Rica, muestran que las asociaciones atmosféricas secas de la zona de vida Bosque Húmedo Basal Tropical, presentan durante la sequía un aspecto muy similar al Bosque Seco Basal Tropical; por otro lado, las asociaciones atmosféricas húmedas de la misma zona de vida parecen corresponder al Bosque Muy Húmedo Basal Tropical. Las relaciones son aparentemente similares a las que resultan en el ámbito de condiciones edáficas zonal, edáfica húmeda y edáfica seca, dentro de una zona de vida.

La literatura indica que la región sureste del Asia posee áreas de clima monzónico tan extensas, que allí se ha desarrollado una flora específica adaptada a las condiciones del medio. Hasta ahora no se ha confirmado la existencia de situaciones extensivas similares en las Américas, y, quizá, las áreas de clima monzónico en este hemisferio, no tienen la extensión suficiente para fomentar el desarrollo de especies adaptadas especialmente a las condiciones reinantes.

Es posible entender algunas distribuciones anómalas de ciertos árboles, cuando se conocen las condiciones producidas por las variaciones atmosféricas, que se presentan en este tipo de asociaciones. Por ejemplo, en Costa Rica, *Tabebuia guayacan* — un árbol grande de la familia Bignoniaceae — es una de las especies características de la asociación climática del Bosque Muy Húmedo Basal Tropical y de las asociaciones relacionadas. Es fácil notar desde un avión, durante el período de iniciación de las lluvias, las copas sin hojas cubiertas de una masa de flores color amarillo brillante. A quien conoce la especie por primera vez, puede sorprenderle que esta especie sea también un componente normal de la asociación atmosférica seca del Bosque Húmedo Basal Tropical. Sin embargo, al comparar los datos de precipitación se observa que durante la estación lluviosa, la especie está sometida a promedios de lluvia mensuales similares en ambas zonas de vida. Como la especie es decidua, simplemente pasa el severo

período de sequía de la asociación atmosférica seca en condiciones de inactividad o receso.

Otra distribución anómala ocurre con *Ulmus mexicana* en la asociación atmosférica húmeda del Bosque Muy Húmedo Premontano Tropical, a poca elevación, tierra adentro de Limón, Costa Rica. Este grande olmo tropical es un componente común del Bosque Pluvial Premontano Tropical a elevaciones medias, principalmente entre 1.000 y 1.500 m.s.n.m. El árbol se desarrolla cerca a Limón, gracias a las condiciones de humedad permanente que se presentan en esa asociación. Pero lo mismo en el Bosque Pluvial Premontano Tropical, la especie está asociada a suelos con alto contenido de agua y, por lo tanto, en Limón puede crecer sólo en donde se dispone de cantidades adicionales de agua en el suelo. Efectivamente, se observó que el olmo crecía al pie de las pendientes adyacentes a los bancos aluviales, en donde se presenta humedad superficial adicional permanente.

CLIMAS MEDITERRANEOS

En las regiones templadas se presenta otra serie de asociaciones atmosféricas especiales. Se trata de una inversión de régimen climático normal —precipitación mayor durante el verano— a un régimen de mayor precipitación durante el invierno, y sequía durante el verano. El nombre proviene del hecho de haber sido observados primero al sur de Europa, alrededor del mar Mediterráneo. Sin embargo, las condiciones también se presentan comúnmente en Chile, al sur de Australia y al suroeste de los Estados Unidos.

La falta de coincidencia de un período de crecimiento con humedad y temperatura favorables, ha fomentado la evolución de una vegetación con fisonomía y, a veces, con especies taxonómicas especiales. Las hojas son, en general, más esclerófilas y la altura de la vegetación es menor que la encontrada en climas zonales, dentro del mismo ámbito de biotemperatura promedio.

La fisonomía tan característica de la vegetación en este tipo de asociaciones, ha dado origen a nombres comunes específicos tales como Chaparral, en el suroeste de los Estados Unidos, Maqui, en la Costa del Mediterráneo; y Malee, en Australia. Esta asociación parece ser mejor conocida en las zonas de vida Matorral Desértico, Estepa Espinosa y Bosque Seco de la región Templada-Cálida. Muy pocas descripciones de la vegetación de las diferentes fajas altitudinales de esta región, vienen acompañadas de los datos climáticos necesarios para poder correlacionar tales situaciones en el diagrama de las zonas de vida. Las áreas de abundante nieve en las montañas de California podrían corresponder a climas Mediterráneos de altura.

Fajas de niebla o de bruma

Una de las condiciones atmosféricas húmedas de mayor distribución, es la constituida por la humedad adicional, por encima de la normal, causada por la presencia frecuente de niebla o bruma en contacto con la vegetación. Uno de los ejemplos más comunes de esta condición es el que se presenta en los niveles de nubes frecuentes en áreas de precipitación orográfica.

En las regiones Tropical y Subtropical es frecuente el contacto de las nubes con las montañas; por esta razón se ha venido utilizando erróneamente el término "Bosque Nublado" para designar una asociación o comunidad definida. Este es un caso en el que dos características notorias, la abundancia de epífitas y el aspecto de la niebla dispersándose en medio de los árboles, han recibido un énfasis desmedido en la caracterización de la vegetación. Otras características fisiológicas, tal como la altura de la vegetación, pueden ser más significativas fisiológicamente, pero como son menos notables que la abundancia de epífitas, ni siquiera se las menciona en las descripciones de la vegetación.

En realidad se presentan bosques nublados en todas las fajas altitudinales con vegetación arbórea de la región tropical, de manera que el ámbito en fisonomía y composición florística es considerable. Estas condiciones corresponden a asociaciones atmosféricas húmedas, y son más frecuentes en las zonas de vida desde el Bosque Húmedo al Bosque Pluvial de las fajas Premontano y Montano Bajo, de la región Tropical.

La condición atmosférica húmeda causada por las nubes o brumas se presentan también fuera de los trópicos. Un ejemplo bien conocido es el de *Sequoia sempervirens* del noroeste de California. A pesar de la considerable altura natural de esa especie, aquélla se incrementa notablemente con el suministro de agua adicional al suelo, en forma de gotas provenientes de la condensación en el follaje. La ramazón desprovista de hojas —cachera de venado— de alguna sequoia, o la muerte recesiva ("dieback") del extremo terminal de los árboles, son causadas probablemente por variaciones cíclicas, que duran unos pocos años, de la precipitación o de la cantidad de bruma que llega a la comunidad.

El aumento de la altura de los árboles en todas las asociaciones atmosféricas húmedas, excepto en los ambientes muy húmedos, es una característica de este tipo de asociaciones. Uno de los casos más notorios se encuentra en el Perú a lo largo de la costa del Pacífico. Allí, las nubes se topan con las llamadas Lomas, que se levantan tierra adentro de la costa desértica. Siendo un clima mediterráneo, si no fuera por la niebla, la vegetación natural sería un chaparral bajo. Actualmente la vegetación natural de las Lomas ha sido completamente destruida; sin embargo, unos pocos árboles remanentes en ciertas localidades, muestran que la humedad adicional obtenida de la

condensación de la niebla que gotea al suelo, hizo posible el establecimiento de una cobertura arbórea.

Los bosques artificiales establecidos en una área de las Lomas sufrieron por la falta de equilibrio entre el conjunto de copas y el sistema radical y la humedad disponible, que es variable por períodos de años. En esas plantaciones ocurrió el mismo fenómeno de muerte recesiva y el subsecuente crecimiento de las ramas que se observan en los bosques de *sequoia*. En el Apéndice A se presenta un análisis detallado de la vegetación de las Lomas, y se discute la posibilidad de que las epífitas ayuden a mantener el equilibrio hídrico.

La hipótesis de la regulación ejercida por las epífitas, sugiere que éstas pueden responder a las diferencias de humedad, con un nuevo crecimiento más rápido que la vegetación arbórea que soporta las epífitas. Así, en períodos de mayor precipitación o de mayor condensación, la expansión de la cobertura de epífitas reduce la cantidad de agua que gotea al suelo y, en los períodos de sequía, la disminución de las epífitas resulta en una cantidad proporcionalmente mayor de agua disponible para el crecimiento de los árboles. El resultado final puede ser un equilibrio del crecimiento de los árboles, durante períodos de variación cíclica de las condiciones atmosféricas.

Los datos referentes al agua captada por un pluviómetro bajo un árbol, en comparación a la de otro pluviómetro a campo abierto en el mismo sitio, indican la diferencia considerable de precipitación causada por la condensación de la niebla que, por su parte, depende de la altura y la superficie foliar de la vegetación. Estos hechos son de gran importancia para el hidrólogo, dado que la remoción de la vegetación puede disminuir considerablemente el caudal de las corrientes. Como el agua se está convirtiendo en un recurso progresivamente limitante en ciertas áreas montañosas tropicales, se hace necesaria una mayor investigación sobre la relación de la vegetación y la humedad que se condensa.

Vientos fuertes

Normalmente hay un continuo movimiento de la atmósfera, pero en general, el viento a velocidades bajas no ejerce efectos significativos sobre la vegetación. Sin embargo, existen varios tipos de movimientos del aire, cuyos efectos son de tal magnitud que justifican la inclusión de la vegetación resultante en la categoría de clasificación atmosférica.

Uno de los efectos más obvios ocurre en las montañas altas, en las crestas de colinas expuestas, o en áreas costeras con vientos fuertes y permanentes. Estos vientos producen una apariencia de poda general en barlovento y una mayor extensión de las ramas y crecimiento general hacia sotavento. Otro efecto es la menor altura de los árboles, pero éste es menos obvio, ya que la altura puede ser determinada sólo por comparación con la misma vegetación en sitios abrigados.

La causa responsable de la vegetación más compacta y de menor altura en sitios expuestos a vientos, debe provenir principalmente de la evaporación excesiva, que ocurre en cualquier superficie irregular expuesta. Además, la misma presión del viento puede afectar la forma de los árboles, y en los litorales, la aspersion de la sal transportada por el viento, puede afectar el crecimiento de la vegetación. En la faja nublada del Bosque Pluvial Basal Tropical de algunas islas del Caribe se nota, en las lomas expuestas, una vegetación baja y de apariencia rapada. En El Yunque, Puerto Rico, en el Bosque Nacional del Caribe, se encuentra del lado de sotavento de la montaña, una floresta densa de sólo unos pocos metros de altura. Britton y Wilson⁸ se refirieron a éste como un bosque musgoso, debido al predominante epifitismo de musgos, y de líquenes semejantes a musgos. En el lado expuesto de la montaña, la altura de la vegetación se reduce hasta un metro. Aunque la presión del viento y la evaporación durante una corta porción del año, deben tener alguna influencia en la reducción de la altura de la vegetación de El Yunque, es difícil creer que el aire saturado sea el factor limitante básico. Probablemente el factor limitante principal sea la saturación del suelo. También aquí como en las Lomas del Perú, los musgos epifíticos pueden jugar un papel importante, al disminuir el goteo desde los árboles hasta el suelo, y al ofrecer una mayor superficie foliar para la evaporación y la transpiración.

Una condición algo similar ocurre en las sillas o pasos entre dos picos volcánicos en Guatemala. Durante la estación seca, los vientos se dirigen hacia los pasos, y no sólo afectan la vegetación allí, sino que producen un secamiento fuerte a sotavento a buena distancia hacia abajo después de pasar la garganta. Se supone que la evaporación causada por el viento se incrementa aun más por una mayor capacidad absorbente del aire, ya que éste se torna más caliente, cuando desciende.

Los vientos fuertes capaces de derribar árboles y aun porciones de bosques, se presentan asociados con los huracanes o tifones, los tornados restringidos en áreas y las ráfagas locales que preceden a las tormentas o nubarrones. En los sectores donde estos fenómenos derriban porciones apreciables de bosque, puede encontrarse un alto porcentaje del área boscosa en distintas etapas sucesionales. Los efectos de los vientos tipo borrasca son menos notorios y originan asociaciones naturales, con áreas basales menores y un número relativamente mayor de árboles con diámetros reducidos.

OTRAS CONDICIONES ATMOSFERICAS

Existen otras condiciones atmosféricas locales, sobre las que se encuentra poca información escrita y que, en general, han recibido poca atención; por ejemplo, los efectos tierra adentro de la corriente

de Humboldt, son menos marcados en Ecuador que en Perú. Aún las tierras bajas de la costa del Pacífico en el Ecuador están sujetas a largos períodos de cobertura nubosa durante todo el día, y esto debe ejercer alguna influencia sobre la vegetación. El efecto pudiera ser sólo el producir una temperatura menor que la correspondiente a la altura sobre el nivel del mar; sin embargo, esto podría determinarse solamente después de realizar estudios cuidadosos y de hacer comparaciones con la vegetación en otras regiones tropicales.

Otro fenómeno atmosférico que puede producir diferencias significativas en la composición y la fisonomía de la vegetación, es el movimiento de aire frío que desciende rápidamente desde las montañas hacia los valles.

CAPITULO 7

EL AGUA

EL AGUA, ELEMENTO ESENCIAL PARA LA VIDA

Desde su origen en el agua, la vida ha utilizado ese líquido como medio de disolución y de transporte interno de los elementos y sus combinaciones, que son necesarios para el desarrollo vital de los organismos. Se comprende, entonces, que el movimiento evolutivo de los seres vivos, desde el agua hasta afuera de ella, haya hecho necesario el desarrollo de estructuras y funciones, que permitieran el intercambio balanceado de líquidos entre el interior del organismo y el ambiente externo.

El agua es un compuesto químico de características físicas específicas. Es abundante en la tierra y, en condiciones naturales, se presenta en los estados físicos de sólido, líquido y gas. Al igual que otros compuestos, al disminuir la temperatura el agua se contrae; sin embargo, al solidificarse, expande su volumen.

La capacidad calórica del agua, o sea su capacidad para absorber calor, es extraordinaria; también es alto el calor latente de fusión y de evaporación. Su capacidad como solvente químico es excepcional, y está más cerca de ser un disolvente universal que cualquier otra sustancia. Tiene, después del mercurio, la mayor tensión superficial. Su cohesión es tal, que la fuerza tensil de una columna de agua sin fallas estructurales —burbujas— se aproxima a la del acero. Se adhiere fuertemente a muchas sustancias; a esta adherencia se debe la capilaridad, que juega un papel muy importante en los movimientos ascendentes del agua en el suelo y en las plantas. Su ascenso a grandes alturas en los árboles, se debe a la creación de un vacío en las hojas, causado por la transpiración, que, en combinación con la capilaridad, la cohesión y la presión radical, mueve el agua hacia arriba contra la fuerza de la gravedad.

Por sus características físicas y por la abundancia en la tierra, el agua es un componente esencial del clima. Esta es continuamente evaporada de las masas descubiertas de agua y de otras superficies húmedas. Posteriormente el vapor es condensado y depositado directamente en el suelo u otras superficies como rocío o neblina para formar las nubes, desde donde regresa a la tierra como precipitación.

El agua no solamente es muy importante en los procesos de formación y de transporte de los suelos, sino que desempeña una función vital como solvente para el transporte, desde el suelo de la mayoría de los elementos químicos necesarios para la vegetación. Las plantas absorben soluciones nutritivas por medio de las raíces, extraen los elementos necesarios para su crecimiento y desarrollo, y desprenden vapor de agua a la atmósfera, a través de los estomas, en el proceso conocido como transpiración. Todo este proceso, desde la absorción hasta la transpiración, es comparable al movimiento de alimentos a través del tracto alimenticio de los animales.

Por lo tanto, el agua no sólo desempeña un papel preponderante, en unión del calor, en la determinación de los climas, sino que es parte esencial de los seres vivos. El calor como biotemperatura, el agua como precipitación total y la combinación de ambos como humedad efectiva, constituyen sin lugar a dudas, los factores climáticos principales, tal como se muestra en el diagrama de las zonas de vida. Dado que el agua interviene íntimamente en los procesos vitales, puede colegirse que la fisonomía de la vegetación y las actividades de los animales, guardan relación estrecha con la distribución climática del agua.

Puede observarse que la exuberancia de la vegetación aumenta progresivamente a medida que aumenta la precipitación, empezando por los desiertos, en donde el agua es obviamente un factor limitante. En otras palabras, a mayor cantidad de agua disponible, más plantas pueden crecer por unidad de área; por otro lado, a mayor cantidad de plantas, mayor es la transpiración. Sin embargo, la disponibilidad de agua no depende solamente del clima, esto es, de la precipitación y de la humedad atmosférica, sino también de la capacidad de retención de agua de los suelos, y de la topografía, que afecta el drenaje y la recolección del líquido. Estas diferencias de suelo, lo mismo que ciertas características atmosféricas especiales, como vientos muy fuertes o el contacto de las nubes con las pendientes montañosas afectan el contenido de humedad de la atmósfera.

Si bien existe una correlación general aproximada de la vegetación y, correspondientemente, de la transpiración, con los factores principales del clima, también existen variaciones causadas por factores climáticos menores, por el suelo y por condiciones atmosféricas locales; estos factores, en conjunto, constituyen un ámbito amplio de situaciones complejas, en las cuales ocurre la transferencia de agua, desde la superficie terrestre hacia la atmósfera.

MEDICIONES E INTENTOS DE MEDIR LOS MOVIMIENTOS ATMOSFERICOS DEL AGUA

Los climatólogos y los físicos por mucho tiempo han intentado encontrar un medio práctico para predecir y calcular los movimientos del agua, diferente a la precipitación, utilizando mediciones para asig-

nar valores relativos apropiados a los factores climáticos, tanto principales como secundarios. Sin embargo, como los suelos y la vegetación son factores variables y que influyen sobre el movimiento del agua, no es posible calcular tal movimiento basándose sólo en factores climáticos. Debe entonces considerarse la vegetación natural misma, que refleja todos los factores climáticos y edáficos, además de su propia capacidad para transpirar.

Antes de continuar con la discusión sobre la manera como puede utilizarse la vegetación para determinar los movimientos del agua, deben considerarse los movimientos de ésta en las formas de líquido y vapor. En el Capítulo 1, La Zona de Vida, se definió la precipitación, la cual constituye el movimiento más importante del agua. En los párrafos siguientes se definen los otros movimientos del agua.

La evaporación es el movimiento del agua, desde áreas superficiales hacia la atmósfera, sin pasar a través de las células de los seres vivos. Las áreas superficiales incluyen agua al descubierto, nieve, hielo, suelo, roca, construcciones del hombre y vegetación. En áreas con vegetación, una parte de la precipitación es interceptada por la cobertura vegetal; de ésta, una porción es devuelta a la atmósfera desde la superficie, y la otra, gotea o se desliza por sobre la misma vegetación hasta el suelo.

La transpiración es el movimiento del agua desde, y a través, de las células de las plantas vivas. La mayor parte de la transpiración está representada por el vapor de agua que pasa a través de los estomas de las hojas; además incluye cualquier movimiento de agua a la atmósfera, a través de las paredes celulares, en forma de vapor, y, como ocurre en el insignificante proceso de la gutación, en forma de gotas del líquido. También los animales liberan agua a la atmósfera por medio del sudor y la respiración; sin embargo, como las cantidades liberadas son relativamente pequeñas, normalmente no se toman en consideración.

La evapotranspiración es la suma de la evaporación y la transpiración, y normalmente se refiere a la evapotranspiración real. El escurrimiento es la porción de la precipitación que se mueve por gravedad sobre la superficie del suelo o que penetra en el suelo suficientemente como para dejar de estar disponible para la vegetación del área, o para escapar a la evaporación subsecuente, desde la superficie del suelo.

La precipitación y estos otros fenómenos definidos en los párrafos anteriores, constituyen los movimientos naturales efectivos del agua.

La precipitación puede medirse fácilmente con pluviómetros estándares. El escurrimiento puede medirse con mucha mayor dificultad y realiza midiendo, durante varios años, el caudal que sale a través de un vertedero ubicado en la cuenca de captación; conociendo el área de la cuenca, puede determinarse el escurrimiento por unidad de área. La medición es exacta sólo en donde el estrato rocoso bajo la

cuenca no permite infiltración, de manera que toda el agua del escurrimiento pase por el vertedero.

La evapotranspiración total real puede determinarse indirectamente en una cuenca como la descrita en el párrafo anterior; se colocan varios pluviómetros en la cuenca de captación, y se calcula el total de la precipitación, a cuyo valor se resta el valor del escurrimiento. También en este caso, los resultados deben calcularse por unidad de área. Después de unos años de mediciones en una cuenca hidrográfica se obtiene el valor promedio anual de la evapotranspiración real total. Al calibrar la cuenca hidrográfica es posible, en ciertos experimentos, eliminar la vegetación de la misma porción o de la totalidad de la cuenca. De esta manera se interrumpe la transpiración del área y posteriormente se puede medir el escurrimiento en un vertedero. La diferencia entre la precipitación calculada y el escurrimiento medido, corresponde a la evaporación del área tratada; este cálculo no es muy preciso, pero da una idea clara del porcentaje del agua de evapotranspiración que se consume por evaporación. No existe manera de saber si al suministrar una cantidad considerable de desechos vegetales, como resultado de la remoción de la vegetación, se afecta el valor de la evaporación del área tratada, en comparación con la evaporación en áreas cubiertas con vegetación.

Resumiendo, no existe un método directo de medir la evaporación ni la transpiración por separado en áreas extensas, pero, en algunas pocas cuencas, se han realizado mediciones como las descritas, siguiendo métodos indirectos.

El escurrimiento y los movimientos del agua a la atmósfera, se pueden medir también en áreas pequeñas controladas artificialmente. Para medir la evaporación se usa muy comúnmente un recipiente abierto. Si éste no tiene cobertura contra la lluvia, debe incluirse la precipitación recibida por el recipiente, al hacer los cálculos de la evaporación neta. Este valor es diferente al de la evaporación de un estanque natural, o de un lago, porque el recipiente interfiere en el movimiento del aire y, sobre todo, porque el agua en un recipiente de poca profundidad se calienta más que en depósitos naturales, en los que ocurre una mezcla mejor.

El atmómetro de Livingston es otro instrumento de medición de la evaporación; consiste de un bulbo esférico de arcilla porosa, conectado a un frasco de agua con dispositivos especiales, para impedir que el agua de lluvia entre al frasco y permitir, en cambio, que el aire entre y reemplace el agua evaporada. Los instrumentos vienen calibrados desde la fábrica, de tal manera que las medidas resultantes son adecuadas sólo si el bulbo se mantiene libre de algas. Además, como es obvio, proporciona sólo una medida de la evaporación de un bulbo de arcilla porosa, y no puede dar lecturas directas de la evaporación en un sitio natural.

Para medir el escurrimiento se usan los lisímetros, que son tanques abiertos por arriba, llenos de suelo, y en los que se ha plantado algún

cultivo. También en este caso como en el de las vertientes, la evapotranspiración puede calcularse sólo a partir de diferencias. En general, estos son métodos bastante caros, que sirven para obtener cifras artificiales en áreas pequeñas. El problema en todos los métodos precedentes, radica en la falta de datos precisos de condiciones naturales, que permiten calibrar los instrumentos o desarrollar un factor de corrección satisfactorio.

La necesidad de obtener un valor patrón del movimiento del agua a la atmósfera, que permitiera la comparación relativa, condujo a Thornwaite^{9,8}, un climatólogo, a proponer un valor hipotético que él denominó evapotranspiración potencial. Thornwaite^{9,8} desarrolló un método para calcular el parámetro propuesto, a partir de la temperatura anual promedia, e introduciendo correcciones basadas en la latitud. Por su parte, Holdridge^{4,3} definió la evapotranspiración potencial, como la cantidad de agua que puede ser transpirada, bajo condiciones óptimas de vegetación y de humedad del suelo, en un clima zonal y un suelo zonal. La relación de evapotranspiración potencial es el cociente de la evapotranspiración potencial anual, dividida por la precipitación anual promedia.

En el desarrollo de su diagrama (Figura 1) Holdridge^{3,5} encontró, inesperadamente, que uno de los tres conjuntos de líneas paralelas guías, necesarias para la formación de los hexágonos, eran las líneas de relación de evapotranspiración potencial. Este hecho permitió que, mediante la ubicación en el diagrama de los valores anuales promedios de biotemperatura y precipitación, se pudiera extrapolar el valor de evapotranspiración potencial anual correspondiente a una estación localizada en el gráfico.

Más adelante, Holdridge^{4,3}, encontró que el mismo valor de evapotranspiración potencial, podía determinarse en el diagrama con mayor facilidad y más precisión, simplemente multiplicando la biotemperatura anual promedia en grados centígrados por el factor 58,93.

Algunas consideraciones posteriores sobre la relación directa entre la biotemperatura y la evapotranspiración potencial, y observaciones de la vegetación sobre un amplio ámbito de condiciones en el hemisferio occidental, condujeron a la derivación de un nomograma (Figura 6) de movimiento de agua atmosférica en asociaciones climáticas, y de fórmulas para otros tipos de asociaciones, que se presentan en este capítulo.

La correlación que siempre se observa entre la altura de la vegetación y la evapotranspiración, significa que los mecanismos de los procesos fisiológicos que mueven el agua hacia arriba, a través de los tejidos de las plantas, están gobernados o limitados por factores climáticos o por condiciones de humedad del suelo, o por ambos tipos de factores combinados. Además, deben considerarse las características genéticas de las especies, dado que la vegetación boscosa natural se compone de varios estratos formados por muchas especies, que, a su madurez, alcanzan alturas diferentes. Existen especies, como *Ceiba*

pentandra, que se desarrollan bien en tres o cuatro zonas de vida, y alcanzan progresivamente alturas mayores en provincias de humedad sucesivamente más húmedas, dentro de los mismos ámbitos de biotemperatura, sin importar que las condiciones de drenaje sean similares. Este hecho parece indicar claramente que la humedad como factor gobierna la altura de los árboles. En estos casos, el efecto climático podría derivarse de la acción atmosférica o de la edáfica, o de la combinación de ambas.

Muchas especies arbóreas alcanzan mayor altura en los valles que en las pendientes. Como las dos situaciones ocurren muy próximas una de otra, la diferencia de crecimiento no puede atribuirse al clima sino al suelo.

También se observa que dentro de la misma zona de vida en general, la misma especie arbórea alcanza mayor altura en donde la niebla toca directamente las pendientes montañosas. Este es un efecto climático que ejerce influencia sobre la humedad atmosférica, y también sobre la humedad del suelo, por medio del goteo y la reducción de la evaporación.

El papel de la humedad adicional del suelo sobre el aumento de la altura de los árboles, queda claramente indicado en uno de los ejemplos anteriores; en los otros ejemplos, o bien la humedad de la atmósfera, o la del suelo, o su combinación, podrían ser la causa de la mayor altura de los árboles. Es obvio que la evaporación se aumenta si la atmósfera es menos húmeda; sin embargo, la evaporación por sí sola, excepto en áreas ventosas, ejerce poca influencia directa sobre la altura de la vegetación.

TRANSPIRACION

La transpiración, a diferencia de la evaporación, es un proceso celular. Básicamente es el movimiento del vapor de agua, a través de la pared de las células del mesofilo foliar turgente, hacia las cavidades estomatales, y de aquí, a través del ostiolo, hacia la atmósfera. La turgencia de las células es posible solamente cuando existe suficiente agua en el suelo. El movimiento hacia las cavidades estomatales, y hacia afuera, a través de los orificios estomatales, dependerá sin embargo, en una buena medida, de la humedad de la atmósfera y de los movimientos de aire. Estas pérdidas de vapor regulan el movimiento del agua, a través de las paredes de las células del mesofilo y proporcionan una buena parte de las fuerzas requeridas para mover el agua hacia arriba, por los troncos de los árboles, contra la fuerza de la gravedad.

A primera vista pareciera que el mecanismo de la transpiración es más eficiente cuanto más secas sean las condiciones atmosféricas. Sin embargo no es así; por el contrario, las adaptaciones evolutivas de las especies muestran varios ajustes para contrarrestar los efectos de las condiciones atmosféricas secas. El mecanismo de la apertura de los

estomas, con sus dos células oclusivas o de guarda en forma de salchichas, es tal que, cuando las condiciones son húmedas, permanecen abiertos, mientras que en condiciones secas, se cierran. Por lo tanto, los estomas están abiertos en las primeras horas de la mañana o en períodos húmedos del día. En los climas áridos los estomas se encuentran a menudo hundidos dentro del tejido foliar, lo cual hace más lentos los movimientos de transpiración del agua.

En los bosques muy húmedos tropicales, después de unos pocos días consecutivos sin lluvia, las especies perennifolias pierden una cantidad apreciable de hojas; esta es otra manera de reducir la transpiración. En climas más secos, los árboles botan sus hojas durante la estación seca; de esta manera, interrumpen completamente la transpiración durante estos períodos.

Parece entonces que la transpiración es, en general, un proceso relativamente rápido. Debido a los muchos mecanismos que reducen el movimiento del vapor de agua a través de los estomas, es obvio que el factor limitante debe ser la llegada del agua a las hojas. Del mismo modo, ya que el transporte del agua a través del tallo hasta las hojas se debe primeramente a la transpiración, la velocidad de ésta debe ser regulada dentro de la planta por la disponibilidad de agua en el suelo.

El proceso de absorber agua del suelo y transportarla hasta las ramas, y el movimiento del vapor de agua a la atmósfera, constituye un sistema completo unificado. Sin embargo, el sistema puede operar a su máxima capacidad, sólo cuando haya suficiente agua en el suelo y la atmósfera sea lo suficientemente húmeda, para que los mecanismos encargados de disminuir la salida del agua no entren en funcionamiento.

Es posible que la mayoría de tales mecanismos de gobierno, a excepción de la caída de las hojas, operen eficientemente sólo dentro de ciertos ámbitos limitados. Sin embargo, la caída de las hojas no es exactamente un mecanismo de gobierno, sino más bien el cierre de todas las operaciones durante el transcurso de la estación fría o de la seca. Ya que cada especie posee su propio sistema particular para regular la transpiración, puede suponerse que ese mecanismo es adecuado para regular el sistema del agua en la planta, en el ámbito natural de la especie, dentro de los límites de variaciones del contenido de humedad del sistema suelo-atmósfera.

La transpiración causa un vacío en las hojas, el cual, debido a la enorme cohesividad del agua, es el factor principal en su movimiento hacia arriba a través de los tallos de los árboles. Así, la velocidad de transpiración en una especie latifoliada debe estar correlacionada con su altura potencial. Sin embargo, la altura efectiva en un medio ecológico dado, dentro de límites normales, dependerá primordialmente de las condiciones de humedad del suelo. El árbol puede aumentar en altura al máximo, hasta que las variaciones de humedad en el suelo, durante el período de crecimiento, llegan a ser demasiado amplios para que el sistema de gobierno de la transpiración pueda operar

satisfactoriamente, en correlación con la fuerza necesaria para mantener la cohesión de las columnas de agua.

Cuando se alcanza esa altura, no puede mantenerse un nuevo crecimiento del árbol hacia arriba, aunque es posible que durante un ciclo húmedo, un árbol monopodial agregue cierta altura adicional. Esto puede observarse en los bosques de sequoia en California en donde las frecuentes "cacheras de venado" o la muerte recesiva del extremo superior del árbol pueden, muy probablemente, atribuirse al retorno a las condiciones de humedad promedias o normales, después de varios años de alta precipitación o nubosidad por encima de lo normal.

En las fórmulas para la determinación de la evapotranspiración real, basadas en la altura de rodales forestales, también se toma en consideración el número de pisos que debería tener el bosque ideal. Un rodal de un solo piso puede ser dos veces tan alto como uno de dos pisos, o tres veces, como uno de tres pisos. Aparentemente, en un bosque de muchos pisos con sistemas radicales múltiples en el mismo perfil del suelo, pueden ocurrir limitaciones con respecto al agua del suelo, más rápidamente que en un bosque con sistema radical sencillo. Se sabe muy poco acerca de los sistemas radicales en comunidades complejas; pero, si las raíces de diferentes especies obtienen la mayor parte del agua necesaria de diferentes niveles del suelo, es lógico concluir que en un rodal de una sola especie, el agua se mueve desde otros niveles del suelo hacia una determinada zona radical, retardándose así apreciablemente la falta de agua; mientras que, por el contrario, en un sistema radical a varios niveles, la limitación por falta de agua ocurriría más rápidamente.

Los rodales de coníferas como los bosques de pinos frecuentemente tienen un solo piso. A menudo se presentan rodales de pinos que crecen en sitios más secos y poco fértiles, justamente al lado de rodales de latifoliadas de menor altura. Solamente cuando se divide la altura del rodal de pino por el número de pisos del rodal de latifoliadas, se puede obtener la altura relativa más acorde con la capacidad de retención de agua de los respectivos sitios.

Si bien las coníferas son, en general, más altas que las especies de latifoliadas de la misma región, su gran altura posiblemente no se correlaciona con la rápida transpiración como sí ocurre entre los árboles latifoliados. Las gimnospermas actuales son las especies remanentes de un tipo anterior de vegetación dominante en la sucesión evolutiva. Su estructura leñosa general, sin células radiales y con traqueidas en lugar de vasos, muy probablemente es la causa de una menor capacidad de translocación de agua; el follaje perennifolio y las hojas esclerófilas van, a la par de un menor movimiento interno del agua.

También, su tipo de crecimiento monopodial general se conforma más íntimamente con una estructura evolucionada para mover agua hacia arriba a considerable altura, y con poca posibilidad de permitir

el movimiento lateral desde el tallo a las ramas. Muchos de los árboles latifoliados, en los que el agua se mueve hacia arriba a través de los vasos, aparentemente más eficientes, pueden desarrollar, cuando crecen al descubierto, copas muy amplias a expensas de la altura.

Cordia alliodora, árbol de la familia Boraginaceae, parece ser un ejemplo de una especie latifoliada con poca capacidad de movimiento lateral de agua en el tallo. Su crecimiento en altura y desarrollo son rápidos. Cuando crece al descubierto, aun a plena luz solar, las ramas laterales inferiores se desarrollan muy poco, mueren pronto y caen. Mueren, aparentemente, no por falta de luz, sino, más bien, por incapacidad de obtener suficiente agua del tallo principal para mantener el crecimiento.

Bajo el dosel de un bosque tropical de varios pisos, la luz bien puede ser limitante y causar la muerte de las ramas laterales inferiores, aun cuando sea posible el movimiento lateral del agua. Existe la posibilidad de que la caulifloria pueda correlacionarse con las especies del piso inferior, que permiten un movimiento lateral fácil de agua, pero que no pueden mantener ramas debido a la baja intensidad de la luz. Estas especies, que por evolución casual llegaron a ser caulifloras, encontraron un suministro abundante de humedad y de nutrimentos para el desarrollo de las flores y los frutos, órganos que demandan poca luz.

EVAPOTRANSPIRACION POTENCIAL

Por ser una magnitud hipotética y aparentemente no susceptible de medición directa, la evapotranspiración potencial merece más consideración que la dada en la simple definición. Por otra parte, si ha de usarse la evapotranspiración potencial como un punto de referencia, respecto al cual puedan compararse otros movimientos de agua, su definición debe ser suficientemente específica para ofrecer un solo valor para cada sitio.

A pesar de que hay aun discusión en relación a si los cálculos deben hacerse a partir de la temperatura del aire o de la energía radiante neta, la mayor parte de los investigadores parecen estar de acuerdo en que la evapotranspiración potencial es una función de la energía solar que llega a la superficie de la tierra. Por otro lado, existe acuerdo bastante general en que, para medir la evapotranspiración, la humedad del suelo y la vegetación deben ser ideales y óptimas, pero, por lo general, en las definiciones no se menciona el carácter del suelo o del clima.

Thornthwaite^{9 8} quien publicó la primera discusión extensa de la evapotranspiración potencial, definió ésta como la cantidad de agua transferida a la atmósfera, que sería posible bajo condiciones ideales de humedad de suelo y de vegetación. Van Wijk y De Vries^{1 0 9} la definieron como la cantidad de agua evaporada bajo condiciones

óptimas en cuanto a la humedad del suelo y a la vegetación. Penman⁷³, quien prefirió acortar el término a transpiración potencial, la definió como la cantidad de agua transpirada en la unidad de tiempo, por un cultivo anual verde, de altura uniforme y sin padecer por falta de agua que cubra completamente el suelo.

Según Pelton, King y Tanner⁷² “ la evapotranspiración potencial ha sido definida de varias maneras, todas las cuales tienen esencialmente el mismo significado”; sin embargo, es difícil entender cómo un cultivo anual verde, de altura uniforme, de la definición de Penman⁷³, puede ser esencialmente el mismo que una vegetación óptima ideal para el área. La evolución ha desarrollado una vegetación óptima para cada ambiente. Sobre una buena porción de la superficie terrestre esa supuesta vegetación natural óptima es un bosque alto y no un cultivo verde de poca altura.

Los técnicos frecuentemente utilizan cultivos agrícolas irrigados para determinar el uso real del agua; luego comparan los resultados con los valores de evapotranspiración potencial, calculados a partir de nomogramas o de fórmulas basadas en la temperatura o el balance energético. Ese tipo de investigación, por lo general, deja al lector la responsabilidad de decidir si el cultivo representa o no la cobertura vegetal óptima, y da poca atención a posibles diferencias en requerimientos de agua de los diferentes cultivos.

Penman⁷³ dejó la implicación de que podía haber alguna diferencia en el uso del agua cuando, en una generalización hipotética y amplia, indicó: “la relación de evapotranspiración potencial es la misma, para cultivos de cobertura completa, de plantas diferentes que tienen el mismo color, esto es, el mismo coeficiente de reflexión, independientemente del tipo de planta o de suelo”. En esencia Penman actuó como un científico y fue exacto al especificar un cultivo verde bajo de altura uniforme; pero con esa definición, ha evadido el problema difícil de determinar el efecto en el uso potencial del agua por comunidades de cobertura diferente.

Sin embargo, existe un error más serio en las investigaciones comparativas descritas. Si la evapotranspiración potencial depende sólo de la temperatura o balance energético, ¿cómo pueden los investigadores corregir o desatender diferencias en los suelos, y en las condiciones atmosféricas locales, entre áreas distantes en las que se realicen las pruebas? . Es dudoso que en un suelo arenoso extremadamente superficial, tenga lugar el mismo uso del agua que en un migajón fértil y profundo, o que pueda hacerse caso omiso de vientos continuos excepcionalmente fuertes, aun cuando se utilice el mismo cultivo en cada caso. Aunque los investigadores pudieran evitar a propósito tales sitios adversos, debe aceptarse que las variaciones pueden ocurrir en áreas distantes en donde la temperatura o balance energético son iguales. Así, antes que pretender ser una búsqueda de principios generales del movimiento del agua atmosférica, la mayoría de

estas investigaciones podrían catalogarse como estudios locales para determinar el uso real del agua de cultivos específicos.

Por otro lado, si las especificaciones de un suelo zonal o un clima zonal se incluyen en la definición de evapotranspiración potencial, surge la posibilidad de obtener un valor preciso de la evapotranspiración potencial utilizando un nomograma o fórmula basada en la temperatura únicamente. Es decir, si en la misma faja altitudinal a una misma temperatura media dada estuviera siempre disponible la humedad óptima del suelo, derivada de una precipitación distribuida uniformemente, no habría variaciones de condiciones climáticas desde el desierto hasta el bosque pluvial, sino más bien un clima uniforme, un único suelo zonal y un único tipo de vegetación óptimo, todos característicos de la temperatura, la humedad y la faja altitudinal. Así, si solamente es posible un valor único de evapotranspiración potencial para una temperatura promedia dada, esta cantidad puede obtenerse multiplicando la temperatura media por un factor numérico.

Si la evapotranspiración potencial se determina de esa manera para una serie de temperaturas diferentes, cada resultado debe coincidir con la precipitación anual promedia cuando la relación de evapotranspiración potencial es igual a uno. Holdridge^{3,4,4,3} encontró que el valor unitario de dicha relación cruzaba el gráfico de zonas de vida como una línea recta; también encontró que el factor 58,93 multiplicado por una biotemperatura anual promedia cualquiera, daba un punto en el diagrama sobre la línea unitaria de relación de evapotranspiración potencial, el cual coincidió con un valor de la precipitación anual promedia que era igual a la evapotranspiración potencial. El mismo procedimiento a lo largo de otras líneas de relación de evapotranspiración, dio valores de evapotranspiración potencial relativas a una biotemperatura media dada que se correspondían exactamente con la precipitación anual promedia.

Ya que las líneas de relación de evapotranspiración potencial, sirven igualmente bien cuando uno se desplaza de bajas a altas latitudes y desde el nivel del mar a elevaciones superiores, fue posible determinar la evapotranspiración potencial por medio de la simple fórmula $EP = 58,93 \times t^{(bio)}$, y los valores obtenidos coincidieron con la distribución de la vegetación natural, de la misma manera que coincidieron cuando se determinó previamente empleando los valores de temperatura y precipitación únicamente.

Así, parece que Thornthwaite^{9,8} se encontraba en la senda correcta, al derivar la evapotranspiración potencial a partir de datos de temperatura, aun cuando el uso de la temperatura media, determinada del modo corriente, dio origen a un procedimiento de cálculo algo complicado. Sin embargo, Van Wijk y De Vries^{1,0,9} y Pelton, King y Tanner^{7,2} han señalado evidencias de que las temperaturas medias corrientes no son satisfactorias para los cálculos de la evapotranspiración potencial, durante períodos cortos dentro de un ciclo anual. Ellos creen que las mediciones de la radiación neta, son mucho

más satisfactorias que las temperaturas medias para estudios de evapotranspiración.

Existe aun la posibilidad de que las biotemperaturas medias pueden eliminar el aparente retraso estacional en las temperaturas del aire, en relación con el almacenamiento de calor por la tierra, lo cual, merece ser investigado. Como esta obra se refiere sólo a movimientos anuales del agua, el análisis de períodos cortos no es explorado aquí más allá de la breve mención anterior.

Hasta ahora se han discutido únicamente la definición y el cálculo de los valores de evapotranspiración potencial. Sin embargo, toda esta discusión, respecto a una cantidad hipotética de agua, no tendría ningún significado, a no ser por la existencia previa de un fundamento físico, que hubiera servido como directriz para la evolución de la vegetación natural. Necesariamente, el fundamento físico debe haber estado operando en la tierra aun antes de la aparición de la vegetación.

Observaciones de la distribución de la vegetación natural y una cuidadosa consideración del tema, condujeron al autor a creer que tal fundamento físico debería ser la velocidad de evaporación de una superficie abierta de agua dulce. Si esto fuera cierto, entonces la evapotranspiración potencial podría definirse también como la cantidad promedia de agua evaporada anualmente de un lago de agua dulce, en un clima zonal, en donde la precipitación anual promedia sea igual a la evaporación.

NOMOGRAMA DE MOVIMIENTOS DE AGUA EN ASOCIACIONES CLIMATICAS

Basado en la hipótesis de que el valor de evapotranspiración potencial es único en cualquier isoterma de la superficie terrestre, y que los movimientos del agua atmosférica siguen un patrón regular en áreas de clima y suelos zonales, se construyó el nomograma de la Figura 6 para extrapolar la magnitud de los movimientos de agua, de estaciones localizadas dentro de cualquier asociación climática.

La evapotranspiración potencial está indicada por una línea horizontal que corre a través del centro del nomograma. El valor anual de ésta en mm, para una estación determinada, puede calcularse con la fórmula $EP = 58,93 \times t^{(bio)}$, y el producto se toma como 100%. Luego pueden determinarse los valores de otros movimientos de agua, por comparación con la cantidad de evapotranspiración potencial, por medio de la serie vertical de valores porcentuales que aparecen en los márgenes derecho e izquierdo del nomograma.

Las líneas correspondientes a diferentes relaciones de evapotranspiración potencial, con sus respectivos valores, están colocadas verticalmente sobre la línea de evapotranspiración potencial, y se indican los nombres de las provincias de humedad que ellas separan. En

realidad pueden existir en la tierra provincias de humedad aún más secas, pero tal posibilidad se desatiende con el objeto de no extender el nomograma indebidamente. Correspondiéndose con las líneas de relación de evapotranspiración potencial, se han colocado a lo largo de la parte inferior del nomograma, valores que representan las relaciones de la porción efectivamente seca con la porción efectivamente húmeda del período ermico de crecimiento ("temperature growing season").

Con base en la relación definitiva que existe entre la precipitación y la relación de evapotranspiración potencial, se trazó una curva de precipitación anual provisoria. Esta curva pasa a través de los puntos siguientes: el punto determinado por 200% de evapotranspiración potencial y 0,5 de relación de evapotranspiración potencial; 100% y 1; 50% y 2; 25% y 4; 12,5% y 8; 6,25% y 16; 3,125% y 32; y 1,562%, en el margen, con valor de 64 para la relación de evapotranspiración potencial. Debido a la falta de espacio, no se dibujó el extremo superior de la curva de precipitación; pero ésta debería continuar regularmente en la misma proporción hasta 400% en la línea de relación de 0,25; 800% en 0,125; 1,600% en 0,0625; 3,200% en 0,3125; y 6,400% en el valor marginal de 0,015625. No hay evidencia de que las altas precipitaciones medias últimas puedan encontrarse realmente en la naturaleza.

Hasta aquí todos los datos del esquema del nomograma, con la excepción del mayor número de las provincias de humedad adicionales, se tomaron del gráfico de zonas de vida de Holdridge^{3 4}. Para localizar las líneas restantes, ha sido necesario depender casi exclusivamente de la observación de comunidades de asociaciones climáticas, porque se carece de los datos básicos correspondientes. La fisonomía de esas comunidades está relacionada directamente con el clima y, por lo tanto, debe reflejar también el carácter y magnitud de los movimientos de agua.

Se admite que la localización de las líneas de movimiento de agua es hipotética, pero debido a la regularidad matemática de la forma del gráfico y las aparentes relaciones matemáticas entre los caracteres fisonómicos de las asociaciones climáticas, se espera que estas líneas no estén muy apartadas de las posiciones correctas. De todas maneras, ya sea que se confirmen o se corrijan en el futuro las posiciones de las líneas, éstas indican dónde y cuál investigación básica se necesita para desarrollar un nomograma correcto y definitivo de los movimientos de agua atmosférica en las asociaciones climáticas.

La línea recta correspondiente a la evaporación de agua al descubierto de lagos de agua dulce, se extiende desde cero por ciento de evapotranspiración potencial, en la esquina inferior derecha, pasando por el valor 100% en la línea de relación unitaria, hasta 200% en la esquina superior izquierda. Las suposiciones adoptadas para esta línea fueron la igualdad teórica de evapotranspiración potencial y evaporación al descubierto, en la línea de relación unitaria, y la suposi-

ción de que la evaporación efectiva cesa alrededor de la línea de relación 0,015625. En las tierras bajas de los trópicos se supone que la evaporación de agua al descubierto alcanza el cero por ciento en una precipitación promedio hipotética superior a los 250 mm por día; bajo estas condiciones no es improbable esperar que ocurra la saturación de la atmósfera y el cese de la evaporación neta.

Con el objeto de comenzar la representación real del movimiento de agua a áreas con vegetación, fue necesario trazar otras líneas guías. Asimismo, debido a que la transpiración y la evaporación no son susceptibles de mediciones directas por separado, se investigó un método de separación mediante el uso de dos ecuaciones, de la misma manera que se usa un sistema de álgebra para encontrar el valor de dos incógnitas. En este caso, la evapotranspiración podría ser " $x + y$ ", y la evaporación " y ".

Con el objeto de plantear algo comparable a una ecuación para " $x + y$ " o evapotranspiración, se formuló la siguiente pregunta: ¿qué porcentaje de una cantidad de agua igual al 100% de evapotranspiración potencial, sería evapotranspirada a lo largo del ámbito de provincias de humedad, a una biotemperatura dada, por una vegetación hipotética sin órganos especiales de almacenamiento, y la cual podría existir durante cualquier porción del período térmico de crecimiento, si la precipitación menos el escurrimiento, fueran justamente suficientes para mantener la humedad del suelo, en una condición óptima de acuerdo con las relaciones de los períodos efectivamente seco a efectivamente húmedo, tal como se presenta en el margen inferior del nomograma? .

La ecuación o respuesta a la pregunta anterior se coloca en el nomograma como una línea guía teórica recta para la evapotranspiración, que comienza en 0% en la línea de relación 16, en donde no existe período húmedo efectivo, y se levanta hasta 100% en la línea de relación 0,25 en donde el período de crecimiento total sería efectivamente húmedo.

Para obtener una ecuación para " y " o evaporación únicamente, se formuló una segunda pregunta, a saber: si la evaporación ocurriera estrictamente de acuerdo con la relación de los períodos seco a húmedo, si utilizara únicamente el agua no empleada en la transpiración por la vegetación hipotética de la primera pregunta, y si la precipitación fuera igual a la evapotranspiración potencial, en todo lo largo del ámbito de las provincias de humedad, ¿cuál sería el porcentaje de evaporación a través del mismo ámbito?

La ecuación o respuesta a la pregunta anterior se coloca en el nomograma como una línea guía recta para la evaporación, que comienza en 100% en la línea de relación 16 y desciende hasta el 0% en la línea de relación 0,25.

Debido a lo estipulado en la segunda pregunta de una precipitación promedio igual a la evapotranspiración potencial, la única situación

en donde las condiciones reales en la tierra son tales que satisfacen los requerimientos de ambas ecuaciones, es en la línea vertical de relación unitaria, en donde la precipitación media es igual a la evapotranspiración potencial. En esa línea la evapotranspiración tiene un valor de $66\frac{2}{3}\%$ de la evapotranspiración potencial. Los restantes $33\frac{1}{3}\%$ serían de escurrimiento. La evaporación tiene un valor de $33\frac{1}{3}\%$ y la transpiración, que es igual a la evapotranspiración menos la evaporación, tendría un valor de $33\frac{1}{3}\%$, o sea que, en la línea de relación unitaria, evaporación y transpiración tendrían valores iguales.

La vegetación natural indica que la igualdad entre transpiración y evaporación es válida a lo largo de casi todo el rango de distribución de la vegetación. Al desplazarse desde la línea de relación unitaria hacia los distritos más secos, se esperaría que aumentara la proporción de evaporación en relación a la transpiración; pero, aparentemente, la vegetación mantiene la igualdad mediante un aumento en el porcentaje de especies vegetales, las cuales, por medio de sistemas radicales relativamente más extensos, o mediante tejidos de almacenamiento de agua, pueden continuar con la transpiración a lo largo del período térmico de crecimiento.

En dirección opuesta, hacia condiciones más húmedas, parece que la transpiración también se aumenta para mantener la igualdad con la evaporación, mediante el desarrollo de una área foliar mayor, vegetación más compleja y aumento del epifitismo.

Fue necesario hacer una suposición con respecto a la segunda pregunta, a saber: que la evaporación en la línea de relación 16 podía transferir a la atmósfera, durante un año, una cantidad de agua igual a la evapotranspiración potencial. Esto significa que tal cantidad de agua sería evaporada de un suelo zonal, que se mantiene con una humedad óptima, a lo largo del período térmico de crecimiento.

Esto parece probable, ya que, en ese caso, se extendería una línea hipotética de evaporación de suelos zonales desnudos, a humedad óptima, a lo largo del rango total de provincias de humedad, desde 100% en la línea de relación 16, hasta $66\frac{2}{3}\%$ en la línea de relación unitaria, y 50% en la línea de relación 0,25 y continuar, primero en la dirección de 13% en la línea de relación 0,015625. Es muy probable que, con la humedad progresivamente alta más allá de la línea de relación 0,25, la línea de evaporación del suelo desnudo, se dirija hacia abajo para unirse y coincidir con la línea de evaporación de agua al descubierto, hasta cero por ciento en la línea de relación que se encuentra en el margen derecho.

El cruzamiento de la línea de evaporación del suelo desnudo con la línea guía de la evapotranspiración, en un punto de la línea de relación unitaria, se considera como una evidencia indirecta de la validez de la línea de la evaporación del suelo desnudo, ya que ambas líneas concurrirían a ese punto, en correspondencia con un valor de escurrimiento igual a $33\frac{1}{3}\%$ de la evapotranspiración potencial.

En las provincias de humedad con precipitación menor que la evapotranspiración potencial, la evapotranspiración real y la evaporación real son afectadas más directamente por las diferencias en la precipitación anual promedio. Ya que la línea de precipitación es una curva logarítmica, aquéllas deben representarse también por curvas similares en esta porción del nomograma.

Desde la línea de relación unitaria a la línea de relación 16, las curvas de evapotranspiración real y evaporación real, están trazadas de manera que sus valores porcentuales se reducen a la mitad en cada límite sucesivo entre provincias de humedad, para corresponder al descenso equivalente en precipitación con el cual éstas se correlacionan directamente.

La misma relación se utiliza para prolongar la curva de evaporación real en la porción extrema izquierda del nomograma; la curva de evapotranspiración real al cruzar la provincia de humedad superárida, desciende de manera que se une a la curva de evaporación en la línea de relación 32. Si bien es cierto que no existe información sobre tales áreas, la curva de evapotranspiración real se hizo descender suponiendo que no hay una vegetación significativa en la asociación climática, más allá de la provincia de humedad superárida.

A la derecha de la línea de relación unitaria de evapotranspiración potencial, ambas curvas deben cambiar de dirección debido al exceso, que aumenta continuamente, de la precipitación sobre la evapotranspiración potencial. La curva de la evapotranspiración real asciende inicialmente como si fuera a alcanzar el 100% de evapotranspiración potencial. Se deduce que la vegetación natural en una asociación climática no puede alcanzar ese valor, porque cuando se tienen condiciones óptimas de humedad durante todo el año, el clima zonal en tal estación ya es demasiado lluvioso y nublado, como para que puedan obtenerse velocidades óptimas de transpiración y evaporación. Por el contrario, la evapotranspiración potencial puede ser igualada o sobrepasada, en climas más secos, en donde existan suelos de napa freática alta, que suministren agua durante lo que sería el período efectivamente seco en un clima zonal.

La dirección de la curva de evapotranspiración real cambia de nuevo cuando cruza la línea de evaporación de agua al descubierto, debido a que, más allá de este punto, la alta humedad del aire constituye un factor que influye fuertemente. La curva se extiende luego hasta alcanzar la línea de evaporación de agua al descubierto en el cero por ciento.

La curva de evaporación real se traza de manera similar; inicialmente se dirige hacia el 50%, en la línea de relación 0,25, y después se altera su dirección, para llegar al 0% con las otras líneas. En todos los puntos, a la derecha de la provincia de humedad semiárida, se supone que el valor porcentual de la evaporación real es la mitad del porcentaje de evapotranspiración real.

USO DEL NOMOGRAMA

Para su fácil manejo, el nomograma debe dibujarse en un papel cuadrículado de tamaño grande, con la línea de evapotranspiración potencial colocada a 100 unidades contadas desde la línea inferior del diagrama. Ya que todas las líneas de relación de evapotranspiración potencial deben ser localizadas logarítmicamente, puede dibujarse el diagrama en papel logarítmico para facilitar su localización; también puede hacerse en papel cuadrículado regular, con las líneas de relación de evapotranspiración potencial numeradas, y colocadas en forma que correspondan a las distancias entre los mismos números de una regla de cálculo.

En el uso del nomograma para un sitio dado se siguen los siguientes pasos:

1. Se calcula el valor de la evapotranspiración potencial en milímetros.
2. Se calcula la relación de evapotranspiración potencial.
3. Se localiza logarítmicamente la línea vertical correspondiente a esa relación. Si el diagrama no se ha dibujado en papel logarítmico, para localizar esta línea debe usarse una escala logarítmica, por ejemplo, la de una regla de cálculo.
4. Se lee el valor porcentual en donde esta línea vertical de relación intercepta la línea del ítem que se va a determinar.
5. Se multiplica ese porcentaje por el valor de la evapotranspiración potencial, para obtener el valor del ítem en mm.

En los párrafos siguientes se presentan dos ejemplos de cálculos de los movimientos de agua atmosférica en dos sitios con condiciones climáticas muy diferentes.

Estos dos ejemplos constituyen muestras adecuadas, dado el cubrimiento completo de vegetación natural en el primero, y la certeza de que no se presenta infiltración en el segundo.

La vertiente No. 21 del Laboratorio Hidrológico de Coweeta, Servicio Forestal de los Estados Unidos, Carolina del Norte, es el primer ejemplo. De un registro meteorológico de 17 años, se calculó la temperatura anual promedio y el resultado fue $12,78^{\circ}\text{C}$, valor que no se consideró esencialmente diferente al de la biotemperatura anual promedio en esa localidad; del mismo registro se obtuvo una precipitación anual promedio de 2080 mm. La evapotranspiración potencial para la vertiente No. 21 es $12,78 \times 58,93$, ó sean 753 mm. La relación de evapotranspiración potencial es $753 \div 2080$, ó sea, 0,366. En la Figura 6 se muestra una sección corta de la línea de relación 0,366 rotulada con la letra A. La lectura porcentual de la evapotranspiración real en la intersección con la línea de relación 0,366 es 92%. La evapotranspiración anual promedio en la vertiente No. 21 es $0,92 \times 753$, ó sea 693 mm/año. Esta cifra concuerda, dentro del 2%, con

la diferencia entre la precipitación anual promedio de los registros pluviométricos, y el escurrimiento anual promedio registrado del flujo de las corrientes en la vertiente.

El Lago Silver en California, que fue estudiado desde mayo de 1938 hasta abril de 1939, es el segundo ejemplo. Los datos presentados por Blaney⁶ muestran una temperatura anual promedio del aire de 70° F (21,1° C) y una precipitación de 3,90 pulgadas (99,06 mm). La evapotranspiración potencial es $21,1 \times 58,93$, ó sean 1243 mm. La relación de evapotranspiración potencial, derivada de estos datos, es $1243 \div 99,06$, ó sean 12,55. En la Figura 6 se muestra una sección corta de esta línea y se rotula con la letra B. La lectura porcentual de evaporación de agua al descubierto para la línea de relación 12,56 es 160,5. Así, la evaporación calculada de agua al descubierto para ese período en el Lago Silver es $1,605 \times 1243$, ó sean 1995 mm. Este valor constituye una concordancia muy próxima con la evaporación medida para el período, que es 79,46 pulgadas o 2018 mm. La evaporación calculada es 1,1% menor que la evaporación medida para el período de 12 meses.

El escurrimiento puede derivarse del nomograma, sustrayendo la cantidad calculada de evapotranspiración real del valor de la precipitación. De manera similar, la transpiración real es la diferencia entre la evapotranspiración real y la evaporación real.

CALCULO DE MOVIMIENTOS DE AGUA DE OTRAS CLASES DE ASOCIACIONES

El nomograma de la Figura 6 está diseñado para ser aplicado en asociaciones climáticas únicamente. Es de esperar que ocurran variaciones del régimen descrito del movimiento del agua atmosférica en las asociaciones edáficas, atmosféricas e hídricas. Tales variaciones constituyen uno de los mayores problemas cuando se intenta correlacionar y comparar los resultados de la investigación de movimientos del agua en sitios muy distantes.

Las variaciones dentro de otras asociaciones son de tal naturaleza, que sería impráctico intentar el diseño de un nomograma que presente un aspecto general del movimiento del agua, como sí es posible para las asociaciones climáticas. Un enfoque más adecuado parece ser el de interpretar directamente las características fisonómicas de la vegetación de las diferentes asociaciones naturales. El autor ya inició un intento en esta dirección, pero se necesita más investigación para el refinamiento de las fórmulas.

Una vez desarrollado el nomograma de la Figura 6, se observó gran similitud de las relaciones entre los porcentajes de transpiración real de asociaciones climáticas, a lo largo de una serie de zonas de vida, y las relaciones entre las alturas de los árboles dominantes de las mismas asociaciones climáticas. Se estudió esa idea y se desarrolló la siguiente fórmula:

Altura en metros de los árboles dominantes en asociaciones climáticas = $2t^{bio} \times \% \text{ de evapotranspiración real}$

Los términos pueden transponerse de la siguiente manera:

$$\% \text{ de evapotranspiración real} = \frac{\text{Altura en m}}{2t^{(bio)}}$$

Debido a que:

evapotranspiración real = $\% \text{ evapotranspiración real} \times \text{evapotranspiración potencial}$, se obtiene un resultado interesante, si se utiliza la fórmula basada en la altura, en lugar del porcentaje de evapotranspiración real en la última ecuación. Tal fórmula entonces se transforma y se simplifica como sigue:

$$\begin{aligned} \text{Evapotranspiración real en mm} &= \frac{\text{Altura en m}}{2t^{(bio)}} \times 58,93 \times t^{(bio)} \\ &= \frac{\text{Altura en mm}}{2} \times 58,93 \\ &= \text{Altura en m} \times 29,47 \end{aligned}$$

Esta fórmula hace posible derivar un valor de la evapotranspiración real de cualquier asociación climática en la que la vegetación arborea sea dominante.

Para hacer esta fórmula más generalizada, de manera que incluyera la vegetación de asociaciones climáticas denominadas por arbustos o herbáceas, fue necesario establecer un factor de corrección para calcular las diferencias de evapotranspiración real de la vegetación herbácea o arbustiva, en comparación con la de asociaciones arbóreas. Para satisfacer esta necesidad se supuso que la velocidad de evapotranspiración de la vegetación de arbustos y de la vegetación herbácea, eran 4 y 8 veces mayor en comparación con la de los árboles. Esta relación necesita estudio, pero por el momento se propone la siguiente fórmula general de la evapotranspiración real, obtenida de algunas características fisonómicas de la vegetación de asociaciones climáticas.

$$\text{Evapotranspiración real de asociaciones climáticas} = 29,47 \times \begin{matrix} \text{Altura en metros} & 4, \text{ si son arbustos,} \\ \text{de la vegetación} & \text{si son herbáceas} \\ & \text{dominante} \end{matrix} \times 8,$$

Aparte del uso del nomograma con datos climáticos, la fórmula anterior ofrecía un método alternativo para obtener un valor de la

evapotranspiración real en asociaciones climáticas; también parecía promisorio para determinar el mismo movimiento de agua en asociaciones atmosféricas y edáficas a partir de características fisonómicas. Al estudiar esta posibilidad se concluyó que, después de la altura de la vegetación dominante, el carácter fisonómico más indicativo de las relaciones del uso del agua, es el número de pisos o estratos del tipo dominante de planta en la asociación.

Con base en observaciones de la vegetación y consideraciones sobre la disponibilidad de agua en el ambiente de muchas asociaciones diferentes, se planteó la siguiente fórmula general:

$$\begin{array}{l} \text{Evapotranspiración real} \\ \text{de la vegetación de cual-} \\ \text{quier asociación terrestre} \end{array} = 29,47 \times \text{alt. en m} \times \frac{\text{No. de pisos reales}}{\text{No. de pisos en aso-} \\ \text{ciaciones climáticas}} \times \begin{array}{l} 4 \text{ si son arbustos u} \\ 8 \text{ si son herbáceas} \end{array}$$

El número de pisos de la vegetación dominante en las asociaciones climáticas de las varias zonas de vida necesita más estudio. Además, los pisos o estratos no están por lo general claramente demarcados, en especial en las tierras bajas de los trópicos en donde la vegetación es muy compleja. Sin embargo, hay una clara indicación, basada en investigaciones del autor, de que debe dársele más atención a este carácter fisonómico de la vegetación.

Es probable que el cociente que resulta al dividir el valor de la evapotranspiración real en una estación de una asociación atmosférica o edáfica, por el valor de la evapotranspiración de la asociación climática con la misma biotemperatura y precipitación, pueda ser usado como factor de corrección de la evaporación del agua dulce al descubierto en la misma estación, pero esta posibilidad no se ha explorado.

Las alturas relativamente mayores de la vegetación en áreas de condensación de niebla o bruma, indican que su comparación con las alturas de la vegetación de la asociación climática, puede permitir el cálculo de la precipitación adicional recibida como condensación. Hasta ahora no se ha dado ninguna consideración a los movimientos de agua en asociaciones hídricas.

Finalmente, para redondear el cuadro de los movimientos de agua en la vegetación natural, se ha dado consideración a las fases sucesionales de las comunidades vegetales. La evaporación parece permanecer constante cualquiera que sea la naturaleza de la cobertura vegetal. Las dimensiones de la vegetación de hecho aumentan con el avance de la sucesión; correlativamente la transpiración parece aumentar en relación con los intervalos de tiempo; es decir, si la primera etapa del desarrollo de vegetación toma X meses o años, una segunda etapa requerirá 2X, una tercera etapa 4X y así sucesivamente, hasta alcanzar la transpiración completa. Debido a que el crecimiento vertical es más rápido en los árboles jóvenes, las alturas relativas de la vegetación

en las diferentes etapas de crecimiento relacionadas con la altura de un rodal maduro, pueden servir para medir la transpiración.

Con base en las consideraciones anteriores, se propone la siguiente fórmula para la evapotranspiración real de vegetación en estado sucesional:

$$\text{Evapotranspiración real de la vegetación en estado sucesional} = \left(1 + \frac{\text{Altura real de la comunidad en estado sucesional}}{\text{Altura de la vegetación madura}} \right) \times \frac{\text{Evapotranspiración real de la vegetación madura}}{2}$$

CAPITULO 8

ECOLOGIA HUMANA

EL NICHU ORIGINAL DEL HOMBRE EN LOS CLIMAS CALIDOS

En general, al igual que cuando se trata de plantas, los nichos para los animales abarcan alimento y espacio. Para los animales más simples, espacio significa esencialmente una área de un radio muy pequeño dentro del cual pueden encontrar alimento suficiente. El área dentro de la cual un individuo se procura alimento llega a ser progresivamente mayor en proporción a la mayor movilidad de los animales. La mayoría de los animales tiene pocas necesidades adicionales fuera de alimento y de espacio, incluyendo en el último el abrigo. La sal, uno de los minerales buscados ávidamente por los mamíferos superiores, puede ser o no considerado como alimento. Los pájaros utilizan algunos materiales, casi siempre vegetales, para la construcción de sus nidos. Unos pocos mamíferos, como la ardilla y la rata almizclera también construyen nidos o casas. El castor es quizá el animal que utiliza la mayor cantidad de material de las inmediaciones para la construcción de represas y de su casa.

Los antecesores del hombre primitivo, como los grandes simios actuales, se preocuparon solamente por un nicho que les proveyera de alimento y de espacio. Deben haber emigrado, al igual que lo hacen el jaguar y los monos actuales, cazando y cosechando productos de plantas silvestres sobre una área de radio apreciablemente grande. Como se desplazaban en familia o unidades sociales de varios individuos, el espacio de un individuo correspondía al espacio del grupo y, por lo tanto, era relativamente extenso.

Nuestros primeros antecesores posiblemente estuvieron limitados por el clima a las zonas de vida de las regiones tropical y subtropical, con sus temperaturas agradables. Es también muy probable que inicialmente habitaran climas de precipitación y humedad media, en parte debido a la mayor abundancia de alimento en esas zonas de vida y en parte debido a la comodidad personal. En estas zonas de vida de los trópicos y subtrópicos, compitieron por carne con los carnívoros superiores y por frutas con las otras formas de vida.

EXTENSION DEL AREA DEL HOMBRE

En el margen de aquellos climas benévolos, muy posiblemente el hombre hacía incursiones cortas, durante la estación cálida, hacia las zonas más frías de las regiones templadas o hacia las montañas más altas. Los viajes prolongados hacia las regiones más frías pueden haber estimulado o ampliado el uso del vestido y del fuego, los cuales cuando fueron bien dominados, permitieron la apertura de muchas más zonas de vida para la ocupación permanente. De cualquier manera, los hallazgos arqueológicos en cuevas europeas, muestran claramente que los hombres se establecieron bien en aquella área, muy próxima al borde del hielo, durante los últimos períodos de glaciación.

Así, la manipulación de microclimas artificiales, mediante el uso del fuego y del vestido, pudieron haber permitido a los hombres primitivos penetrar y ocupar climas más fríos que aquéllos de las zonas de vida de donde se originaron, aun cuando todavía fueran cazadores y forrajeros.

Hasta ahora los estudios arqueológicos indican que en el Medio Oriente tuvo lugar el gran avance cultural del desarrollo de la agricultura. El cultivo de granos y frutas silvestres y la domesticación de animales fue, aparentemente, la primera manipulación significativa de sistemas ecológicos naturales por el hombre, ya que esto involucraba el manejo específico de otros organismos. Los únicos ejemplos de desarrollo comparable en la naturaleza son los cultivos de hongos y el manejo de otros insectos practicado por las hormigas. En ambos casos, el logro de esta etapa se basó, probablemente, sobre un refinamiento considerable de la estructura social.

Si bien la cacería y las incursiones a otras zonas de vida condujeron al hombre a través de un amplio ámbito de provincias de humedad, la agricultura como tal parece haberse desarrollado inicialmente cerca de la línea unitaria de evapotranspiración potencial (Figura 1), o en las planicies aluviales provistas de napas freáticas altas, en las zonas de vida adyacentes más secas. De cualquier manera, parece lógico suponer que ese primer cultivo de plantas que luego eran cosechadas, se confinó a suelos de alta fertilidad y a climas en donde el aclareo de las tierras y la lucha contra las malezas, es decir, contra la sucesión natural, no presentaba mayores dificultades.

Mientras que la iniciativa del control de sus propios microambientes, con la ayuda del fuego y del vestido, habían permitido al hombre tener éxito en la competencia con otros carnívoros, con respecto a nichos pertenecientes a estos últimos, en nuevas zonas de vida recién abiertas por el hombre, el paso dado hacia adelante con la agricultura significaba el desarrollo de nichos esencialmente nuevos para los humanos. Esto significó un aumento en la capacidad de carga de la tierra —medida en número de individuos— disminución del tiempo requerido para migraciones y, en consecuencia, aumento del tiempo

disponible para el desarrollo de instrumentos y sistemas relacionados con el progreso social.

Las concentraciones locales de población permitieron al hombre mejorar su agricultura, la cual trajo pronto un progreso considerable en la selección y en el mejoramiento de los cultivos y de los animales, lo mismo que en técnicas agrícolas refinadas, tales como la irrigación. Simultáneamente, debió haber aumentado la importancia del territorio, y se hizo necesaria la especialización por parte de la comunidad, para la protección del área controlada. Lo mismo había ocurrido anteriormente en los insectos sociales con el desarrollo de la casta de soldados.

Pero esta especialización para la protección incorporó automáticamente otro tipo de control y de balance en el aumento de la población. Los mismos guerreros que intentaban proteger una determinada comunidad podían servir como punta de lanza de una fuerza agresiva; así, mientras que el control inicial del ambiente y de otros organismos le permitió al hombre aumentar en número, puesto que ocurrían menos muertes a causa de accidentes en la caza, o de condiciones extremas del clima, la iniciación de la guerra efectiva entre comunidades o tribus introdujo otro freno a la rápida expansión en número. Al producirse la concentración en comunidades más y más grandes, las enfermedades epidémicas y el hambre, causadas por extremos climáticos o ataques concentrados de insectos a los cultivos, llegaron también a constituir restricciones efectivas de la población.

DESARROLLO DE UN SISTEMA SEPARADO DE ECOLOGIA HUMANA

A través de los siglos y milenios, el hombre continuaba en el proceso de refinar sus organizaciones sociales, sus herramientas y técnicas, y, en general, su cultura, de manera que el número aumentaba lentamente mientras que su nicho o conjunto de nichos, parcialmente controlados, fueron ampliándose más en distintas regiones de la tierra. El desarrollo de las comunicaciones y, por lo tanto, del comercio, hicieron posible una mayor especialización. De un modo gradual, después de extender su propio nicho en la tierra, el hombre, a su vez, había convertido éste en una amplia colección de nichos. Una persona podía trabajar como sastre, mercader, albañil, minero o en un centenar de otras especialidades que ya no eran tareas de producción de alimento. En cierto sentido, el hombre había creado, con sus especializaciones culturales, un sistema ecológico completamente nuevo.

Sin embargo, el sistema ecológico humano, superpuesto sobre el sistema ecológico natural de la tierra, estaba todavía conectado o unido a éste a través de muchos aspectos. Agrícolamente, el hombre estaba estrechamente ligado a la naturaleza; se encontraba en la tarea

de reemplazar la sucesión natural por asociaciones establecidas artificialmente, pero aun bastante sujetas a las variaciones naturales del clima, lo mismo que a la disposición natural del paisaje y a la fertilidad del suelo; era todavía incapaz de actuar satisfactoriamente contra el influjo natural de las plagas y de las enfermedades de las plantas y de los animales.

Si habían obtenido un mejor control de las condiciones del microclima en sus hogares y en su vestido, todavía se encontraba sujeto a la ley de la supervivencia del más adaptado como organismo natural. En esta etapa, las plagas y las enfermedades eran tan serias como lo eran bajo condiciones ecológicas naturales y, posiblemente, más desastrosas debido a la mayor aglomeración de personas en los sitios de asentamiento. Cuando se aventuraba en los mares o en lugares de condiciones climáticas menos favorables, aun contando con una buena salud, era, apenas, todavía un conductor parcial de su propio destino.

La situación ha cambiado bastante desde esos días históricos hasta el presente. La consolidación de las naciones, las conquistas arrolladoras ocurridas sobre vastas áreas y la larga sucesión de gobernantes, es todo parte de la vívida historia del hombre. Probablemente estos movimientos tengan mayor significado ecológico si se les considera como el comienzo del rápido derrumbamiento de las segregaciones naturales en áreas biológico-raciales que, aparentemente, venían tomando forma desde tiempos prehistóricos.

Las razas biológicas en zoología son variaciones subespecíficas, cuya distribución se corresponde normalmente con subdivisiones geográficas separadas, dentro del ámbito total de la especie. Aparentemente, las diferencias raciales surgieron dentro de los límites generales de masas de tierra, próximas o conectadas entre sí, del Viejo Mundo, incluyendo Eurasia, Africa, y las cadenas de islas que se extienden hasta Australia y hacia adentro del Océano Pacífico; por lo tanto, el aislamiento geográfico no ofrece solidez para conformar una hipótesis adecuada, que explique la diferenciación racial.

Los antropólogos señalan que las variaciones raciales son el producto de un gran número de factores, entre ellos, el aislamiento. Considerando el amplio ámbito de climas del Viejo Mundo, puede suponerse que las diferencias climáticas fueron el factor principal en la aparición de variaciones fisiológicas, que originaron los primeros grupos raciales.

Al analizar detenidamente las subdivisiones climáticas probables, y relacionar éstas con los hallazgos de los antropólogos, emerge la hipótesis de la existencia de sólo cuatro subdivisiones climáticas naturales en correlación con los distintos grupos raciales originales. La división climática propuesta separa, en primer lugar, el ambiente terrestre en dos divisiones principales, la húmeda y la seca, a lo largo de la relación de evapotranspiración potencial cuyo valor es la unidad; estas

dos regiones se subdividen, cada una, en las regiones térmicas fría y caliente.

La correlación entre la región húmeda-fría y las razas Caucasoides en el Viejo Mundo no carece de sentido. Del mismo modo, es aceptable la idea del desarrollo original de la raza negroide en la región húmeda-caliente. La subdivisión común que hacen los antropólogos de la raza negroide, podría considerarse como la diferenciación subracial posterior, que surgió del aislamiento geográfico, debido al Océano Indico y a la aridez general de la región afro-asiática, que separa las porciones oriental y occidental de los ambientes húmedo-calientes del Viejo Mundo.

La hipótesis de la división climática podría apartarse más de los criterios antropológicos actuales, al indicar la existencia de un grupo original en el Oriente Medio, separado del Caucasoide, correspondiente a la región seca-caliente. Este debió ocupar la región seca del Oriente Medio, extendiéndose hacia el sureste en la India, y hacia el oeste en el Mediterráneo y el extenso continente africano.

A pesar de que el color no es un factor de tanto peso comparado con las características fisiológicas, el hecho es que la pigmentación de la piel es una de las características raciales fijada con más intensidad en nuestras mentes, y por lo mismo, es una referencia que facilita la presentación de la hipótesis de los cuatro grupos ecológicos.

Coons¹⁷, quien sondeó profundamente el tema de las razas humanas, sugiere cinco divisiones, a saber: la Caucasoide, la Mongoloide, la Capoide, la Congoide y la Australoide. El trabajo es en sí excelente y se funda en un amplio ámbito de evidencias. Sin embargo, resulta sólo una correlación parcial cuando se comparan sus divisiones raciales con divisiones climáticas o cualesquiera otros factores responsables de las diferencias raciales. De todas maneras, su detallado trabajo constituye un marco de referencia racial con el cual pueden compararse los conceptos de la división climática.

La porción húmeda-fría de Eurasia incluye la mayor parte de Europa, el norte y el noreste de Asia. La parte norte de Europa todavía representa el corazón del grupo Caucasoide o raza blanca del viejo continente. Allí hay concordancia completa de la raza con el clima. El área principal del clima seco-frío corresponde a la parte central de Asia, que podría considerarse el centro original de desarrollo de la raza mongoloide. Ellos fueron numerosos y se expandieron considerablemente; así lo indican la invasión al hemisferio occidental y sus desplazamientos arrolladores en épocas prehistóricas hacia el sureste de Asia y las Indias Orientales. También, en las primeras épocas históricas, se movieron hacia el occidente e hicieron contacto con los caucasoides. Su influencia sobre los pueblos caucasoides originales del noreste y el este de Asia, ha sido profunda.

Coons¹⁷ separa la raza Negroide, que, según se indicó anteriormente, muestra correlación con los climas calientes y húmedos, en tres razas: Congoide, Australoide y Capoide. Las dos primeras son

consideradas en esta obra como grupos subraciales que corresponden a divisiones geográficas separadas de los climas húmedos calientes en Africa y en el área de los Océanos Pacífico e Indico.

El panorama anterior deja en posición central la región climática seca-caliente del sur de Europa, el norte de Africa y el área comprendida entre el Cercano Oriente y la India. La hipótesis del autor es que esta región fue el asiento de la raza Morena. Coons incluye los pueblos de esta vasta región climática entre la raza Caucasoide.

Su localización en una región central favoreció una gran interacción mutua con otras razas. Alrededor del Mediterráneo y, aparentemente, en menor proporción, en el Cercano Oriente, ocurrió una interacción mutua muy fuerte con la raza blanca o Caucasoide. La raza Morena se desplazó al sureste de Asia y hacia algunas islas del sur, en donde ocurrió una fuerte interacción con la raza amarilla o Mongoloide, que se había desplazado hasta el sur. Estas expansiones del Moreno y el Mongol probablemente eliminaron la raza negroide de una gran área, aunque algunos grupos negroides han permanecido aislados en áreas tales como por ejemplo, el grupo de las Islas Andaman y los pueblos Dravidianos en el sur de la India.

Continuando en la misma línea de razonamiento, parece que los Capoides de Coons^{1 7} resultaron de la interacción de las razas Morena y Negroide, con dominio de la Negroide.

Las líneas anteriores intentan dar bases para interpretar la distribución general actual de los pueblos del viejo mundo, usando una hipótesis de correlación raza-clima y describiendo las relaciones geográficas de esas áreas, para señalar los puntos en donde ocurrió la interacción.

Uno de los resultados más interesantes de este ejercicio mental es poder indicar que el Cercano Oriente pudo haber sido escenario de grandes conquistas, y de intensa interacción cultural entre las razas blanca, amarilla y morena. Sea o no sea significativo, lo anterior hace pensar en la correlación entre el área de reunión de razas y la idea, generalmente aceptada, de que ese lugar fue una de las áreas más importantes, si no la única, en la que prosperaron civilizaciones muy antiguas.

Los cambios mayores en el sistema ecológico humano han ocurrido en proceso acelerado durante los últimos dos siglos. Esta época ha visto el rápido desarrollo del conocimiento científico, que ha dado al hombre no sólo el poder y la maquinaria para aumentar mucho sus fuerzas, sino que también, le ha proporcionado un entendimiento básico del ambiente físico y de los otros organismos.

La genética, la selección y el mejoramiento de cualidades favorables en los cultivos y en los animales domésticos produjeron avances significativos en la producción de alimentos. Las líneas de animales mejorados, el uso de fertilizantes, insecticidas y fungicidas aplicados con maquinaria, la plantación, cultivo y cosecha mecanizadas, eleva-

ron la productividad agrícola y disminuyeron la demanda de la propia energía del hombre.

Los avances en ingeniería han creado medios de producción altamente efectivos, han habilitado otros recursos diferentes al suelo, han mejorado la construcción y los medios de transporte. El hombre puede ahora viajar con seguridad en tierra y agua, sobre nieve y hielo, por entre el agua y por el aire, y, recientemente, ha aprendido a atravesar el espacio más allá de la atmósfera.

El progreso del conocimiento en la medicina humana ha tenido un efecto ecológico profundo sobre el hombre. En un comienzo, el abrigo, el combustible y el vestido proveyeron solamente un control microclimático de la temperatura y la humedad, pero el conocimiento médico reciente ha hecho posible un control microambiental más profundo; las medidas de sanidad, esterilización de alimentos y fuentes de agua, la inmunización controlada, el acondicionamiento de aire, combinado con el extenso control de los transmisores de enfermedades, han establecido una barrera ambiental artificial a los factores que inicialmente causaban la muerte de una buena cantidad de personas. Aun en los casos de epidemias, los avances en el cuidado médico del individuo y la quimioterapia ofrecen medios para detener o eliminar la mayoría de los ataques de enfermedades en el individuo.

Además, el progreso en las técnicas y los equipos quirúrgicos han permitido la corrección o ajuste de daños accidentales y malformaciones genéticas, que han resultado en la posibilidad de mantener o prolongar la vida de individuos que habrían muerto rápidamente sin la intervención médica. Cuando tales intervenciones afectan factores hereditarios, los individuos se reproducen y forman poblaciones que se mantienen vivas solamente por la continua intervención médica.

Gradualmente progresa el reemplazo del sistema ecológico natural por el sistema ecológico humano. Este progreso no es uniforme sino que depende de los avances intelectuales y técnicos que, por lo general, están directamente correlacionados con la acumulación de riqueza, tomando ésta en términos de aquellos valores de intercambio que puedan comprar alimento, recursos y servicios. Sin embargo, la asistencia médica es tan ávidamente deseada por todos, que una buena parte del conocimiento médico y de técnicas de aplicación inmediata o de los productos farmacéuticos, están al alcance de una gran cantidad de personas en extensas regiones del planeta. Naciones de alto nivel han extendido programas de sanidad y de control de vectores a otras naciones que no podían por ellas mismas alcanzar tales refinamientos.

LA EXPLOSION DE LA POBLACION

Todo lo anterior ha tenido un efecto de gran profundidad: la rapidez del crecimiento de la población humana en las últimas décadas. Las poblaciones de algunos países pueden duplicarse en un término

de 20 a 25 años mientras que el promedio mundial se encuentra alrededor de 40 años. Ya que parte del crecimiento se debe a un mayor promedio de duración de la vida, el aumento actual puede ser desproporcionadamente grande y no podrá mantenerse en la mayoría de los países cuando se alcance un mayor porcentaje de personas de edad. De todas maneras, en unas pocas décadas se producirá una concentración insostenible de seres humanos en la tierra.

Se ha llegado a esta situación principalmente por la eliminación de los controles y balances del sistema ecológico natural durante el progreso hacia un sistema ecológico humano artificial. Por lo menos, el comercio y el transporte han permitido, hasta la fecha, un dominio relativo del espectro del hambre. El control de las enfermedades y de las epidemias es objeto de preocupación internacional y, en buena parte, ha eliminado los estragos que actuaban como restricciones del crecimiento de la población.

Con el avance de la cultura, se produce un deseo mayor de eliminar las guerras que, en ciertos aspectos, han disminuido la población, por lo menos temporalmente. Sin embargo, el mayor esfuerzo se ha dirigido hacia el control de las decisiones relacionadas con la guerra y los armamentos, más bien que hacia el ataque de las causas mismas de la guerra. En muchas partes del mundo continúan actuando guerrillas y se producen conflictos, pero éstos en su conjunto afectan poco el inexorable crecimiento del total de la población humana.

Así, el hombre se encuentra todavía en capacidad de dominar los principales frenos del aumento de la población, que son, el hambre, la peste y la guerra. Las pésimas predicciones de Malthus, hechas en 1796, no han podido cumplirse hasta el presente. Muchos líderes, y aun científicos, están tan llenos de optimismo en cuanto a la capacidad del hombre para manejar indefinidamente los controles naturales potenciales de la población, hasta el punto de ignorar completamente el problema.

Sin embargo, los aumentos geométricos son siempre engañosos. El duplicar números pequeños parece no ser muy diferente de un aumento aritmético, pero tarde o temprano el duplicar llega a ser abrumador. Hasta la fecha, las multiplicaciones de los humanos han sido absorbidas por el sistema ecológico natural. Altos porcentajes de individuos de la flora y de la fauna son eliminados para dar campo a una sola especie. Varias especies de animales han sido completamente eliminadas o se encuentran próximas a ser eliminadas, debido a la presión humana por mayor espacio ejercida durante los dos últimos siglos.

Antes de que pasen muchos años, quedarán en el planeta pocas regiones desocupadas o escasamente pobladas de condiciones apropiadas para la vida humana. Cuando este tiempo llegue, el aumento geométrico de la población, ya enorme de por sí, producirá un cuadro desolador; no habrá avances posibles de la producción de alimentos que puedan ir a la par con el aumento geométrico de la pobla-

ción, aun cuando el aglomeramiento de la humanidad no haya todavía originado terribles holocaustos motivados por las guerras o las enfermedades. Para esa época, todo el sistema ecológico humano, tan penosamente construido, se derrumbará y ocurrirá un retorno rápido al sistema ecológico natural, el cual, después de todo el avance cultural y material, será muy desagradable para el hombre. Además, como el hombre se verá forzado a regresar al sistema ecológico natural, y para ello contará con un medio ambiental tan degradado, el ajuste será no sólo muy desagradable sino extremadamente difícil.

Cada avance en el desarrollo del sistema ecológico humano artificial aparta al hombre y lo enceguece más, en cuanto al modo de operación del sistema ecológico natural, del cual procede. Con sus necesidades esenciales de alimento y espacio obviamente satisfechas por un supermercado lleno de medios de subsistencia, con un escritorio o mesa donde trabaja y un apartamento o casa en un lote de unos pocos metros cuadrados, el hombre promedio de una sociedad opulenta tiene muy poco contacto con la naturaleza. Cuando él intencionalmente se propone obtener una muestra de la naturaleza "en su aspecto primitivo" durante un período de vacaciones, generalmente atraviesa campos de asociaciones artificiales hacia las playas o áreas de parques, ya controladas y enclavadas dentro del sistema ecológico humano.

Por lo tanto, la acción real de los individuos que actúan personalmente en relación con las tasas de aumento de la población, tiene poca o ninguna conexión en sus mentes con el balance del sistema ecológico humano en general. Cuando se actúa en este sentido es, probablemente, con el propósito de evitar repercusiones sociales sobre el individuo o con el objeto de obtener más beneficios materiales y status superior para sí y sus hijos. Esta acción es muy distinta de la práctica de infanticidio en las islas Polinésicas, en donde los hombres mostraron estar tan intensamente conscientes del balance de los sistemas ecológicos naturales, que la idea de supervivencia del grupo podía contrapesar la fuerza del amor materno instintivo.

Indudablemente, el infanticidio para mantener la población en balance con los recursos, constituyó una directriz cultural de la comunidad más bien que una decisión individual. Pero de cualquier manera, era una pauta que el individuo podía comprender fácilmente. Por fortuna, en la sociedad moderna el control de la población puede efectuarse con menos presiones emotivas que las causadas por el sistema de infanticidio. Sin embargo, el control debe establecerse pronto para salvar los avances culturales alcanzados por el hombre, y sólo espera una instigación efectiva por parte de los líderes actuales.

LA CRISIS DE SUPERPOBLACION QUE SE AVECINA

Existe una inquietud creciente entre los líderes que reconocen el problema que se avecina, pero hasta el momento ellos no se dan

cuenta de la gravedad de la situación. La mayoría de los esfuerzos se aplican tan indirecta o tan ocultamente como sea posible, para evitar conflictos con aquéllos que abiertamente se oponen a la interferencia directa sobre los procesos reproductivos humanos.

En el primer plano de tal oposición se encuentran las filosofías conservadoras y las religiones, que fueron fundadas en un pasado remoto, cuando la humanidad se encontraba, en buena parte, sujeta a los controles y balances del sistema ecológico natural. Los líderes de este tipo, así como los conductores políticos y económicos, están respaldados por el poder que les dá el número de sus seguidores. También, el mayor estorbo a la divulgación de información y de materiales para lograr una paternidad planeada con eficiencia, son la ignorancia o el egoísmo.

De cualquier manera, el advenimiento de controles efectivos sobre el aumento de la población humana, está llamado a ocurrir durante las próximas décadas. Ya sea que esto se realice de una manera culta, con la cooperación internacional y mayor educación, o ya sea que se deje al cuidado de sistemas ecológicos naturales en los que podrían involucrarse métodos tan inhumanos como el hambre, la peste o la guerra; dependerá en gran medida de que los líderes religiosos y políticos, nacionales y mundiales, ataquen el problema a tiempo o nó.

Mientras tanto, el escenario se prepara para una disminución rápida de la población humana. La misma complejidad de la organización social que permite un alto nivel de vida en las naciones desarrolladas, y que ha sido tomado por los optimistas como la razón de burla acerca de la preocupación por los efectos de la superpoblación, hace que la sociedad sea, cada año, más vulnerable a la desintegración. La eficiente producción de alimentos, con el empleo de sólo un bajo porcentaje de los trabajadores en una sociedad avanzada, depende del sistema cultural complejo que le provea de maquinaria, combustibles, fertilizantes y de agua para la irrigación. Si esto falla ya no sería posible que el alto porcentaje de la población que no produce alimentos, pueda vivir en la tierra en un período de derrumbamiento cultural. Con el aumento progresivo de la población, el sistema total del alimento llegará a ser más complejo y continuamente más vulnerable a la desintegración.

Sin embargo, el alimento es sólo una de las grandes necesidades ecológicas del ser humano. El espacio es otro; la aglomeración de la población no es tanto un problema físico como psicológico. Se sabe muy poco del significado de este problema para discutirlo con propiedad. Sin embargo, parece haber un punto donde por el vaivén del péndulo emocional, de pasar de la soledad al gregarismo, el hombre se encuentra demasiado aglomerado y desea volver atrás para disponer de mayor espacio.

TERRITORIALIDAD

Bajo el sistema ecológico natural, el punto en donde aparece la aglomeración se reconoce en el fenómeno de territorialidad; se presenta ya sea en un grupo que abarca una pareja con su descendencia, o en un grupo social mayor. Bajo el sistema ecológico humano, aun los grupos socioeconómicos muy complejos no han producido unidades convincentes o satisfactorias desde el punto de vista de homogeneidad. Quizá el mayor grupo ecológico homogéneo satisfactorio que ha alcanzado la humanidad sea el de la tribu, que todavía corresponde a una etapa cultural de poco desarrollo.

Más allá de este nivel, los grupos son cada vez más complejos, y se presentan las sobreposiciones mutuas y los cismas. Existen grupos étnicos, lingüísticos, religiosos, de clases sociales y económicas, partidos políticos, razas y naciones. De todos ellos, el grupo nacional es el más fuertemente adicto a la idea de territorialidad, a pesar del hecho de que las unidades raciales, étnicas y lingüísticas son, aparentemente, más naturales. El concepto de territorialidad es tan fuerte, que, durante cualquier amenaza de invasión o de cambio de los límites nacionales, todas las otras diferencias, por lo general, se subordinan a él.

Sin embargo, los territorios nacionales han sido establecidos más o menos al azar, por accidentes e incidentes históricos. Exceptuando algunas naciones, producto de accidentes casuales de la historia, normalmente los países no constituyen grupos ecológicos sólidos. Mientras hubo poca aglomeración dentro de una nación, o cuando la gente podía emigrar sin restricciones, los límites nacionales servían satisfactoriamente como símbolo territorial.

En las últimas décadas, con la aparición de la presión de la población y la reducción gradual de posibilidades de emigración, se ha modificado el concepto artificial de los límites nacionales como límites territoriales ecológicos. Mientras que hubo suficiente espacio dentro de un país hubo, en general, poca o ninguna competencia entre grupos minoritarios; pero cuando se presenta la presión de la población, los subgrupos étnicos, raciales, lingüísticos, etc., se aglutinan de tal forma que esa unidad llega aún a tener más peso que la cohesión nacional. Por otro lado, algunos países vecinos, que tienen mucho en común, forman bloques basados en intereses económicos y de protección mutua, que indican la necesidad de reemplazar los límites nacionales por otras bases de agrupación más fuertes, dentro del concepto de territorialidad.

Lo anterior indica claramente que el sistema ecológico humano deberá reajustarse a corto plazo, para evitar el desastre de guerras territoriales basadas en la reacción de agrupaciones diferentes a las definidas por límites nacionales, los cuales han servido satisfactoriamente, durante un corto período histórico, como símbolo de territorialidad.

Estos temas tienen mejor cabida dentro del campo de las ciencias políticas y sociales, pero también deben analizarse desde el punto de vista ecológico. El hombre no ha evolucionado solamente como organismo social. Otras sociedades tales como las sociedades de insectos, han sido capaces de adaptarse al balance ecológico natural, mediante la evolución de una sociedad, en la cual la reproducción de la población está confinada a uno o muy pocos individuos especializados. En estos casos la unidad social y la territorial están conformadas esencialmente por la familia, una unidad muy fácil de controlar. Otra adaptación de los insectos sociales es el sistema de castas fijas, que pueden ser controladas por alimentación diferencial de los individuos jóvenes.

En la sociedad humana todavía no hay posibilidad de establecer una solución tan simple para el desarrollo de unidades territoriales o ecológicas adecuadas, a pesar de que, a causa de la presión de la población en aumento, la evolución política tienda en parte a seguir la ruta de los insectos sociales. La evolución de los gobiernos se inclina a extender cada vez más el control sobre la vida y las actividades del individuo. Es lógico que si continúa el crecimiento actual de la población, los países que deseen sobrevivir como unidades sociales, tendrán que imponer más disciplina y disminuir la libertad de acción del individuo. Este es claramente el camino de los gobiernos socialistas, una ruta ya esencialmente trazada por los insectos sociales que, con sus muy cortas generaciones, alcanzaron una situación similar a la de los humanos hace muchas edades; aun si en las sociedades de insectos, además de la reducción del individuo hasta un valor bajo, rígidamente controlado por el grupo, fue necesario encontrar un sistema de control de la reproducción de la unidad social, con el objeto de mantener un balance dentro de la unidad territorial.

El otro gran experimento social de hoy en día es tratar de aumentar la capacidad intelectual, cultural y productiva de la nación o unidad social, hasta un nivel en donde las diferencias de grupo dentro de la nación se mantengan subordinadas por la tolerancia cultural o sean eliminadas por movimientos entre los extractos del mismo grupo. Éste es el camino del avance de las naciones democráticas. Ambos son ensayos evolutivos de las sociedades humanas, para encontrar una solución a la presión de la población que, a su vez, conduzca al establecimiento de unidades territoriales satisfactorias y al control del número de individuos dentro de la unidad social.

EL FUTURO

En las secciones precedentes de este capítulo, se ha intentado delinear el lento reemplazo del sistema ecológico natural por el sistema ecológico humano. Este último se ve ahora amenazado por el propio éxito a favor de la especie humana, porque el rápido crecimiento de la población pronto hará dudosa la posibilidad de mante-

ner el alto nivel del sistema ecológico humano en las naciones desarrolladas.

aceptando rápidamente, dentro de las próximas décadas, la necesidad de planificar su propia capacidad reproductiva. Sin embargo, el letargo y la oposición de los líderes políticos, religiosos y de otro tipo, conseguirán retardar esa planificación en ciertas regiones, lo suficiente como para no sólo causar mucho sufrimiento humano, sino también para aniquilar bastante la herencia natural rica del planeta.

Si se hubiera iniciado antes la búsqueda del equilibrio entre la población y el ambiente natural del planeta, se habría logrado una vida mejor y mayor libertad individual, como también la posibilidad de subordinar completamente las causas de las actuales diferencias políticas y raciales. Como eso no ocurrió, pronto el hombre afrontará períodos más difíciles y al final, buscará la manera de reducir voluntariamente la población para conseguir una vida más plena para todos los habitantes del planeta.

CAPITULO 9

PLANIFICACION DEL USO DE LA TIERRA

METODOS DEL USO DE LA TIERRA DE POCA SIGNIFICACION EN LA HISTORIA PRIMITIVA DEL HOMBRE

En el sistema ecológico natural, la evolución desarrolló gradualmente desde una o unas pocas formas biológicas, hasta un conjunto muy amplio de especies, razas y formas de plantas y animales. Las plantas y animales que existen ahora, incluyendo al hombre, representan las especies sobrevivientes, cuyas adaptaciones les han permitido acomodarse satisfactoriamente, y mantenerse en determinados nichos dentro de uno o más ecosistemas. En otras palabras, las especies más adaptadas siempre llenaron los nichos y, en el sistema ecológico natural, continuaron ocupando esos nichos hasta que los cambios evolutivos hicieron los nuevos reajustes que se necesitaban dentro de los diferentes ecosistemas.

Varios factores, a saber, el desarrollo cultural del hombre, quien formó un sistema ecológico relativamente separado, la asistencia del hombre mismo a ciertas especies de interés para él y su habilidad para alterar apreciablemente o destruir los ecosistemas naturales, hicieron que comenzara a operar sobre el sistema ecológico natural, una fuerza enteramente nueva y separada de la evolución.

Mientras la población mundial fue pequeña, los efectos de su acción sobre la naturaleza no fueron significativos. La sucesión actuó como un proceso natural que podía reparar cualquier daño, o restablecer cualquier porción averiada de un ecosistema. El desmonte de una área efectuado por el hombre, no era esencialmente diferente o aun era menos severa que el daño causado por factores naturales como el fuego, los huracanes, las erupciones volcánicas o la erosión geológica.

Por miles de años, mientras estuvo formándose culturalmente, el hombre prestó poca atención a sus propias influencias sobre los ecosistemas naturales. Determinados recursos tales como el aire, el agua, el suelo, los peces y los animales de caza siempre estaban a su disposición y parecían inextinguibles. Si alguna vez faltaron en una área determinada, fue necesario solamente trasladar el grupo o algunos individuos a un lugar diferente de la tierra.

Sin embargo, aun en etapas agrícolas relativamente primitivas, cuando se descubrieron localidades que poseían una combinación favorable de factores climáticos, edáficos y otros, comenzó a desarrollarse el concepto de la propiedad de la tierra. Cuando esas tierras valiosas se hicieron más productivas por medio de la irrigación, y cuando una sociedad estable permitió montar y mantener las instalaciones de sistemas de captación y conducción de agua, se desarrolló el concepto de derecho al agua. El hombre, descubrió entonces que su permanencia en dichas áreas dependía del éxito en conservar los suelos y en mantener en operación el sistema de irrigación.

Además, como el hombre manejaba cultivos y animales domésticos, también debió notar desde el principio que las tierras con topografías y clases de suelos diferentes, respondían de un modo diferente de acuerdo al uso que se les diera. Así, el hombre debe haber desarrollado temprano algunos conceptos concernientes a lo que ahora es conocido como la planificación en el uso de la tierra. Sin embargo, este concepto que necesariamente es casi tan antiguo como la agricultura misma, hasta años recientes no había progresado, sino hasta un poco más allá del patrón agrícola lógico y obvio de hacer corresponder el cultivo, o la rotación de los cultivos, a tipos particulares de suelo.

FACTORES QUE AFECTAN EL USO DE LA TIERRA

Cuando los cultivos sean económicamente rentables y los factores ecológicos de clima, suelo y otros, permitan el uso permanente de la tierra en la producción de esos cultivos, se tendrá un buen uso de la tierra. El aspecto del sistema ecológico humano resultante, con campos bien cultivados y productivos, pastizales con o sin áreas boscosas, habitaciones e instalaciones construidas adecuadamente y bien mantenidas, todo ello produce un paisaje pintoresco o satisfactorio desde el punto de vista estético. El uso racional de la tierra es económicamente productivo sólo cuando se planea a largo plazo. Cuando el uso de la tierra es económicamente productivo, no solamente se goza de una mayor satisfacción y orgullo en la posesión de la tierra, sino que simultáneamente se dispone de tiempo y medios para la atención adecuada y el mantenimiento de todos los elementos comprendidos en el paisaje.

Efectivamente, aún cuando el sistema ecológico natural haya sido reemplazado por un sistema ecológico humano, este último estará en balance o equilibrio. Por lo tanto, el buen uso de la tierra es básicamente el resultado que se obtiene al alcanzar el equilibrio ecológico.

Aun cuando el tiempo y la experiencia lograda parecen favorecer el desarrollo de un buen uso de la tierra, hay muchos factores que militan contra este objetivo. También en los mejores ambientes, la presión de la población tiende hacia una parcelización a un grado tal, que no se dispone de espacio suficiente para una rotación adecuada

de los cultivos. La tecnología cambia constantemente, de manera que no sólo es imposible la planificación a largo plazo, sino que el mantenimiento del buen uso de la tierra puede depender básicamente de la flexibilidad en la cultura del hombre, más que del esfuerzo del agricultor y de las características de ambientes específicos.

Sin embargo, por la complejidad del comercio y del transporte, la economía, en la forma de mercados, ejerce probablemente el mayor efecto específico en el uso de la tierra. Naciones que debido a sus ventajas técnicas e industriales, son compradoras en grande, ejercen un efecto profundo en el uso de la tierra más allá de sus propios territorios. Aunque una nación en esas condiciones pueda favorecer a sus propios productores, compra productos del exterior solamente de acuerdo con sus necesidades y su prosperidad. La competencia por mercados entre y dentro de naciones productoras, favorece no sólo a quienes producen más barato o a aquéllos dispuestos a aceptar los precios más bajos, los cuales generalmente corresponden a los productores de bajo nivel de vida, sino que también favorecen a aquellas naciones o individuos dispuestos a sacrificar los principios del buen uso de la tierra en pro del beneficio dudoso de una mayor productividad temporal.

Lo anterior define el uso real de la tierra como el resultado de una combinación de muchas fuerzas, a saber: los diferentes niveles económicos entre las naciones, una fuerte presión de la población, la coincidencia casual de recursos naturales con algunos territorios nacionales, todas ellas complicadas por el corto período de la vida humana, lo cual da origen a una concepción de corto plazo en el uso y la conservación del suelo. Otra fuerza de importancia está representada en las complicaciones internas de la estructura social nacional que afectan la posesión de la tierra, los patrones de producción y muchos otros aspectos de los cultivos.

Así, el uso eficiente a largo plazo de la tierra, absolutamente esencial para el establecimiento y mantenimiento de un sistema ecológico humano permanente y sólido, opera solamente en las naciones altamente avanzadas. En casi todos los países existen sectores locales que gozan de los atributos de un buen uso de la tierra, pero en la mayoría de los casos estos sectores corresponden a un pequeño porcentaje del área total del territorio. Tales áreas con un uso adecuado de la tierra normalmente están ligadas a comunidades estables, en las cuales los agricultores han desarrollado una concordancia cultural en cuanto a la manera de conducir una finca. Así, el resultado obtenido es consecuencia del desarrollo gradual más bien que un resultado del planeamiento en el uso de la tierra.

EFFECTOS DEL EXCESO DE POBLACION

Bajo el sistema ecológico natural, cada ecosistema ha evolucionado hasta alcanzar la más alta producción posible dentro de su ambiente

específico. Aun cuando la producción varía de un ecosistema a otro, por lo menos la producción total de cada uno puede compararse directamente ya que la medida es la misma en todos, a saber: el peso de materia seca por unidad de área y unidad de tiempo. La industria y el comercio, bajo el sistema ecológico humano, han reducido la producción de muy diversos materiales a una unidad común de valor de intercambio. Así, bajo el sistema ecológico humano, el valor monetario de la cosecha es el factor principal que afecta el uso real de la tierra. Una muestra de la influencia de este factor sobre la producción de alimento *per se*, puede observarse en la creciente tendencia de eliminar la agricultura de subsistencia de los ambientes más productivos y relegarla más y más hacia sitios menos deseables.

En países desarrollados, este proceso puede resultar en un buen uso de la tierra, ya que una sociedad opulenta puede absorber al pequeño agricultor y a los agricultores eliminados en la competencia, dentro de los campos de la industria y de los servicios. Al expandirse el mercado de productos agrícolas, se promueve la tecnificación y mayor eficiencia de la agricultura en sitios favorables, en los que, además, se introduce la investigación, financiada por toda la nación.

Por el contrario, en las naciones pobres, los productores de cultivos de subsistencia, desplazados de las buenas tierras, no pueden ser absorbidos por la industria y los servicios tan rápidamente como aumenta el número de los desplazados. Así, cuando la agricultura de subsistencia es empujada hacia los sitios más pobres, se aumenta el número de agricultores de subsistencia, lo cual conduce a niveles de vida más bajos. Este fenómeno da origen a un mal uso de la tierra, y, como consecuencia, al rápido deterioro de los sitios. Al mismo tiempo, los agricultores de subsistencia cultivan suficientes productos con una economía de bajo nivel, lo cual reduce las posibilidades de inversión de capital en los buenos sitios, para abastecer el mercado local.

Así, la agricultura en las mejores localidades, tiende más a cultivar solamente productos de exportación para los países desarrollados. Como este fenómeno ocurre en muchos países subdesarrollados, se presentan automáticamente ciclos de sobreproducción en el mercado internacional; de esta manera aun en las mejores tierras agrícolas de las naciones menos opulentas se desestimula el desarrollo de un nivel superior en el uso de la tierra. Las ganancias suben y bajan alternativamente, y, como es obvio, aumenta y disminuye el mantenimiento y el cuidado que se presta a las áreas cultivadas.

A causa de los lazos estrechos que existen entre el uso de la tierra, la economía y la presión de la población, pueden establecerse las bases para lograr el buen uso de la tierra, cuando se alcance un nivel alto de prosperidad nacional, o cuando se estabilice la población de la nación. En un comienzo, cuando aún se disponía de extensas áreas con recursos no desarrollados, la presión de la población no tenía mayor importancia ya que la población resultante de nuevos aumentos podía trasladarse hacia otras áreas. Hoy, tales condiciones son

casi inexistentes. Cuando varios países poseen áreas extensas de tierra con baja densidad de población, la mayoría de éstas son de tal naturaleza que ofrecen muy poca posibilidad para la colonización eficaz, si no se dispone de conocimientos técnicos refinados.

Hasta que el hombre no aprenda a restringir el crecimiento de la población, el buen uso de la tierra será solamente un concepto teórico. En países desarrollados que todavía tienen un rápido crecimiento de población, el buen uso de la tierra descansa esencialmente en la estabilización, o aun en la reducción de la población rural. La industria o los servicios son capaces de disminuir o eliminar cualquier presión de población sobre la tierra. En los Estados Unidos de América, por ejemplo, se ha continuado durante las últimas décadas con el proceso de reducir efectivamente la extensión de tierras dedicadas a los cultivos, lo mismo que el número de personas empleadas en la agricultura y la ganadería. Esto significa que los suelos en donde el cultivo no conduciría a un buen uso de la tierra, pueden dejarse como áreas de pastoreo o de bosque.

Es muy importante que el hombre comprenda la relación entre el número de personas dedicadas a labores agrícolas y el estado del uso de la tierra. No se deben comparar densidades basadas en población total sino más bien densidades basadas en la población empleada en propósitos agrícolas. Además, estas cifras deben estar en correlación con la topografía, la fertilidad del suelo y el clima, para obtener composiciones relativas adecuadas.

Debe darse al concepto de planeación del uso de la tierra una aplicación inversa a la del presente. Se trata de elaborar planes relativos a un buen uso de la tierra partiendo de la población existente en ella y del crecimiento potencial de la misma, pero en la mayoría de los casos, esto no conducirá al objetivo deseado. Se necesita exactamente el concepto opuesto. Se debe evaluar una área en términos del número de personas que pueden habitarla con un nivel de vida satisfactorio, y un buen uso de la tierra. Este concepto es aplicado por el hombre en el pastoreo eficiente y en el manejo de la vida silvestre. Lo mismo debe ser aplicado a la humanidad. Solamente de esa manera será posible alcanzar dominio real en el buen uso de la tierra y equilibrio adecuado dentro del sistema ecológico humano.

DIVISIONES PRINCIPALES EN EL USO DE LA TIERRA

Existen solamente tres usos principales básicos de la tierra: agricultura, pastoreo y bosques. Otras actividades relacionadas con la tierra, tales como la construcción de fábricas, ciudades y vías de transporte, ocupan la tierra pero no utilizan los recursos del suelo, como lo hacen los tres usos principales mencionados. Estos no siempre pueden delimitarse de un modo preciso, a causa de las combinaciones de la agricultura y la ganadería o del uso parcial del bosque como zonas

de pastoreo. Sin embargo, siempre es posible separar todas las tierras en tres categorías según su uso principal.

La agricultura, debido a su naturaleza generalmente intensiva y a los movimientos que sufre el suelo, es la forma de uso de la tierra más difícil de realizar perpetuamente sin deterioro del sitio. Ya que el uso de la tierra debe ser planeado para períodos muy largos, la definición de tierras agrícolas es crucial en relación al tema global de la planeación en el uso de la tierra, porque si no puede definirse su uso en el campo mismo, tan bien como se define teóricamente en los mapas, hay poca o ninguna posibilidad de planificarlo.

Este es el principal problema en el uso de la tierra en los países subdesarrollados. Muchos de esos países tienen porcentajes muy reducidos de tierras verdaderamente agrícolas, y, como resultado de la presión de la población, la agricultura ha sido extendida a las tierras ganaderas y forestales. El resultado final es un nivel de vida muy bajo de los agricultores y sus familias, que tratan de llevar a cabo una agricultura en tierras no apropiadas para ello. Por otro lado el cultivo de tierras no apropiadas para la agricultura permanente conduce a un deterioro de los sitios y, como consecuencia, se llega, a un nivel de vida aún más bajo o al abandono de las tierras. Esto último induce a los agricultores a moverse con sus familias a sitios todavía menos propicios y aumenta la presión total del hombre sobre la tierra.

Cuando no se limita al uso agrícola de la tierra, las actividades pecuarias y forestales encuentran cada vez menos terrenos y son desplazadas progresivamente a los sitios menos apropiados para tales actividades. Los bosques son los primeros en desaparecer. Sin bosques que provean de combustibles, se quema el abono animal, y se reduce aún más la fertilidad que debe retornarse al suelo. Más tarde, ya cuando no hay pastizales para los animales, se regresa a la agricultura, utilizando la materia seca de las plantas como combustible. Este uso intensivo puede continuarse durante períodos relativamente largos en suelos de muy alta fertilidad, o en terrenos aluviales, pero los terrenos de pendiente pronunciada en los trópicos no soportarán esta presión por mucho tiempo.

En un comienzo no parece ser especialmente importante el desatender las líneas divisorias que separan las tierras agrícolas, ganaderas y forestales, ni preocupa mucho el prevenir los sufrimientos de unas pocas familias. Sin embargo, una vez que las líneas han sido quebrantadas, el proceso de desajuste continúa hasta que toda la nación sufre las consecuencias. Finalmente las tierras ganaderas y forestales no sólo quedan inservibles para el futuro uso agrícola, sino que cuando se las abandona, han sufrido tal deterioro que será imposible adaptarlas aún para el uso que las pudo haber mantenido en producción permanente.

Aun ante la evidencia de los resultados desastrosos en muchos países, los líderes nacionales en las varias disciplinas aparentemente no se dan cuenta que el mal uso de la tierra es generalmente la causa

de la pobreza generalizada. Probablemente todos esos líderes comprenden el hecho de que un pastizal posee cierto límite definido de productividad, y que es imposible el continuar duplicando el número de ganado en el mismo pastizal sin deteriorarlo. Sin embargo, nadie desea aplicar el mismo razonamiento lógico a la ocupación de la tierra por parte de la gente.

Actualmente, aun cuando las tierras auténticamente agrícolas han sido completamente ocupadas y ha ocurrido una invasión considerable a las tierras ganaderas y forestales, los líderes gubernamentales consideran la colonización dirigida en áreas desocupadas, como la mejor solución a la presión de la población. A menudo las áreas seleccionadas para la colonización no son tierras de uso agrícola permanente; así una solución costosa y de corto plazo, puede conducir solamente a problemas socioeconómicos más serios en el futuro.

En donde las tierras de pastoreo y de bosque ya se encuentran ocupadas por otros cultivos agrícolas, la única solución práctica es detener, o aun invertir, el crecimiento de la población, hasta que ésta guarde equilibrio con el uso de la tierra. En la actualidad esta solución no parece viable, pero finalmente deberá solucionarse el problema de cualquier manera. Cuanto más pronto se encare este problema básico y se le busque una solución, tanto menor será el área deteriorada y más fácil será dar a todas las tierras la utilización acorde con su potencialidad de uso permanente.

La tierra agrícola comprende aquellas áreas de terreno que, a causa de topografía favorable, fertilidad de suelo, profundidad, drenaje y régimen de precipitación, pueden ser mantenidas en cultivo permanente, sin deterioro y dando ganancias razonables, bajo los sistemas típicos de cultivo de la localidad. A estas áreas naturales pueden agregarse las tierras de menor fertilidad, drenaje imperfecto y baja precipitación, siempre que pueda invertirse capital en fertilizantes, drenaje artificial, o prácticas de irrigación.

Los límites de la categoría de tierras de agricultura varía de país a país y de una zona de vida a otra, de acuerdo con la habilidad de los agricultores para mantener la productividad del suelo, y con los tipos de cultivos sembrados.

Las tierras ganaderas o de pastoreo comprenden aquellas áreas de terreno con topografía más quebrada que la de las tierras agrícolas, y algunos terrenos de topografía apropiada para uso agrícola, pero carentes de otras características necesarias para los cultivos, las cuales pueden ser mantenidas permanentemente sin deterioro, y pueden proveer un nivel satisfactorio de vida para propietarios y trabajadores. Normalmente, se considera que el rango topográfico de las tierras de pastoreo varía desde la pendiente máxima de las tierras agrícolas, hasta una pendiente del 40%. También pueden considerarse como tierras ganaderas, las zonas planas de pastizales naturales, de clima muy seco para la agricultura, en donde la irrigación no sea factible.

Las tierras forestales incluyen todas las áreas restantes en las que pueden crecer los árboles. Uso forestal no necesariamente implica producción de madera, ya que la protección de cuencas hidrográficas, la regulación de corrientes, el manejo de la vida silvestre y la recreación, se reconocen como formas económicas de utilización de áreas clasificadas en la categoría de tierras forestales.

Después de delimitar estas tres clases de tierras, según las definiciones, quedan además algunas áreas no productivas, tales como los desiertos, planicies saladas, capas de lava recientes y terrenos cubiertos de hielo. Estas áreas todavía no pueden ser utilizadas siguiendo los métodos corrientes de uso de la tierra, y por lo tanto, caen fuera de las tres categorías principales.

USO REAL VERSUS USO POTENCIAL

El uso agrícola inapropiado de las tierras ganaderas y forestales es común en las naciones menos avanzadas. Dejando este punto a un lado, existe todavía una amplia variación en la efectividad del uso y en la productividad dentro de la categoría correcta, o sea de la agricultura en las tierras agrícolas, del pastoreo en las tierras ganaderas y el uso del bosque en las tierras forestales. Las diferencias dependen de muchos factores, tales como habilidad de quienes utilizan la tierra, disponibilidad de capital para el mejoramiento del sitio o para emplear herramientas en la producción, condición del mercado, disponibilidad de los resultados de la investigación, etc.

Cuando todos o la mayoría de los factores son favorables, la producción por unidad de área puede ser muy elevada. Esta puede mantenerse a un nivel alto reduciendo el tiempo y el esfuerzo de los productores, lo cual significa una reducción efectiva del número total de personas necesarias para proveer de alimento a la nación.

Además, es obvio que el uso correcto de la tierra requiere menor número de personas, lo cual, en si mismo, reduce la presión sobre la tierra. El resto de la población queda liberada de producir alimentos y estará disponible para la industrialización y para el sector de los servicios. Es claro que la población total deseable en una nación depende básicamente de su potencialidad para producir alimentos. Esta puede aumentar en la magnitud con que otras fuentes productivas, diferentes del suelo o de los recursos marinos, tales como la minería, manufactura y exportación de servicios, provean un superávit neto de intercambio suficiente para la importación de alimentos.

Aunque las naciones subdesarrolladas, desde ahora, establecieran una clasificación satisfactoria de tierras y estabilizaran su población hasta el nivel en que pudiera obtenerse suficiente alimento con el uso no destructivo de la tierra, aun así sucedería que un gran porcentaje de la población se encontraría todavía en un nivel de vida muy bajo.

Sin embargo, una vez establecida esta base, podrían lograrse avances continuos mediante el mejoramiento del uso de la tierra. De todas maneras, sin una estabilización del número de individuos como base para levantar el nivel de vida, todos los mejoramientos tenderían solamente a aumentar el número de habitantes en un bajo nivel de existencia.

De hecho, toda medida técnica que levante el nivel de productividad de la tierra antes de lograr la estabilización de la población, hará más difícil y de más lenta realización cualquier plan de mejoramiento subsecuente a la regulación de la población. La mayoría de los programas de ayuda de los países avanzados no han podido comprender que su bien intencionada asistencia para levantar la productividad, en realidad ha estorbado más que ayudado, a la solución final del problema de obtener un balance ecológico en los países subdesarrollados. Las ganancias que resultan del aumento de la productividad, deben utilizarse para levantar el nivel de vida más bien que para facilitar el aumento de la población.

En suma, la planificación en el uso de la tierra debe iniciarse con la clasificación y la cartografía de las áreas correspondientes a las tres categorías principales en cada nación. Después debe calcularse el número aproximado de individuos que cada nación puede sostener permanentemente, con base en un sistema real del uso de la tierra. El planeamiento de la población debe tener por objetivo el detener el crecimiento de la misma, si ésta ha sobrepasado el límite calculado. Una vez que la mecánica del control del crecimiento de la población esté operando, la educación general y el nivel de vida de las masas pueden elevarse rápidamente con técnicas mejoradas, con investigación y con inversión de capital.

CAPITULO 10

PRODUCTIVIDAD

El tema de la productividad toma cada vez mayor importancia, cuando se relaciona el área fija de la superficie del planeta con el aumento constante del número de habitantes. Esta actitud se nota en el creciente número de artículos científicos referentes a este tópico, y en el énfasis que se da a la productividad, presentada como uno de los aspectos importantes del Programa Biológico Internacional.

Malthus indicó claramente hace mucho tiempo, que las relaciones entre un crecimiento ilimitado de la población y las posibilidades limitadas de producción de alimentos, conducirían directamente a la escasez alimenticia y, por consiguiente, al hambre. Sin embargo, Malthus subestimó el rápido desarrollo técnico; la mecanización de la agricultura, las técnicas mejoradas de selección genética, la fertilización, el control de las plagas y malezas, los métodos de almacenar alimentos y los sistemas de distribución, han retardado el cumplimiento de tan grave predicción por muchas décadas.

En efecto, hasta hace poco muchos científicos no prestaban atención al crecimiento geométrico de la población humana, y se sentían seguros de que la ciencia podía sostener el aumento continuo de la productividad. Además, el hombre parecía no percatarse del tremendo potencial de recursos alimenticios de los océanos, que cubren dos tercios de la superficie del planeta.

Sólo durante los últimos años, los expertos han analizado más críticamente las relaciones entre las cifras relativas a la población y a la productividad. Los resultados indican un balance cada vez menos favorables; no se ha establecido claramente el camino a seguir para suplir, a corto plazo, las necesidades alimenticias totales de la población mundial. Por lo tanto, el razonamiento de Malthus parece correcto a pesar de que estuviera errado en cuanto al factor tiempo.

DEFINICIONES

La productividad puede estudiarse desde distintos niveles. En primer lugar puede estudiarse desde ambientes específicos, que, tratán-

dose de superficies terrestres, corresponde a una evaluación del clima y de los suelos. Por lo tanto, en sentido estrictamente ecológico, la productividad puede definirse como la producción de materia seca, en kilogramos, por unidad de área, por año. Se utiliza la materia seca, el peso de la materia orgánica sin su contenido normal de agua, para eliminar la excesiva variabilidad de contenido acuoso en las diferentes especies y en los diversos tejidos.

La productividad en materia seca puede ser la mejor medida de la productividad ambiental, pero es muy diferente de la productividad económica la cual se basa en el valor que tiene el producto para el hombre, y también es diferente de la productividad alimenticia, que constituye sólo el valor económico de una porción del producto.

La productividad económica, que es la segunda forma de medir la productividad, puede expresarse en unidades estándar por hectárea por año, o sea, convertir la producción en su valor monetario. En esta operación se presentan dos problemas: primero, los precios del mercado fluctúan año tras año, por lo cual, el potencial real de producción del terreno, puede tener menos importancia que la astucia del productor para seleccionar el cultivo y la época de cosecha más apropiados. En segundo lugar, el valor económico del producto puede estar afectado fuertemente por la localización del cultivo y el transporte de la cosecha hasta el mercado.

Por lo tanto, aunque la productividad económica sea un factor de gran influencia en la producción agrícola, el mercado de libre competencia da lugar a muchas anomalías y situaciones complejas, que afectan el proceso de correlación científica. Como la producción a menudo se orienta hacia mercados monetarios específicos, la correlación establecida puede conducir a conflictos entre quienes desean obtener dinero y quienes desean producir alimentos, involucrando así valores y aspectos sociales. La evaluación de la productividad económica se torna aun más compleja, cuando las relaciones cruzan fronteras tecnológicas y culturales.

La tercera forma de medir la productividad consiste en utilizar la cosecha, en peso o en otra medida, producida por cultivos específicos por hectárea, por año. En este sistema, la cantidad de producto normalmente cosechado en cada cultivo, se convierte en una unidad típica. La medida se facilita porque sólo se mide la porción de la cosecha que es útil para el hombre; por otro lado, existe una gran cantidad de información de ese tipo de producción por unidad de área.

Este procedimiento suministra una de las medidas de producción más adecuadas para efectuar comparaciones entre ambientes específicos; sin embargo, el método no puede utilizarse fuera de las condiciones ambientales propias de cada cultivo.

DISCUSION DE LOS TRES METODOS DE MEDIR PRODUCTIVIDAD

En resumen, los tres métodos principales de medir la productividad son los siguientes: 1) una medida de la materia seca producida, en kilogramos, por hectárea, por año, independientemente de su valor para el hombre; 2) un valor monetario de la cosecha o de los productos obtenidos, por hectárea por año; 3) una medida del peso o volumen de la cosecha o de los productos útiles para el hombre, obtenidos por hectárea, por año.

De las tres posibilidades, la del valor monetario parece ser la menos satisfactoria como medida ecológica. A menudo, ciertos cultivos no se ubican en los ambientes más apropiados, sino en donde la pobreza y el bajo costo del laboreo hacen que el resultado final sea más ventajoso económicamente para el productor. El ecólogo no debería complicar la medida de la productividad con aspectos sociales, sino preferir los métodos de medición basados en las condiciones ambientales, que ayuden a descubrir anomalías y estimulen la corrección de problemas socioeconómicos del uso de la tierra.

El método de medir la productividad basándose en la materia seca, parece a primera vista la evaluación más exacta y científica de la productividad, dado que puede ser la base de comparación entre los diferentes medios ambientales. Sin embargo, el método presenta todavía muchas dificultades, entre ellas la medición real misma. Este sistema se ha aplicado principalmente en las zonas templadas, en donde la vegetación natural no es tan exuberante ni tan compleja como lo es en los trópicos, Odum^{6,7}. La toma de datos, o sea la medición física en sí, parece ser muy pesada en las regiones tropicales.

Cuando se trata de comunidades naturales, el problema comienza al definir el período en el que debe medirse la productividad. Las comunidades naturales maduras, aparentemente, sólo reemplazan árboles muertos o caídos, hojas, ramas y pedazos de corteza desprendidos. El total de la materia reemplazada debe variar considerablemente durante distintos períodos de años.

Probablemente el crecimiento, o sea la producción de materia seca, es bastante más alta durante las etapas sucesionales. La mayor producción anual debe tener lugar en una etapa tardía de sucesión, cuando hay mayor biomasa sobre la cual pueda ocurrir el crecimiento, y antes de que se alcance la etapa de disminución de crecimiento, que ocurre cuando los componentes llenan totalmente el espacio disponible.

Con este método se han obtenido buenos resultados en rodales homogéneos de coníferas en la zona templada, según se deduce de las investigaciones de Ovington^{6,9} en Gran Bretaña; sin embargo, es de esperar que el problema sea más difícil cuando se trate de manipular una comunidad boscosa heterogénea de latifoliadas, con formas varia-

das y con maderas de densidades diferentes. Aunque con el tiempo se desarrollen técnicas apropiadas, siempre se presentará el problema de la influencia del hombre sobre la vegetación; muchas comunidades naturales, que ocupaban climas favorables y suelos fértiles, ya han sido eliminadas o demasiado alteradas, y, como es de suponer, cuando no hay suficientes bosques naturales en los alrededores, la sucesión no puede seguir el mismo modelo de desarrollo que sigue naturalmente en áreas menos perturbadas.

Deberán continuarse las investigaciones básicas para determinar la producción total de materia seca; sin embargo, parece improbable que este enfoque dé resultados satisfactorios a corto plazo, en un número suficiente de asociaciones, que satisfagan las necesidades humanas en cuanto a poseer medidas de productividad, para guiar la producción en los años críticos que se avecinan rápidamente.

El tercer método parece ser el más lógico, es decir, la medida de la producción de unidades cosechadas, por cultivo o producto agrícola, por hectárea, por año; es el método más simple y para su aplicación ya existen muchos datos acumulados. Este tipo de información sobre la productividad es del mayor interés, y podría suministrar los datos básicos para planificar cuidadosamente el uso de la tierra, actividad que será muy necesaria en el futuro.

El problema principal es que los cultivos, o productos agrícolas específicos, están generalmente circunscritos a ámbitos estrechos de condiciones ambientales, en las que el cultivo se desarrolla satisfactoriamente. Por lo tanto, el enfoque de utilizar cifras de producción por cultivos, para evaluar la productividad de las distintas condiciones ambientales, implica la comparación entre productos tan disímiles como naranjas, café, caña de azúcar, trigo y ganado de carne.

Aunque este enfoque parezca a primera vista difícil de aplicar, las sobreposiciones de los ámbitos ambientales permitirían comparar la productividad entre los extremos de ámbitos ambientales amplios, mediante una serie de comparaciones intermedias.

Las comparaciones de la productividad basada en la cosecha no podrán efectuarse, sin que, al mismo tiempo, se localice el área bajo producción objeto de la medición, dentro de un sistema de clasificación ambiental preciso. El sistema de las zonas de vida suministra las bases para la clasificación ambiental completa.

Dada la posibilidad de hacer juego entre la producción por cultivos o productos y las condiciones ambientales, será posible contar con la experiencia de todos los pueblos de la tierra. Una vez que se estudie un cultivo específico dentro de su rango ambiental más favorable, podrán indicarse las selecciones genéticas, las prácticas culturales y otras innovaciones tecnológicas que deban emplearse para elevar la producción. También podrán desarrollarse más eficientemente los estudios económicos pertinentes, teniendo en cuenta las restricciones de orden tecnológico y ambiental.

METODO DE TASAR LA PRODUCTIVIDAD BASADA EN LA COSECHA

El primer paso debe ser la identificación de las zonas de vida que ofrezcan las condiciones climáticas apropiadas, para obtener una producción entre buena y excelente, de un determinado producto agrícola. Se necesitará, entonces, establecer categorías de productividad tales como: baja, mediana, buena, excelente, y óptima, para cada producto. Las zonas de vida que se consideren apropiadas para un producto, caerán, por lo menos, en la categoría clasificada como buena. En general, las producciones "excelente" y "óptimas" podrían obtenerse con la utilización de tecnología avanzada, es decir, por medio de selección genética refinada, aplicación de fertilizantes, y otras técnicas mejoradas.

Una vez que se identifique el ámbito de las zonas de vida deberán establecerse comparaciones entre asociaciones o grupos de asociaciones, para identificar las condiciones ambientales específicas más convenientes, dentro de las zonas de vida, para la producción adecuada del producto agrícola en cuestión. Debe atenderse principalmente a los aspectos relacionados con la topografía, el drenaje, la fertilidad y profundidad de los suelos, y la distribución de la precipitación.

En estas condiciones, será más fácil dividir la zona de vida en grupos de asociaciones naturales ocupadas, en el presente o en el pasado, por comunidades vegetales diferentes. Esto sucede porque algunas diferencias, que son suficientes para producir comunidades vegetales naturales diferentes, pueden manejarse con la ayuda de la tecnología, para obtener finalmente cosechas iguales. Así, ciertas diferencias de fertilidad pueden resolverse con un programa especial de fertilización diferencial, de tal manera que, por ejemplo, una área de suelos aluviales con cuatro o cinco comunidades originales, puede rendir exactamente lo mismo, a un nivel adecuado, en toda el área. Generalmente ocurre que, dentro del ámbito climático natural de la zona de vida, se encuentran varias asociaciones en las que la productividad de un cultivo es satisfactoria; un ejemplo es el arroz en cáscara o "paddy" cultivado en extensas áreas de suelos aluviales en Tailandia.

Además, algunos cultivos se desempeñan muy bien en condiciones ambientales especiales de varias zonas de vida vecinas. Por ejemplo, ciertos cultivos de raíces profundas de la zona de vida Bosque Húmedo Basal Tropical, pueden cultivarse con buenos resultados en aluviones de napa freática alta, dentro del Bosque Seco. También, un cultivo del Bosque Húmedo puede extenderse con resultados satisfactorios al Bosque Muy Húmedo, ya sea en asociaciones monzónicas, en las que hay un largo período de sequía, o en suelos jóvenes derivados de cenizas volcánicas, en las que la estructura porosa y la fertilidad compensan los efectos negativos del exceso de lluvia. Estas condicio-

nes constituyen, de hecho, ámbitos de zonas de vida de condiciones naturales especiales para el cultivo involucrado.

También, con la ayuda de la tecnología, puede hacerse que un cultivo se extienda más allá de su ambiente natural óptimo o del ámbito de zonas de vida en el que normalmente se desarrolla bien. Un ejemplo es la agricultura de irrigación en zonas más áridas que la o las normales para el cultivo involucrado. Como los suelos de los climas áridos generalmente son fértiles y, además, el uso del riego implica una orientación tecnológica avanzada del agricultor, la producción allí puede ser superior a la del ambiente natural. Pareciera que este fenómeno indica una mayor productividad potencial del ámbito de las zonas de vida ampliado con la ayuda de la tecnología; sin embargo, en realidad está indicando que pudiera elevarse mucho más la producción de ese cultivo, dentro de su ámbito natural, si se aplicara la tecnología adecuada.

Después de identificar los ámbitos de zonas de vida para cada cultivo, puede elaborarse un cuadro comparativo completo que incluya categorías de zonas de vida, nivel tecnológico y nivel de productividad.

En el primer criterio de clasificación, categorías de zonas de vida, pueden incluirse:

- 1) Zona de vida natural.
- 2) Zona de vida de condiciones naturales especiales.
- 3) Grupo de zonas de vida ampliado con ayuda tecnológica.

El segundo criterio, nivel tecnológico, podría dividirse como sigue: 1) nivel bajo, es decir cultivo mínimo y sin aplicación de técnicas avanzadas; 2) nivel medio, es decir, con irrigación, con algo de fertilización y rotación de cultivos y otras prácticas básicas de manejo; 3) nivel alto, es decir, con algo de selección genética, alto grado de fertilización, control técnico de plagas, enfermedades y malezas y algún otro avance tecnológico aplicado en el manejo de cultivo y en la cosecha; 4) nivel óptimo, cuando se aplican todos o prácticamente todos los avances tecnológicos resultantes de la investigación calificada.

El tercer criterio de clasificación, nivel de productividad, se mide de acuerdo con las categorías de productividad indicadas al iniciar este aparte, a saber: baja, mediana, buena, excelente, óptima. Las áreas específicas clasificadas de acuerdo con las categorías establecidas bajo el primero y segundo criterio de clasificación, se clasifican, a su vez, de acuerdo con el nivel de productividad.

Al evaluar el nivel tecnológico, debe tenerse cuidado de no confundir los avances tecnológicos reales con algunos elementos técnicos como tractores, arados, cosechadoras, etc., utilizados para neutralizar las desventajas económicas de los altos costos de la mano de obra. A menudo, los elementos que ahorran mano de obra van paralelos o

están directamente correlacionados con la tecnología de producción más avanzada; pero no siempre sucede así. Por ejemplo, la producción de ciertos granos es más elevada en algunos países europeos que en el Medio Oeste de los Estados Unidos; aunque aquí pueden producirse los granos a costos tan bajos como en Europa, utilizando los más avanzados elementos que ahorran mano de obra, lo cierto es que en Europa, aun en suelos generalmente menos fértiles, se ha alcanzado un nivel más alto de producción técnica.

Una vez que se establezca la clasificación de la productividad para cultivos específicos, con base en las condiciones ambientales y en los niveles de tecnología, los economistas y otros especialistas de las ciencias sociales, podrían efectuar más eficientemente las investigaciones sobre los factores que son controlados por el hombre. En esa etapa será posible analizar y comparar costos y también actitudes, y preparar planes y programas relacionados con las necesidades de investigación, extensión, mejora de los sistemas de transporte, etc.

USO DE LA INFORMACION SOBRE PRODUCTIVIDAD

Son numerosas las ventajas que pueden derivarse de clasificar la productividad basada en la cosecha o en cultivos específicos, dentro de la clasificación tecnológica y la ambiental. En un país, la clasificación ambiental podría indicar el tipo de cultivo y el lugar más adecuado para establecerlo. Basados en la clasificación tecnológica, los planificadores no sólo dispondrían de los datos acerca del aumento de productividad esperada cuando se mejore la tecnología, sino que también podrían determinar los sitios donde obtendrían la información tecnológica y el material genético más conveniente para las propias condiciones ambientales. La información obtenida podría servir también para establecer las directrices o criterios más exactos para los programas de crédito y extensión; también indicaría a quienes planifican la investigación, el lugar y la forma de obtener los mejores resultados.

Los mismos datos que combinan los niveles tecnológicos, ambientales y de productividad, constituyen una base firme para planificar, establecer control sobre los productos agrícolas cultivados, y programar la asistencia técnica, todo a un nivel internacional más amplio. Dada la urgente necesidad de elevar la productividad rápidamente, no es suficiente con establecer programas de producción nacional basándose en costumbres de eficiencia comprobada, sino que, además, los programas deben basarse, casi completamente, en lo que pueda producirse más eficientemente de acuerdo con las condiciones ambientales. Deben combinarse los datos, porque si bien las condiciones ambientales son bastante estables, la tecnología ofrece la posibilidad de mejorarlas.

LOS TRES SISTEMAS PRINCIPALES DEL USO DE LA TIERRA

Aunque el sistema de evaluación de la productividad parezca a primera vista más apropiado para cultivos, incluye también la ganadería y los aspectos forestales.

Actualmente, la productividad en general es baja en los países subdesarrollados, no solamente a causa de errores de ubicación desde el punto de vista ambiental, intensidad inapropiada de muchos cultivos y bajos niveles tecnológicos, sino, especialmente, a causa de los desajustes entre los tres usos principales de la tierra.

Todavía se utilizan en pastoreo grandes áreas de aluviones o de topografía casi plana, que serían más productivos para el hombre si se usaran en cultivos. Esto se debe a costumbres erróneas establecidas hace mucho tiempo, que han predominado por características sociales y de ejercicio del poder, propias de esos países.

Todavía es más serio el error que se ha venido cometiendo y continúa expandiéndose con la presión de la población, de usar en pastoreo y cultivos, áreas que podrían ser más productivas para el país si se les diera un uso forestal.

En las áreas así utilizadas, la productividad y el nivel tecnológico son bajos y, por consiguiente, continúa empeorándose el nivel de vida y educacional de los habitantes.

Es realmente inexplicable que se haya subestimado tanto la enorme potencialidad del trópico como gran productor de madera, y constituye una falta grave de la civilización, el que, en los trópicos, las actividades forestales en general hayan recibido tan poca atención.

Esta situación se debe a que las industrias que utilizan la madera, todavía no han aprendido a sacar partido de las grandes posibilidades que ofrecen los bosques heterogéneos de latifoliadas, propios de los trópicos. La producción maderera con rendimiento sostenido continuo todavía se asocia sólo con los bosques de coníferas de las regiones Boreal, Templada Fría y Templada y de las fajas altas de la región Subtropical.

Los bosques de coníferas de las tres primeras regiones latitudinales citadas, son explotados siguiendo pautas técnicas de manejo forestal; la experiencia ha demostrado que la productividad más alta corresponde a la región Templada que es la más caliente de las tres. De ahí que haya surgido recientemente, la aplicación del manejo forestal en el sureste y en la Costa del Pacífico de los Estados Unidos, Chile, Sur Africa, Australia y Nueva Zelanda.

Todo esto parece demostrar que la mayor productividad forestal se obtiene con temperaturas mayores donde hay humedad adecuada. Por lo tanto, la producción forestal debe trasladarse a regiones todavía más calientes, y debería moverse rápidamente para beneficio de los países subdesarrollados, tan pronto como la industria forestal encuentre la manera de manipular eficientemente los bosques heterogéneos tropicales.

COMPARACIONES ENTRE LA PRODUCTIVIDAD BASADA EN LA COSECHA Y EN LA PRODUCTIVIDAD NATURAL BÁSICA

La evaluación de la productividad basada en la cosecha obtenida de los cultivos o productos agrícolas, parece ser el mejor método para derivar criterios científicos del uso de la tierra; sin embargo, ésta no se corresponderá siempre con la evaluación de la productividad natural básica en ambientes diferentes. Esto se debe principalmente a que la mayor parte de los productos agrícolas cultivados por el hombre, coinciden con ámbitos de zonas de vida ubicadas alrededor de las zonas de vida de las provincias de humedad seca y húmeda, por ser estas provincias en las que se ha concentrado el mayor desarrollo agrícola.

Por otro lado, los productos agrícolas han sido siempre, a nivel mundial, relativamente más escasos y más caros que los productos forestales. A medida que se talen más los bosques naturales, para dedicar las tierras a la ganadería y a la agricultura, las diferencias de precios en el mercado tenderán a desaparecer y el uso de la tierra, para la producción maderera, podrá competir con los otros usos.

Los reajustes económicos mencionados finalmente estabilizarán y marcarán con mayor precisión las divisiones en el uso de la tierra; sin embargo, existe el peligro de una pérdida económica muy grande, si se permite que la agricultura y la ganadería no sólo hagan desaparecer los bosques de tierras con alta productividad potencial forestal, sino que, al hacer esto, se degrade el suelo hasta el punto que se necesiten varias generaciones para restaurar la potencialidad productiva inicial.

Por lo tanto, la evaluación de la productividad potencial es también necesaria para guiar la planificación del futuro uso de la tierra. Como se indicó antes, las dificultades para obtener medidas concretas de la producción de materia seca, por unidad de área, por año, retardarán considerablemente la utilización de esos datos. Mientras tanto, es necesario desarrollar algún método de evaluación relativa de la productividad.

Al trabajar con la teoría de la evapotranspiración real y potencial se concluye que, la transpiración real bien puede correlacionarse con la productividad potencial. En el Capítulo 7 se analiza un método teórico para calcular los valores de la transpiración real en estaciones climáticas.

Utilizando este método teórico, el doctor J.A. Tosi calculó algunos valores de evapotranspiración potencial, y los representó por medio de isopletas dibujadas sobre el diagrama de las zonas de vida. Estas líneas no pretenden representar valores específicos de la productividad; sin embargo, si se acepta la posibilidad de que la productividad puede correlacionarse con la evapotranspiración real, las mismas isopletas pueden tomarse como indicación de la potencialidad de productividad relativa, en las asociaciones climáticas de cualquier lugar

de la tierra. En el diagrama de la Figura 7 se presentan las líneas y sus valores teóricos de transpiración real en las asociaciones climáticas.

La comparación relativa de la posición de las isopletras de evapotranspiración real, con los datos resultantes de la medición de la materia seca, reviste especial interés; si, con base en esta comparación pudiera establecerse una correlación factorial simple, automáticamente desaparecería la necesidad de realizar las complicadas mediciones de la producción de materia seca. Desafortunadamente, hasta donde se sabe esas mediciones se han efectuado solamente en unas pocas zonas de vida de la región Templada Fría y, por lo tanto, no es posible, todavía establecer o comprobar la posible correlación con la evapotranspiración.

Al efectuar esas comparaciones, debe tenerse cuidado de hacer la medición de la materia seca en asociaciones climáticas, y en caso de utilizar asociaciones no climáticas, deberá calcularse un factor de corrección para la evapotranspiración potencial. En el Capítulo 7 se presentan algunas fórmulas teóricas para establecer los cálculos en asociaciones no climáticas, pero tales fórmulas no han sido comprobadas suficientemente.

Los datos de productividad basados en la materia seca deberán contar con suficiente información climática, y con datos sobre las comunidades vegetales, en cantidad tal que permitan, por lo menos, derivar el índice de complejidad. Es también aconsejable elaborar diagramas del perfil idealizado, porque éstos ayudarán a clarificar el número de pisos o estratos necesarios para derivar los valores de evapotranspiración real.

Los índices de complejidad resultantes pueden ser mayores o menores que los índices dados para las asociaciones climáticas. Algunas observaciones de campo indican que los efectos más o menos favorables de los factores climáticos y edáficos locales, pudieran estar relacionados directamente con las diferencias entre el índice de complejidad calculado en un sitio específico, y el índice de la asociación climática correspondiente. Por lo tanto, pudiera establecerse una correlación directa entre los valores de productividad y los de las isopletras de evapotranspiración real; podría también relacionarse el valor teórico de productividad de la asociación climática, con las condiciones reales del sitio estudiado; para establecer tal relación se multiplicará el valor teórico mencionado, por el cociente que resulta de dividir el índice de complejidad real por el índice de complejidad de la correspondiente asociación climática.

EQUILIBRIO ENTRE EL CRECIMIENTO DE LA POBLACION Y LA PRODUCTIVIDAD

A pesar de que el aumento de la productividad debe ser un objetivo fundamental de la ciencia en los próximos años, no debe tomarse

como una solución al rápido aumento de la población. Una política de esa clase traerá finalmente mayores inconvenientes, porque, cuando las necesidades del hombre sobrepasen la productividad potencial, existirá una población mucho mayor que la actual. Por otro lado, un cambio brusco hacia el aumento de la productividad, con el peligro de desperdiciar los recursos y conducir el planeta a la ruina, pondrá al hombre en un callejón sin salida, en el cual las alternativas serán el hambre, la guerra o la reducción del nivel de vida de las masas hasta niveles insoportables.

De hecho, la población mundial ya sobrepasó la productividad. Un porcentaje muy alto de la población sufre de malnutrición y pasa hambre diariamente. Pero el hombre necesita algo más que su sustento diario, y el nivel de vida adecuado significa mucho más que tener una dieta balanceada; si quiere darse a sí mismo dignidad, seguridad, educación y en general, una vida más feliz, debe parar, y aun invertir, el crecimiento de la población.

Los gobernantes han actuado muy lentamente en el planteamiento del control de la población a nivel mundial, y en hacer que la información sobre métodos de controlar los nacimientos llegue hasta los más empobrecidos y pacientes sectores de la humanidad. En lugar de actuar decididamente, los gobernantes, con mayor frecuencia, toman el camino más fácil de exigir y estimular una mayor productividad. Este camino no sólo es una medida de efectos temporales, sino que, al mismo tiempo, conducirá a la ruina de gran parte de la herencia y de las bellezas naturales del planeta.

El hombre deberá estudiar el tema de la productividad durante los próximos años y preparar las bases para usar correctamente la tierra, con el fin de obtener la mayor producción agrícola posible desde el punto de vista biológico. Pero no debe utilizar inadecuadamente el conocimiento sobre las técnicas de aumentar la productividad, para permitir el aumento continuo del número de habitantes.

Los aumentos de la productividad deben utilizarse sabiamente para mejorar el nivel de vida. Cuanto más se rehúse esta alternativa y se continúe queriendo colmar el planeta de gentes desnutridas y sin esperanza, menor será la posibilidad de llevar a la humanidad hasta un nivel de vida satisfactorio. Sólo quedan unos pocos años de estabilidad para la población humana, durante los cuales se podrá encontrar la solución correcta sin mayores desastres. Cualquiera que sea la solución, debe incluir una actitud decidida hacia el aumento de la productividad y al uso adecuado de los productos de ese aumento, para mejorar rápidamente el nivel de vida de todos los hombres, una vez que la población se haya estabilizado. Se sabe que es posible elevar la productividad un poco cada año, y que el aumento anual sería suficiente para hacer desaparecer la pobreza en un mundo de población constante o decreciente.

BIBLIOGRAFIA

1. AUBREVILLE, A. Conceptions modernes en bioclimatologie et classification des formations végétales. *Adansonia* 3:297-306. 1965.
2. BEARD, J. S. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25:127-158. 1944.
3. ———. Natural vegetation of Trinidad. Oxford, Clarendon Press, 1946. 152 p. (Oxford Forest Memoir no. 20).
4. BEGUE, L. Chronique phytogéographique. *Bois et Forests des Tropiques* 102:63-70. 1965.
5. BENNET, H. H. y ALLISON, R. V. Soils of Cuba. Washington, D. C., Tropical Plant Research Foundation, 1928. 410 p.
6. BLANEY, H. F. Evaporation study at Silver Lake in the Mojave Desert, California. *Transactions of the American Geophysical Union* 36:209-215. 1947.
7. BRAUN-BLANQUET, J. Sociología vegetal. Trad. al español por L. Digilio y M. M. Grassi. Buenos Aires, Acme Agency, 1950. 444 p.
8. BRITTON, N. L. y WILSON, P. Botany of Puerto Rico. In *Scientific Survey of Puerto Rico*. New York, Academy of Sciences, s.f. v. 5-6, 663 p.
9. BURROUGHS, H. y HUNTER, R. J. The effect of temperature on the germination of cacao seeds. *Proceedings from the American Society for Horticultural Science* 82:222-224. 1956.
10. BURTT-DAVEY, J. Classification of tropical woody vegetation types. Oxford. Imperial Forestry Institute Paper no. 13. 1938. 85 p.
11. CAIN, S. A. et al. Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forest. *American Journal of Botany* 4(10):911-941. 1956.
12. CAMPBELL, D. H. An outline of plant geography. New York, MacMillan, 1926. 392 p.
13. CANDOLLE, A. L. DE. *Geographie botanique raisonnée*. París, 1855. 2 v., pp. 1365.
14. CARR, A. F., Jr. Outline for a classification of animal habitats in Honduras. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 94(10):567-594. 1950.
15. CLEMENTS, F. E. Plant succession; an analysis of the development of vegetation. Washington. Carnegie Institute. Publication no. 242. 1916. 388 p.
16. CONRAD, H. S. The background of plant ecology, the plant life of the Danube basin. Trad. de la ed. alemana por Anton Kermer. Ames, Iowa, Iowa State College Press, 1951. 238 p.
17. COON, K. The origin of races. New York, Alfred A. Knops, 1963. 724 p.

18. COWLES, H. C. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* 27:95-117, 167-202, 281-308, 361-391. 1899.
19. CUATRECASAS, J. Vistazo a la vegetación natural del Bajo Clima. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales* 7(27):306-312. 1947.
20. DANSEREAU, P. A universal system for recording vegetation. *Contributions de l'Institut Botanique de l'Université de Montréal* no. 72. 1958. 52 p.
21. ——— y ARROS, J. Essais d'Application de la dimension structurale en phytosociologie. I. Quelques exemples Européens. *Vegetatio* 9(1-2):48-99. 1959.
22. DARLING, J. F. The unity of ecology. *Advancement of Science* 20(86):297-306. 1963.
23. DAVIS, T. A. W. y RICHARDS, P. W. The vegetation of Moraballi Creek British Guiana; an ecological study of a limited area of tropical rain forest. *Journal of Ecology* 21:350-384. 1933. 22:106-155. 1934.
24. DILS, R. E. A guide to the Coweeta hydrologic laboratory. U. S. Department of Agriculture. Forest Service. Southeastern Forest Experiment Station, 1957. 40 p.
25. DRUDE, O. *Handbuch der Pflanzengeographie*. Stuttgart, J. Engelhorn, 1890. 582 p.
26. ESPINAL, L. S. y MONTENEGRO, E. Formaciones vegetales de Colombia; memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Bogotá, Instituto Geográfico "Agustin Codazzi", 1963. 201 p.
27. ———. Formaciones vegetales del departamento de Antioquia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía (Colombia)* 24(60):1-83. 1964.
28. GAMS, H. *Prinzipienfragen der Vegetationsforschung* Vjschr. Naturf. Ges. Zürich 63:293-493. 1918.
29. GIBBONS, F. R. y DOWNES, R. G. A study of the land in South-Western Victoria. Victoria, Soil Conservation Authority, 1964. 289 p.
30. GLINKA, K. D. The great soil group of the world and their development. Ann Arbor, Mich., Mimeographed and printed by Edwards Brothers, 1927. 150 p.
31. GOLFARI, L. Regiones potencialmente aptas para plantaciones de pinos y otras coníferas en América Latina. *IDIA. Suplemento Forestal (Argentina)*, 16:19-48. 1965.
32. GORTAIRE, L. G. et al. Guía para el uso correcto de las tierras en el Ecuador. Quito, Servicio Forestal del Ecuador, 1966. 44 p.
33. GRISEBACH, A. H. R. *Die Vegetation der Erde nach ihrer Klimatischen Anordnung*. Leipzig, W. Engelmann, 1872. v.2, pp. 603-635.
34. HAECKEL, E. *Über Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie*. *Jenaischer Zeitschrift für Naturwissenschaft* 5:353-370. 1869.
35. HOLDRIDGE, L. R. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105(2727):367-368. 1947.
36. ———. The pine forest and adjacent mountain vegetation of Haiti, considered from the standpoint of new climatic classification of plant formations. Thesis Ph.D. Ann Arbor, Mich., University of Michigan, 1947. 186 p.
37. ———. LAMB, B. F. y MASON, B. Los bosques de Guatemala. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1950. 249 p.

38. ———. Curso de ecología vegetal. San José, Costa Rica, IICA, 1953. 47 p.
39. ———. Ecology of El Salvador. In Loenholtz, F. The agricultural economy of El Salvador, s. 1., U. N. Technical Mission to El Salvador, 1953. Appendix 1. 8 p.
40. ———. La vegetación de Costa Rica. In Atlas Estadístico de Costa Rica. Costa Rica, Dirección General de Estadística y Censos, 1953. pp. 32-33.
41. ———, y BUDOWSKI, G. Report of an ecological survey of the Republic of Panama. *Caribbean Forester (Puerto Rico)* 17(3-4):92-110. 1956.
42. ———. The vegetation of mainland Middle America. In Pacific Science Congress. 8th., Quezon City, Philippines, 1953. Proceedings. Quezon City, National Research Council of Philippines, 1958. v. 4, pp. 148-161.
43. ———. Simple method for determining potential evapotranspiration from temperature data. *Science* 130(3375):572. 1959.
44. ———. The determination of atmospheric water movements. *Ecology* 43:1-9. 1962.
45. ———. Climatic control of terrestrial ecosystems; a report on the Holdridge model. *Economic Geography* 40(2):173-181. 1964.
46. ———. The tropics, a misunderstood ecosystem. *Bulletin. Association for Tropical Biology* 5:21-30. 1965.
47. ———. The life zone system. *Adansonia* 6(2):199-203. 1966.
48. ———, et al. A trial application of the basic life zone system in Southeast Asia. In ———. *Forest environment in tropical life zones; a pilot study.* Oxford, Pergamon Press, 1971. pp. 679-720.
49. ———, et al. *Forest environment in tropical life zones; a pilot study.* Oxford, Pergamon Press, 1971. 747 p.
50. HOUK, I. E. *Irrigation engineering; agricultural and hydrological phases.* New York, Wiley, 1951. v.1, 545 p.
51. HUMBOLDT, A. VON. *Ideen zu einem Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer.* Tübingen. 1807. 182 p.
52. ———. *Tableaux de la nature.* Trad. por M. Ch. Galuski. Morgand, Paris, Librairie des Sciences Naturelles et des Artes Illustrés, 1865.
53. JOFFE, J. S. *Pedology.* New Brunswick, Rutgers University Press, 1949. 575 p.
54. JOHNSON, E. A. y KOVNER, J. L. Effect on streamflow of cutting a forest understory. *Forest Science* 2:82-91. 1956.
55. KERNER MARILAUN, A. VON. *Das Pflanzenleben der Donauländer.* Innsbruck, Wagner'schen Universitäts Buchhandlung, 1863.
56. KOEPPEN, W. P. *Klimalehre.* Berlin & Leipzig, 1899. s.p.
57. KUCHLER, A. W. Vegetation maps as climatic records; II. Biometereology. In *International Biometereology Congress, 3rd, Pau S., France, 1963. Proceedings.* France, International Society of Biometereology, 1963. pp. 953-964.
58. LANGDALE-BROWN, I., OSMASTON, H. A. y WILSON, J. G. The vegetation of Uganda and its bearing on landuse. Uganda, Government, 1964. 159 p.
59. LINDSEY, et al. Vegetation and environment along the Wabash and Tippecanoe Rivers. *Ecological Monographs* 31:105-156. 1961.

60. LULL, H. W. y SOPPER, W. E. How harvesting forest products affects water yields in Appalachia. In Proceedings Society of American Foresters, Detroit, Mich., 1965. Meeting. Washington, D. C., Society of American Foresters, 1966. pp. 108-112.
61. LUNDELL, C. L. The vegetation of Petén. Washington, D. C., Carnegie Institution of Washington, 1937. 244 p.
62. LYON, T. L. y BUCKMAN, H. O. Edafología. Trad. por Víctor S. Nicollier. Buenos Aires, Acme Agency, 1947. 479 p.
63. MERRIAM, C. H. Life zones and crop zones of the United States. U.S. Department of Agriculture. Division of Botany Survey. Bulletin no. 10. 1898. 79 p.
64. MITSCHERLICH, A. Bodenkunde für hand- und Forstwirte. Berlín, 1923.
65. MOHR, E. C. J. The soils of equatorial regions with special reference to the Netherlands East Indies. Transl. from Dutch by Robert L. Pendleton. Ann. Arbor, Mich., J. W. Edwards, 1944. 766 p.
66. NEWMAN, I. V. Locating strata in tropical rain forests. Journal of Ecology 42:218-219. 1954.
67. ODUM, E. P. Fundamentals of ecology. Philadelphia, Saunders, 1955. 384 p.
68. OOSTING, H. J. Ecología vegetal. Trad. de la ed. inglesa por José García Vicente. Madrid, Aguilar, 1951. 436 p.
69. OVINGTON, J. D. Dry matter production by *Pinus sylvestris* L. Annals of Botany 21(82):287-314. 1957.
70. ———. The productivity of some British woodlands. In International Botanical Congress; recent advances in botany, 9th, Montreal, 1959. Lectures & Symposia. Montreal, University of Toronto Press, 1961. pp. 48-51.
71. ———., HEITKAMP, D. y LAWRENCE, D. B. Plant biomass and productivity of prairie, Savanna, Oakwood and maize field ecosystems in Central Minnesota. Ecology 44:52-63. 1963.
72. PELTON, W. L., KING, K. N. y TANNER, C. B. An evaluation of the Thornthwaite and mean temperature methods of determining potential evapotranspiration. Agronomy Journal 52:387-395. 1960.
73. PENMAN, H. L. Evaporation; an introductory survey. Netherlands Journal of Agricultural Science 4:9-29. 1956.
74. PEREZ, C. A. Estudio ecológico para el manejo de las cuencas de los ríos Gaira y Manizales de la Sierra Nevada de Santa Marta. Revista Acodal (Colombia) 15:71. 1962.
75. PICKWELL, G. Weather. New York, McGraw-Hill, 1938. 170 p.
76. QUATERNAN, E. y KEEVER, C. Southern mixed hardwood forest; climax in the Southeastern Coastal Plain. Ecological Monographs 32:167-185. 1962.
77. RAUNKIAER, C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, Clarendon Press, 1934. 632 p.
78. REARK, J. B. The forest ecology of the Reventazón Valley. Thesis Mag-Sc. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1952. 102 p.
79. RICHARDS, P. W. The tropical rain forest. Cambridge, University Press, 1952. 450 p.
80. RICKEN, F. F. y SMITH, G. D. Lower categories of soil classification; family series type unface. Soil Science 67:107-115. 1949.

81. RODRIGUES, W. A. Aspectos fitosociológicos das catingas do Rfo Negro. Boletim do Museu Paraense. Emilio Goeldi. Botánica (Nova Serie) no. 15. 1961. 41 p.
82. RZEDOWSKI, J. Vegetación del Estado de San Luis Potosí. México. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Contribuciones del Instituto de Investigaciones de Zonas Desérticas no. 20. 1966. 291 p.
83. SAPPER, K. W. Climatology of Central America, s.l., U.S. Weather Bureau, 1932. 113 p.
84. SAWYER JUNIOR, J. O. The Holdridge system of bioclimatic formations applied to the Eastern and Central United States. Ph.D. Thesis. Lafayette, Ill., Purdue University, 1963. 127 p.
85. SAXTON, W. T. Phases of vegetation under monsoon conditions. Journal of Ecology 12:1-38. 1924.
86. SCHIMPER, A. F. W. Plant geography upon a physiological basis. Translated by W. R. Fischer. Oxford, Clarendon Press, 1903. 839 p.
87. SCHOUW, J. R. Grundzuge einer allgemeinen Pflanzengeographie. Berlin, 1823. 524 p.
88. SHANTZ, H. L. y MARBUT, C. F. The vegetation and soils of Africa. New York, National Research Council and the American Geographical Society, 1923. 263 p. (American Geographical Society. Research Series no. 13).
89. SLUD, P. The birds of finca "La Selva", Costa Rica; a tropical wet forest locality. Bulletin of the American Museum of Natural History 121(2):148. 1960.
90. SNOWDEN, J. D. The grass communities and mountain vegetation of Uganda. Uganda, Government, 1953. 94 p.
91. STANTON, G. S. Realm of flight. Washington, D.C., U.S. Government Printing Office, 1951. s.p.
92. STEILA, D. An Evaluation of the Thornthwaite and Holdridge Classifications as applied to the Mediterranean borderland. Professional Geographer 18(16):364-368. 1966.
93. STUMPPFF, K. Planet earth. Michigan, Ann Arbor, University of Michigan Press, 1959. 191 p.
94. TAKEUCHI, M. The structure of the amazonian vegetation. Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo (Japan) 7:523-533. 1960. 8:1-35. 279-304. 1962.
95. TANSLEY, A. G. Introduction to plant ecology. London, Allen and Unwin, 1946. 260 p.
96. TASAICO, H. La fisonomía de las hojas de árboles en algunas formaciones tropicales. Thesis Mág. Sc. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1959. 86 p.
97. THOMPSON, P. T. A test of the Holdridge model in midlatitude mountains. Professional Geographer 18(5):286-292. 1966.
98. THORNTHWAITE, C. W. Approach towards a rational classification of climate. Geographical Review 38:55-94. 1948.
99. TOSI, J. A. Jr. Zonas de vida natural en el Perú, memoria explicativa sobre el mapa ecológico del Perú. Lima, Perú, IICA. Boletín Técnico no. 5. 1960. 271 p.
100. _____. Climatic control of terrestrial ecosystems: a report on the Holdridge model. Economic Geography 40(2):173-181. 1964.

101. _____, y VOERTMAN, R. F. Some environmental factors in the economic development of the tropics. *Economic Geography* 40(3):189-205. 1964.
102. TREWARTHA, G. T. An introduction to weather and climate. New York, McGraw-Hill, 1943. 545 p.
103. U. S. DEPARTMENT OF AGRICULTURE. Soils and men; Yearbook, Washington, D.C., Government Printing Office, 1938. 1232 p.
104. VEILLON, J. P. Relación de ciertas características de la masa forestal de unos bosques de las zonas bajas de Venezuela con el factor climático; humedad pluvial. *Acta Científica Venezolana* 14(2):30-41. 1963.
105. WANG, CHI-WU. The forests of China with a survey of grassland and desert vegetation. Harvard University, Maria Moors Cabot Foundation, Publication no. 5. 1961. 313 p.
106. WARMING, E. Oecology of plants. Oxford, Clarendon Press, 1909. 422 p.
107. WEAVER, J. E. y CLEMENTS, F. E. *Ecología vegetal*. Trad. de la ed. inglesa por Angel L. Cabrera. Buenos Aires, Argentina, Acme Agency, 1950. 667 p.
108. WEST, R. C. Mangrove swamps of the Pacific Coast of Colombia. *Annals of the Association of American Geographers*. 46(1):98-121. 1956.
109. WIJK, VAN Jr. y DE VRIES, D. A. DE. Evapotranspiration. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 2:105-119. 1954.

APENDICE A

EQUILIBRIO DE EVAPOTRANSPIRACION EN UNA ASOCIACION DE CHAPARRAL NUBLADO DE LA COSTA DEL PERU

Entre los elevados muros de la pared occidental de los Andes y el Océano Pacífico, en donde la fría corriente oceánica de Humboldt sigue su curso hacia el norte, muy cerca de la costa, las tierras bajas del occidente peruano presentan el aspecto severo o impresionante de un desierto. Las masas de aire que se mueven hacia la costa se enfrían y originan bruma sobre la corriente de Humboldt. Durante los meses cálidos del año, las nubes se disipan al encontrar el aire cálido que se levanta de la superficie caliente de la tierra, pero durante la estación fría forman una cobertura densa sobre el desierto.

En Lima, los aviones tienen que aterrizar a menudo utilizando las señales de radio durante la estación nublada, mientras que la ciudad misma puede pasar varios días seguidos sin que sobre ella se proyecte una sola sombra. Aunque este período del año se conoce como la estación lluviosa, la precipitación es muy poca. En Lima, la precipitación anual promedio, de 18 años, es de sólo 46 mm. Se puede incluso sentir un frío molesto en Lima durante la estación fría. Aunque el área está a sólo unos pocos grados al sur del Ecuador, la corriente adyacente de Humboldt y la cobertura de nubes, hacen descender la temperatura lo suficiente como para hacer que el área caiga dentro de la zona de vida Desierto Basal Subtropical y no en la zona de vida Desierto Basal Tropical.

A excepción de las planicies aluviales y de las partes bajas de los valles, que están ocupadas principalmente por agricultura de irrigación, el Desierto Basal Subtropical del Perú exhibe muy poca vegetación. En las arenas barridas por el viento, se encuentran manojos pequeños y grandes de *Tillandsia*, planta carente de raíces, mientras que en las áreas no cubiertas de arena puede observarse ocasionalmente un cacto erecto, bajo, probablemente del género *Cereus*. El viajero que transita por las carreteras no ve ningún otro tipo de vegetación.

La vegetación natural permanente se observa dondequiera, se levantan a suficiente altura, las colinas de la costa, para interceptar las nubes formadas en la estación fría; allí existen condiciones considera-

APENDICE A

EQUILIBRIO DE EVAPOTRANSPIRACION EN UNA ASOCIACION DE CHAPARRAL NUBLADO DE LA COSTA DEL PERU

Entre los elevados muros de la pared occidental de los Andes y el Océano Pacífico, en donde la fría corriente oceánica de Humboldt sigue su curso hacia el norte, muy cerca de la costa, las tierras bajas del occidente peruano presentan el aspecto severo o impresionante de un desierto. Las masas de aire que se mueven hacia la costa se enfrían y originan bruma sobre la corriente de Humboldt. Durante los meses cálidos del año, las nubes se disipan al encontrar el aire cálido que se levanta de la superficie caliente de la tierra, pero durante la estación fría forman una cobertura densa sobre el desierto.

En Lima, los aviones tienen que aterrizar a menudo utilizando las señales de radio durante la estación nublada, mientras que la ciudad misma puede pasar varios días seguidos sin que sobre ella se proyecte una sola sombra. Aunque este período del año se conoce como la estación lluviosa, la precipitación es muy poca. En Lima, la precipitación anual promedia, de 18 años, es de sólo 46 mm. Se puede incluso sentir un frío molesto en Lima durante la estación fría. Aunque el área está a sólo unos pocos grados al sur del Ecuador, la corriente adyacente de Humboldt y la cobertura de nubes, hacen descender la temperatura lo suficiente como para hacer que el área caiga dentro de la zona de vida Desierto Basal Subtropical y no en la zona de vida Desierto Basal Tropical.

A excepción de las planicies aluviales y de las partes bajas de los valles, que están ocupadas principalmente por agricultura de irrigación, el Desierto Basal Subtropical del Perú exhibe muy poca vegetación. En las arenas barridas por el viento, se encuentran manojos pequeños y grandes de *Tillandsia*, planta carente de raíces, mientras que en las áreas no cubiertas de arena puede observarse ocasionalmente un cacto erecto, bajo, probablemente del género *Cereus*. El viajero que transita por las carreteras no ve ningún otro tipo de vegetación.

La vegetación natural permanente se observa dondequiera, se levantan a suficiente altura, las colinas de la costa, para interceptar las nubes formadas en la estación fría; allí existen condiciones considera-

blemente más húmedas debidas a la mayor precipitación, que aumenta la condensación, y a la menor temperatura debido a la elevación. Tales áreas se denominan localmente "lomas". Ecológicamente, las lomas pertenecen a la faja altitudinal Montano Bajo de la región Subtropical.

Actualmente subsisten sólo algunos individuos diseminados de especies leñosas, de 5 a 9 metros de altura, y la vegetación baja ha sido reducida en buena parte a algunas plantas anuales efímeras, a causa del intenso pastoreo estacional de manadas de cabras. Es necesario utilizar la imaginación para figurarse las bellas áreas de bosque continuo con fuentes de agua y arroyos ocasionales que debieron cubrir las lomas en el pasado remoto.

La localización de un cementerio de la clase superior de los Incas, cerca de las Lomas de Lachay, sugiere una posible evidencia indirecta de la belleza primitiva del área. Estas colinas están situadas cerca de la costa, a dos o tres horas en automóvil, al norte de Lima, por la carretera costera. Los valiosos hallazgos de las tumbas, muy lejos de cualquier sitio arqueológico importante que se conozca, pueden interpretarse como una indicación de que el área poseía algún significado especial para la clase gobernante. Una inferencia lógica aparente es que la vegetación natural en las colinas circundantes, era suficientemente llamativa, en contraste con la mayor parte del área costanera, como para haber merecido esa distinción especial, bien sea a causa del punto de vista religioso o de otro cualquiera.

Las Lomas de Lachay son de interés adicional debido a que el Departamento Forestal del Ministerio de Agricultura del Perú, ha tomado en ese lugar ciertos datos meteorológicos de modo continuo desde 1931. La recolección de esta información y el trabajo experimental de plantación forestal en el área han sido llevados a cabo bajo la supervisión de Hans Rossl, Dasonomo Jefe, quien atentamente suministró los datos utilizados en este trabajo.

Las lecturas de temperatura y precipitación fueron tomadas aproximadamente a una elevación de 500 metros sobre el nivel del mar. La temperatura anual promedio es de $14,9^{\circ}\text{C}$. La precipitación anual promedio de 29 años, desde 1939 a 1959 inclusive, registrada en un pluviómetro colocado en lugar al descubierto, es de 201 mm. La precipitación máxima anual fue de 309 mm en 1941, y la mínima 100 mm en 1959.

Los valores $14,9^{\circ}\text{C}$ y 201 mm ubicados logarítmicamente en el diagrama de las zonas de vida colocan este sitio en la zona de vida Matorral Desértico Montano Bajo. La evapotranspiración potencial de este punto es igual a $14,9^{\circ}\text{C} \times 58,93$, ó sea 878 mm por año. La relación de evapotranspiración potencial, es decir, la evapotranspiración potencial en milímetros dividida por la precipitación media anual en mm, es igual a $878 \div 201$, ó sea 4,37. En el diagrama de los movimientos del agua atmosférica, la relación cae en la provincia de humedad Arida, hacia el lado de la provincia de humedad Semiárida.

Si ésta fuera una asociación climática, se usaría el diagrama de los movimientos de agua atmosférica; en él, la lectura en el punto donde la línea de relación de evapotranspiración potencial, con valor de 4,37, cruza la curva de evapotranspiración real, es de 15,5% de la evapotranspiración potencial. Es decir, la evapotranspiración real sería entonces de $0,155 \times 878$, ó sea, 136 mm por año.

La altura de la vegetación natural dominante adulta en una asociación climática del Matorral Desértico, usando los datos meteorológicos de esta área, sería igual a:

$$\frac{2t^{(bio)} \times \% \text{ de evapotranspiración real}}{4} = \frac{2 \times 14,9 \times 15,5}{4}$$

lo cual es igual a 1,15 m. Si la vegetación fuera arbórea, la altura sería igual a $2t^{(bio)} \times \% \text{ de evapotranspiración real} = 2 \times 14,9 \times 15,5 = 4,6$ m. Este resultado es levemente menor que 5 metros, valor que normalmente se considera la altura mínima en la definición de un árbol. El hecho de haber encontrado que los cálculos teóricos para la vegetación de matorral o para la arbórea, dan resultados inferiores a la altura real de la vegetación remanente, constituye una comprobación matemática de que las Lomas de Lachay no pertenecen a una asociación climática.

La vegetación de la asociación climática natural correspondiente a tales datos meteorológicos debiera ser la del Matorral Desértico. La altura de 4,6 metros es, probablemente, lo que podría esperarse de un chaparral, con los valores dados de temperaturas y precipitación, en un clima Mediterráneo. La precipitación en las Lomas coincide con la estación fría del año, como en el clima Mediterráneo, de manera que el sitio puede considerarse como una asociación atmosférica, debido al régimen anormal de precipitación, en comparación con la asociación climática de la zona de vida a que pertenece el sitio.

Sin embargo, existen además otras complicaciones climáticas debido a la niebla o bruma de las nubes marinas que presionan contra las colinas, condición que es similar a la de los bosques nublados encontrados en muchas áreas tropicales de precipitación mayor. Por lo tanto, aun sin el clima mediterráneo, la vegetación de las lomas podría clasificarse como una asociación atmosférica, debido a la bruma o mayor humedad relativa del aire, en comparación con la de la asociación climática en un clima normal, a la misma temperatura y precipitación. Al considerar ambas anomalías climáticas, quizá la vegetación podría ser denominada más acertadamente como Asociación de Chaparral Nublado de la zona de vida Matorral Desértico.

En el caso particular de las Lomas de Lachay, gracias a la curiosidad y perspicacia del Ingeniero Rossl, se han recolectado datos adicionales de interés considerable. Habiendo observado los árboles remanentes de la vegetación original, él indujo al Ministerio de Agricul-

tura a ensayar la plantación de árboles en el área. Durante varios años se establecieron algunas hectáreas de plantaciones usando diferentes especies, pero principalmente *Eucalyptus* y *Casuarina equisetifolia*. Impresionado por la evidencia de la mayor condensación en los árboles plantados, Rossl estableció un segundo pluviómetro bajo la copa de un eucalipto. Los datos obtenidos en ambos pluviómetros, uno al descubierto y el otro bajo la copa de un árbol, se muestran en la Figura 1. La precipitación registrada bajo la copa del árbol es persistentemente mayor que la registrada al descubierto.

La precipitación anual promedia registrada durante el período de 18 años bajo la copa del árbol es de 491 mm. La precipitación anual promedia al descubierto calculada del período de 29 años, que incluye los 18 de registro bajo la copa del árbol, es de 201 mm. O sea que la precipitación bajo la copa del árbol es 290 mm, o sea, 144% mayor que la precipitación al descubierto. Si se toma para ambos registros el mismo período de 18 años, se tiene que la precipitación anual promedia bajo el árbol es 310 mm, o sea 171% mayor que la precipitación anual promedia al descubierto, que es de 181 mm para el período de los 18 años. El aumento notable puede deberse a la condensación de humedad o deposición de gotitas de nube en la porción aérea del árbol.

La exactitud de los datos de precipitación está sujeta a preguntas. Dado que se colocó solamente un pluviómetro bajo un árbol, no hay seguridad definitiva de que la disposición de las ramas superiores, no concentraran o redujeran el goteo hacia el pluviómetro. Sin embargo, observaciones realizadas bajo diferentes árboles durante junio de 1960, mostraron una notable uniformidad en la cobertura de gramíneas alrededor de los troncos, cobertura que se extendía hasta un borde claramente definido, en que terminada la comunidad de pastos; este límite correspondía muy cercanamente a la proyección de las copas de los árboles sobre el suelo. Así, si bien los datos registrados pueden ser mayores o menores que el promedio real debajo de la copa del árbol, probablemente la diferencia en uno u otro sentido no es de magnitud considerable.

Como se indica en la Figura 1, la variación entre los valores máximos y mínimos de la precipitación anual registrada bajo la copa del eucalipto, es muchas veces mayor que la variación correspondiente en la precipitación registrada al descubierto. Esta diferencia es especialmente interesante, ya que indica una falta de equilibrio entre el árbol de eucalipto y las condiciones del medio ambiente. Aparentemente hay una acción recíproca entre los dos factores, cantidad de condensación de bruma y cantidad de follaje, los cuales se afectan mutuamente.

Después de un período de precipitación superior al promedio, cuando probablemente hay acumulación de humedad en el suelo, se estimula el crecimiento de ramas y hojas nuevas. Un aumento en la superficie del área foliar produciría un aumento proporcional en la

intercepción de humedad. Se llegaría así a un crecimiento vegetativo continuo hasta que el volumen de agua transpirada más el agua evaporada, excedería la humedad disponible para el árbol o la vegetación en general. En efecto, el aspecto general de la plantación, indica la falta de humedad disponible para continuar el crecimiento, lo cual es seguido de una reducción del follaje y la muerte recesiva ("die-back") de las ramas. Aparentemente, este fenómeno sigue por lo general a un descenso de la precipitación anual, el cual, al mismo tiempo, puede coincidir con una menor densidad de la cobertura de nubes. La intercepción de humedad por el follaje a través del tiempo está influenciada principalmente por una reducción en la precipitación cuando el área foliar del follaje total es mayor, o por un aumento en la precipitación después de que el follaje se ha reducido considerablemente.

Los datos y las observaciones pueden inducir a creer que los árboles exóticos, altos y de rápido crecimiento tales como *Casuarina equisetifolia* y las especies de *Eucalyptus* utilizados en Lomas de Lachay, nunca podrían alcanzar un estado de equilibrio con las condiciones climáticas del sitio. Las variaciones normales de precipitación a través de los años, continuarían siendo causa de cambios pronunciados en la condición de los árboles y de la plantación en general, cuyas copas sufren aumentos o reducciones del área foliar, siguiendo las tendencias de la precipitación y la evapotranspiración. La tendencia hacia fluctuaciones menores en humedad interceptada durante los últimos años, que se observa en la Figura 8, no se debe a un acercamiento hacia el estado de equilibrio, sino que más bien refleja fluctuaciones menores en el régimen general de precipitación anual.

La altura de los árboles remanentes diseminados en el área varía de 5 a 9 metros. La copa es de forma algo extendida, lo cual pudo haber resultado, en parte, de su crecimiento al descubierto por muchos años. Sus ramas se encuentran cubiertas densamente de plantas epifíticas. Al parecer, el bosque original contaba sólo con un piso de vegetación arbórea. Se estimó, principalmente con base en el criterio personal, que los grandes árboles remanentes eran individuos característicos del bosque original, y que su altura promedio no era mayor de 9 metros.

Aplicando la fórmula para la determinación de la evapotranspiración real, es decir, el valor de la altura de la vegetación arbórea madura, dividido entre dos veces la biotemperatura en grados centígrados, o sea $\frac{9}{2 \times 14,9}$, se obtiene un valor de 30,2%. Este porcentaje

multiplicado por la evapotranspiración potencial, es decir, $0,302 \times 849$, da una evapotranspiración real de 256 mm por año. La evapotranspiración real, en la región a la izquierda o sea hacia el lado seco de la línea unitaria de relación de evapotranspiración potencial de la Figura 6, debe ser igual a dos tercios de la precipitación; por lo tanto, la precipitación anual promedia del lugar estando cubierto por vege-

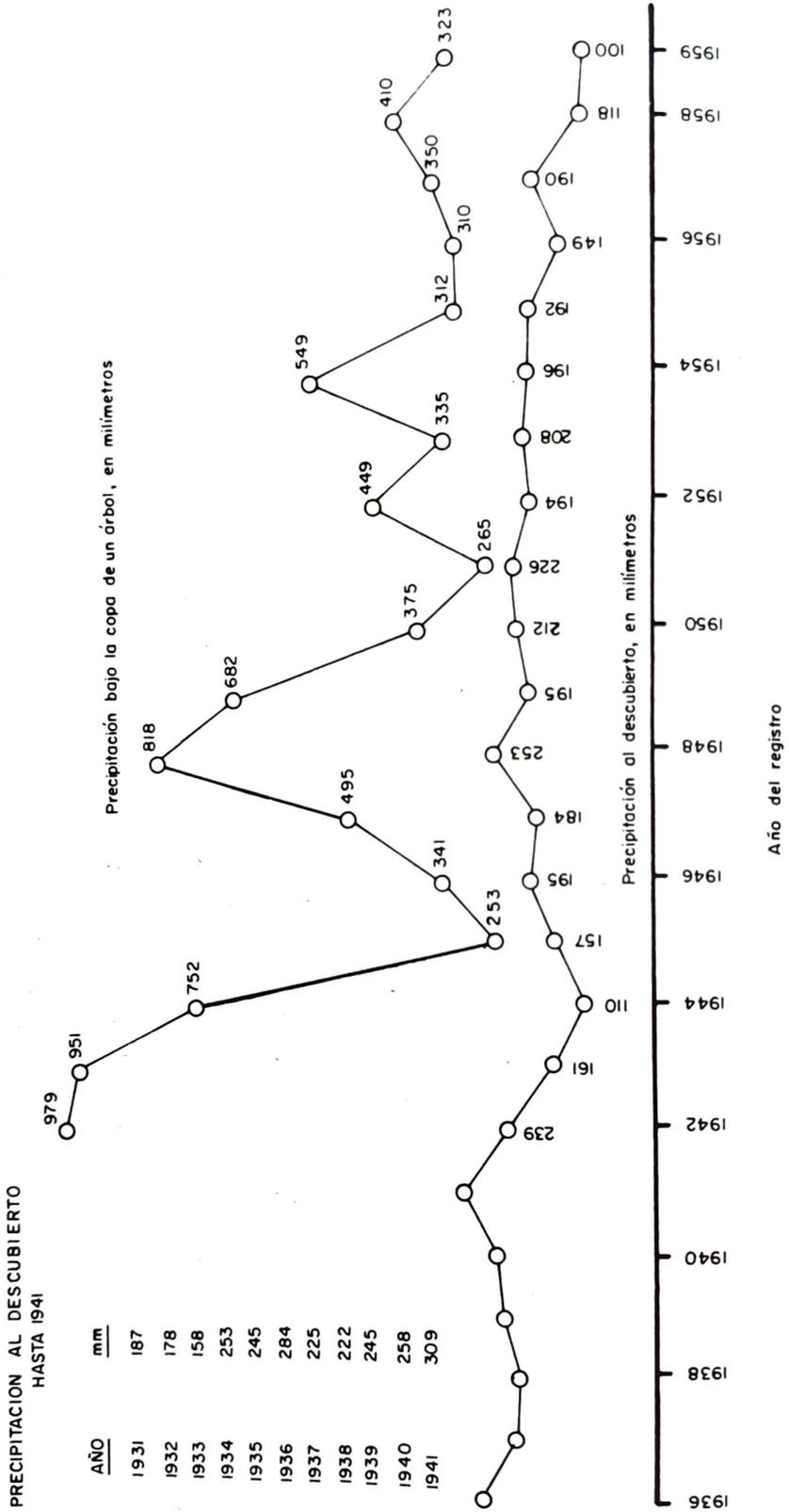


Fig. 1. Precipitación anual en milímetros bajo la copa de un árbol y al descubierto en Lomas de Lachay, Perú.

tación natural madura, se obtiene multiplicando $256 \times 3/2$, ó sea 384 mm.

Comparando el valor calculado de 384 mm para la precipitación con una cobertura de bosque, con el valor 201 mm de la precipitación media anual registrada al descubierto, la diferencia entre estos valores: es decir, $384 - 201$, ó sea, 183 mm, debe representar la cantidad de precipitación recibida en la forma de condensación o depósito de bruma en el follaje. Esta cantidad es 107 mm menor que el valor 290 mm, que es la diferencia entre el promedio de 18 años de precipitación registrada bajo la copa de un árbol, y el promedio de 29 años de precipitación registrada al descubierto. La diferencia considerable podría ser debida al comportamiento excepcional de un árbol joven de eucalipto de rápido crecimiento.

El bosque natural que evolucionó en Lomas de Lachay debe haber alcanzado un estado de equilibrio con las condiciones climáticas existentes. Posiblemente la vegetación natural se encontraba mejor adaptada que el eucalipto o la casuarina debido a la caducifolia; sin embargo, es probable que se presentaran los mismos fenómenos de sobrecrecimiento y desequilibrio, en cuanto que el crecimiento de nuevas ramas y el almacenamiento de alimento, en un año de mayor humedad que lo normal, darían como resultado un follaje más denso en el año siguiente.

Aparentemente, la flora epifítica evolucionó en esta asociación para llenar un nicho definido, y este fenómeno ayudó a implantar el equilibrio en el bosque. Un aumento en condensación o precipitación estimularía nuevo crecimiento de las epífitas, las cuales capturarían un mayor porcentaje de las gotas que, de otro modo, caerían al suelo y subsecuentemente producirían un crecimiento excesivo del ramaje arbóreo. De la misma manera, durante los períodos más secos, la reducción en la superficie de absorción de las epífitas, permitirían que un mayor porcentaje de la precipitación pudiera llegar hasta el suelo.

Ya que las epífitas son plantas relativamente pequeñas, deben de responder más prontamente a los efectos de la variación estacional del clima que la vegetación arbórea. Se presenta la hipótesis de que la flora epifítica de esta asociación opera como el regulador de un motor, reduciendo indirectamente el crecimiento del follaje arbóreo, en relación con la precipitación, cuando ésta es abundante, y aumentando indirectamente el crecimiento de follaje arbóreo, en relación con la precipitación, cuando ésta es inferior a lo normal.

Una influencia similar tendiente a inducir el equilibrio en el crecimiento arbóreo, puede ser ejercida también por los pastos de raíces superficiales y de corto período de crecimiento, así como por otras plantas herbáceas en el suelo. Sin embargo, no se puede estar seguro, basado en observaciones de árboles individuales creciendo al descubierto, que también se hubiera desarrollado una flora similar bajo un dosel cerrado.

La hipótesis anterior se basa en unas pocas horas de observación de una comunidad natural, grandemente alterada, y en la utilización de unos datos meteorológicos simples. Sin embargo, la interpretación parece encajar bien, si se acepta que la evolución ha afectado no sólo las especies individuales sino también en un sentido más amplio, las comunidades vegetales, dirigiéndolas hacia un estado de equilibrio con el clima y otras condiciones locales. Lo anterior se habría logrado mediante la evolución de las especies para ocupar los nichos esenciales, para la obtención de un equilibrio entre la comunidad y el ambiente.

Si las epífitas ocupan un nicho equilibrante en la asociación de Chaparral Nublado en las Lomas de Perú, entonces existe la posibilidad de que las abundantes epífitas de otras asociaciones atmosféricas similares tales como el bosque nublado, estén también ocupando un nicho que ayuda a dar estabilidad o equilibrio a las comunidades vegetales.

APENDICE B

ALGUNOS ASPECTOS DE LA VEGETACION NATURAL Y DE LA UTILIZACION REAL DE LA TIERRA EN ALGUNAS ZONAS DE VIDA DE LAS REGIONES TROPICAL Y SUBTROPICAL AMERICANAS: ESTUDIO FOTOGRAFICO COMPARATIVO

por

Joseph A. Tosi, Jr.

BOSQUE PLUVIAL TROPICAL



Fig. 1. Asociación climática explotada para pulpa de madera, en el área del Río Calima, Chocó, Colombia. El promedio anual de lluvia aquí es de 8 y 9 metros.



Fig. 2. Los árboles dominantes del dosel superior del bosque primario de la asociación climática, se distinguen por las formas características de las copas y la pesada carga de epífitas. Los pastizales (*Panicum barbinode* Trin.) recién establecidos se ven afectados por invasiones, incontrolables desde el punto de vista económico, de palmas, ciperáceas y *Vismia* sp. Departamento de Nariño, Colombia.

BOSQUE PLUVIAL TROPICAL

Fig. 3. Aspecto de la vegetación del sotobosque, en la que predominan las palmas, en la asociación climática. Extracción de madera usando técnicas primitivas de aserrío. Tierras bajas del Pacífico, en Colombia.

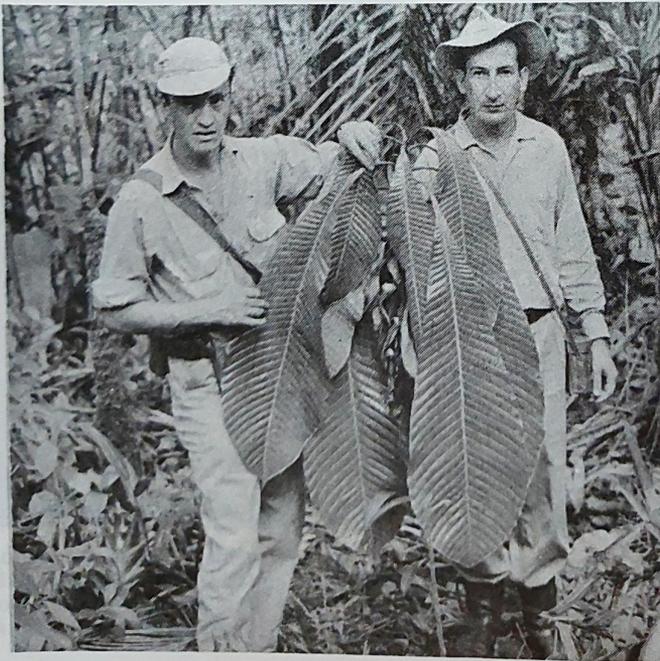


Fig. 4. Ecólogos colombianos portan hojas jóvenes de *Cespedezia macrophylla* Seem., un árbol del dosel superior común en la asociación climática. Departamento del Chocó, Colombia.

BOSQUE MUY HUMEDO TROPICAL

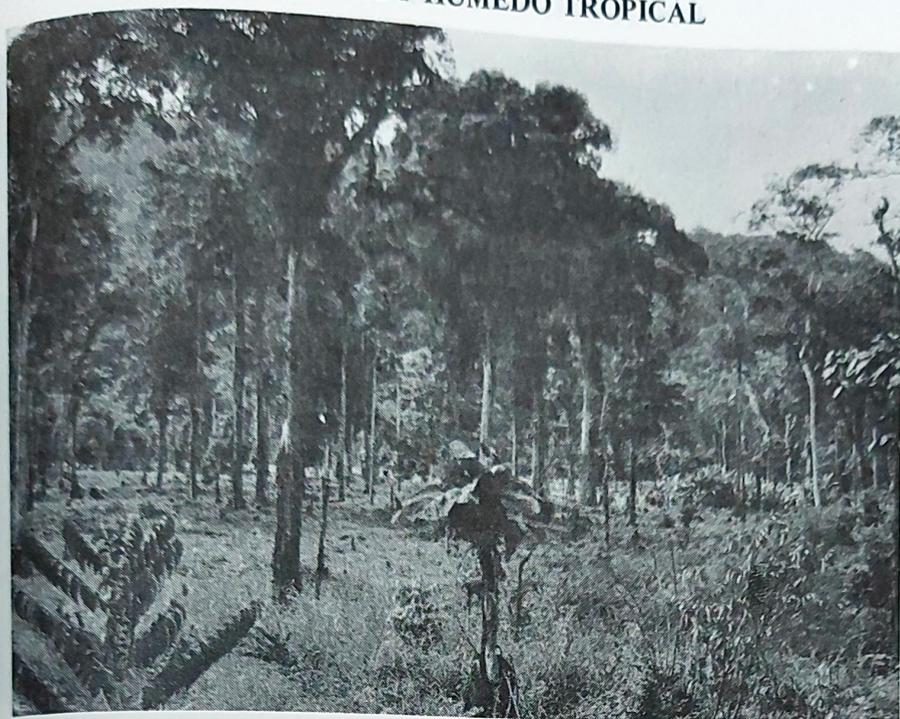


Fig. 5. Pastizales recientemente establecidos de pasto pará (*Panicum barbinode* Trin.), en bancos aluviales bien drenados. Asociación edáfica-fétil. Río Ansupi, pie de monte oriental andino, Ecuador. Los árboles dominantes son, principalmente, *Terminalia oborata* ([R. y P.] Steud).



Fig. 6. Bosque primario en la asociación edáfica-fétil sobre el terraplén aluvial bien drenado de un río pequeño en las tierras bajas del Atlántico, en Costa Rica. El árbol grande del primer plano es *Lecythis costaricensis* Pitt.

BOSQUE MUY HUMEDO TROPICAL



Fig. 7. Pastizales de pasto para con árboles dominantes, diseminados, residuos de un bosque virgen en llanuras aluviales volcánicas muy fértiles, cerca del Volcán Arenal, Cantón San Carlos, Provincia de Alajuela, Costa Rica.



Fig. 8. *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., de 52 metros de altura; es un árbol emergente, residuo del bosque originario de las llanuras aluviales volcánicas, en La Fortuna, Cantón San Carlos, Provincia de Alajuela, Costa Rica (Comparese con la Fig. 24).

BOSQUE HUMEDO TROPICAL



Fig. 9. Árboles residuales del bosque primario, en una terraza aluvial bien drenada. Asociación edáfica-férril. Limón Cocha, Río Napo, oriente del Ecuador.



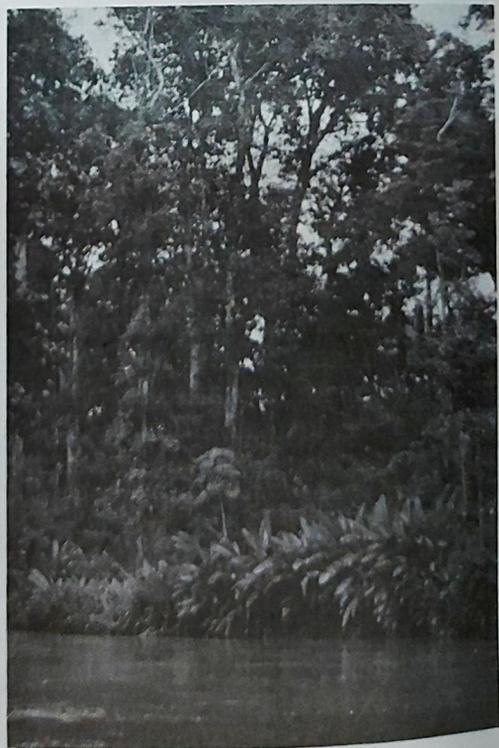
Fig. 10. Predio indígena aislado en un bosque virgen; cultivos de subsistencia de yuca y plátano sobre una pequeña terraza fluvial. Cuenca del Río Putumayo, en el Amazonas ecuatoriano.

BOSQUE HUMEDO TROPICAL



Fig. 11. Bosque climático originario en las llanuras altas bien drenadas del Distrito Río Curacay, en el oriente del Ecuador.

Fig. 12. Rodales casi puros de cativo (*Prioria copaifera* Gris.) son elementos de una asociación edáfica muy húmeda, que se encuentran en las llanuras costaneras bajas, aluviales, inundadas estacionalmente, en el noroccidente de Colombia, en Panamá y en Costa Rica. La escena corresponde a los márgenes del Río León, en Colombia.



BOSQUE HUMEDO TROPICAL



Fig. 13. Restos del bosque primario en una asociación atmosférica-seca (lluvias de tipo monzónico), después de la invasión de colonos sin títulos de propiedad del terreno: Finca Las Lilas, en el noroeste de Costa Rica.



Fig. 14. Pastizales recientemente establecidos de pasto pará (*Panicum barbinode* Trin.) en una terraza aluvial, inundada periódicamente; al fondo está el bosque primario de esta asociación edáfica-fétil y muy húmeda. Río Lebrija, Santander, Colombia.

BOSQUE SECO TROPICAL



Fig. 15. Bosque virgen en la asociación climática, en pleno período seco; en primer plano está un claro agrícola abandonado. Cerca de Aguachica, Valle del Magdalena, Colombia.

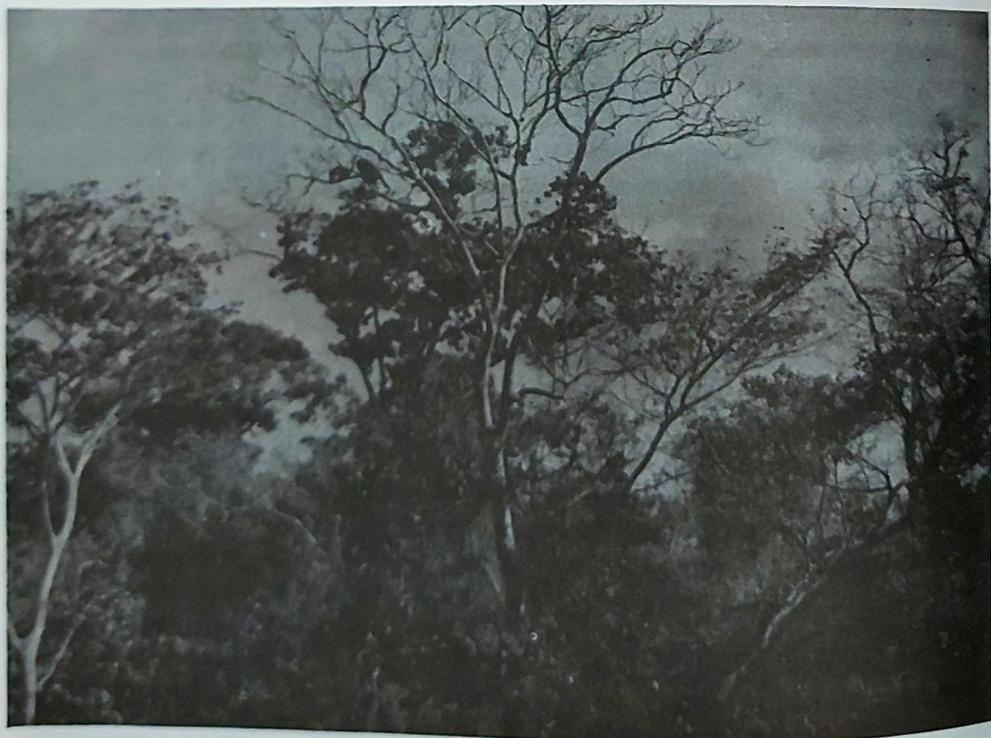


Fig. 16. Aspecto típico del dosel superior en el período seco. Los monos araguatos o congos (*Alouatta villosa*), visibles en la copa del centro, son comunes en esta zona de vida. Colinas de pie de monte de la Sierra Nevada de Santa Marta, en Colombia.

BOSQUE SECO TROPICAL



Fig. 17. Pastoreo extensivo; sede de una hacienda ganadera en los Llanos Orientales de Colombia. Las angostas fajas de bosque de galería demarcan las áreas locales de la asociación edáfica muy húmeda, en los aluviones ribereños y depresiones con drenaje lento, a los que no llegan los incendios anuales provocados por el hombre. La sabana de pasto natural con árboles pequeños, diseminados, resistentes al fuego, de *Curatella*, *Byrsonyma* y *Bowdichia* ocupa la asociación edáfica infértil de llanuras interfluviales, con suelos residuales, oxisólicos.



Fig. 18. Al fondo un bosque de galería residual, sobre suelos aluviales, fértiles; en primer plano un campo de ajonjolí en descanso. Llanos venezolanos.

BOSQUE SECO TROPICAL



Fig. 19. Sabana de pastos naturales con chaparros (*Curatella americana* L.) en oxisoles estériles, que sufren quemas periódicas y pastoreo extensivo de muy baja productividad, Sector Norte del Valle del Magdalena, en Colombia.



Fig. 20. Tierras de aluviones ribereños en pastoreo intensivo, cerca de Machiques, Estado Zulia, Venezuela. Pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq.) sembrado y samanes (*Pithecolobium saman* Benth.) de sombra protectora.

BOSQUE HUMEDO PREMONTANO TROPICAL



Fig. 21. Transición cálida entre el bosque seco y el bosque húmedo tropical. La pesca, la caza y la agricultura migratoria, tipifican la economía de subsistencia simple, de una escasa población que ocupa los diques naturales, bien drenados y fértiles del Río Ucayali, uno de los grandes tributarios del Amazonas, en el Oriente peruano.

BOSQUE MUY SECO TROPICAL



Fig. 22. Perfil de una comunidad virgen típica de la asociación climática, durante el período seco. En primer plano está un sector recientemente deforestado para sembrar pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq.). Cerca de Carraipia, Guajira, Colombia.

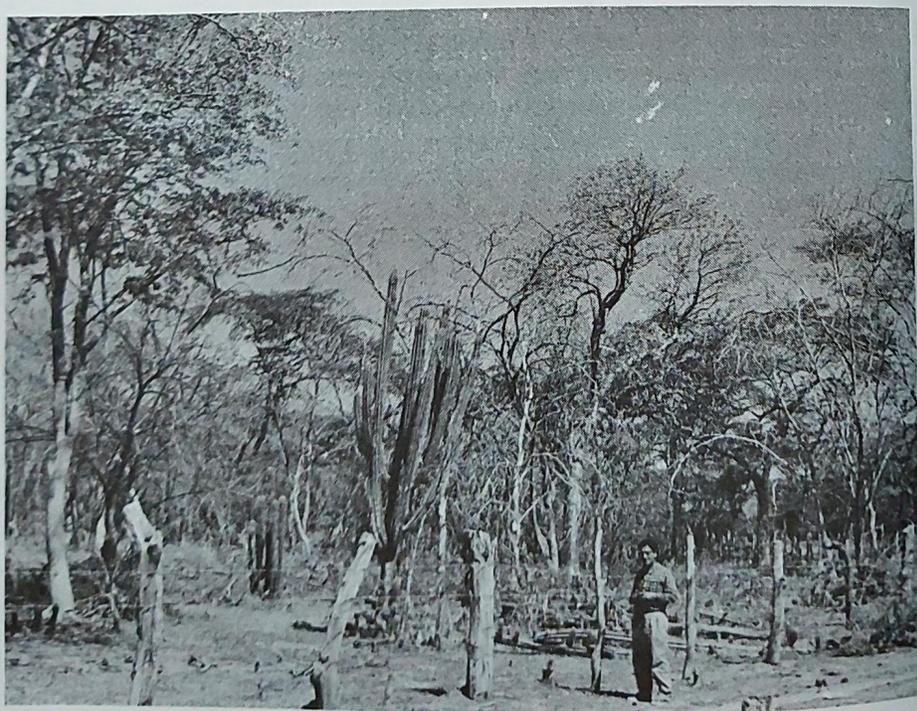


Fig. 23. Vegetación primaria degradada, en tierras bajo pastoreo extensivo en suelos aluviales, fértiles. Durante la estación seca, en la región norte de Colombia.

BOSQUE MUY SECO TROPICAL



Fig. 24. *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn, árbol emergente, residuo del bosque originario; al fondo tierras agrícolas en barbecho; principios del período lluvioso, cerca de Chongon, Ecuador. Este árbol maduro tiene aproximadamente 14 metros de altura (compárese con la Fig. 8).



Fig. 25. Transición a bosque seco subtropical: vegetación arbórea secundaria, en suelos pobres, degradados por el sobrepastoreo de las cabras. Cerca de Riohacha, Guajira, Colombia.

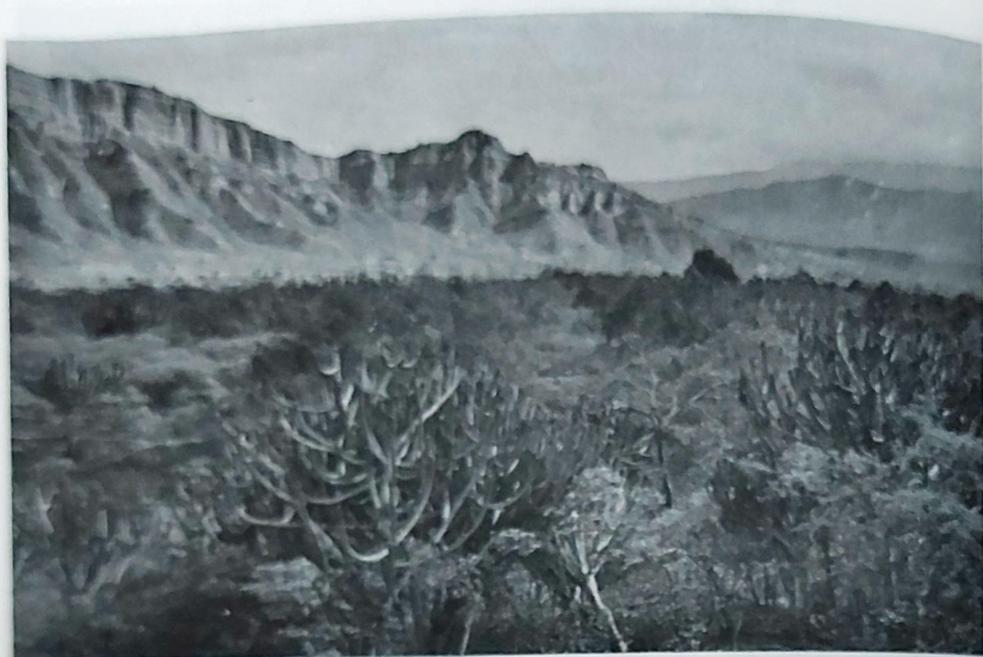
MONTE ESPINOSO TROPICAL

Fig. 26. Vegetación primaria en la asociación climática, degradada durante siglos de ramoneo por el ganado vacuno y las cabras. Cerca de Bagua, Cuenca interandina del Río Marañón, región norte del Perú.



Fig. 27. Perfil de la vegetación de una asociación edáfica húmeda, fértil, en suelos de terraza, bien drenados; la cobertura superficial del suelo y el sotobosque están compuestos de cactus y de matas espinosas, resistentes al ramoneo de las cabras. Río Tocuyo, Estado Lara, Venezuela.

MONTE ESPINOSO TROPICAL

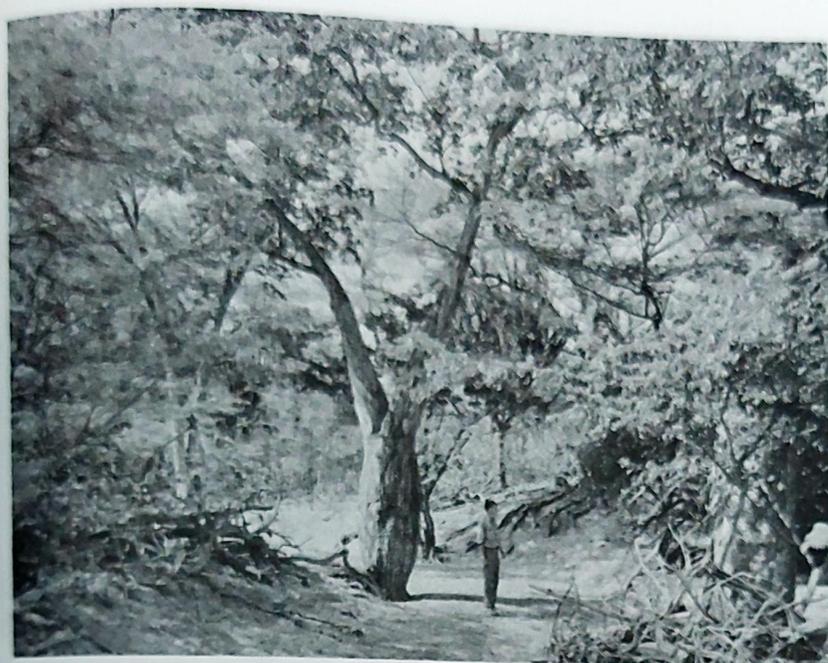


Fig. 28. Asociación edáfica húmeda bordeando el cauce de un arroyo pequeño e intermitente. El árbol grande, de 12 metros de altura es *Bombax barrigon* (Seem.) Dcne., un componente común de la asociación climática de la zona de vida bosque muy seco tropical.



Fig. 29. Transición al monte espinoso subtropical: degradación severa de la vegetación original causada por el sobrepastoreo de cabras, seguida de erosión de la superficie del suelo por el viento. Nótese la "línea de ramoneo". Sector Central de la península de la Guajira, Colombia.

MONTE ESPINOSO TROPICAL

Fig. 30. Sin irrigación, la utilización económica de este ambiente se reduce al pastoreo extensivo de cabras y a la producción de leña y carbón. Area sobrepoblada y ya degradada, cerca de Tumbes, en el noroccidente del Perú.

MATORRAL DESERTICO TROPICAL

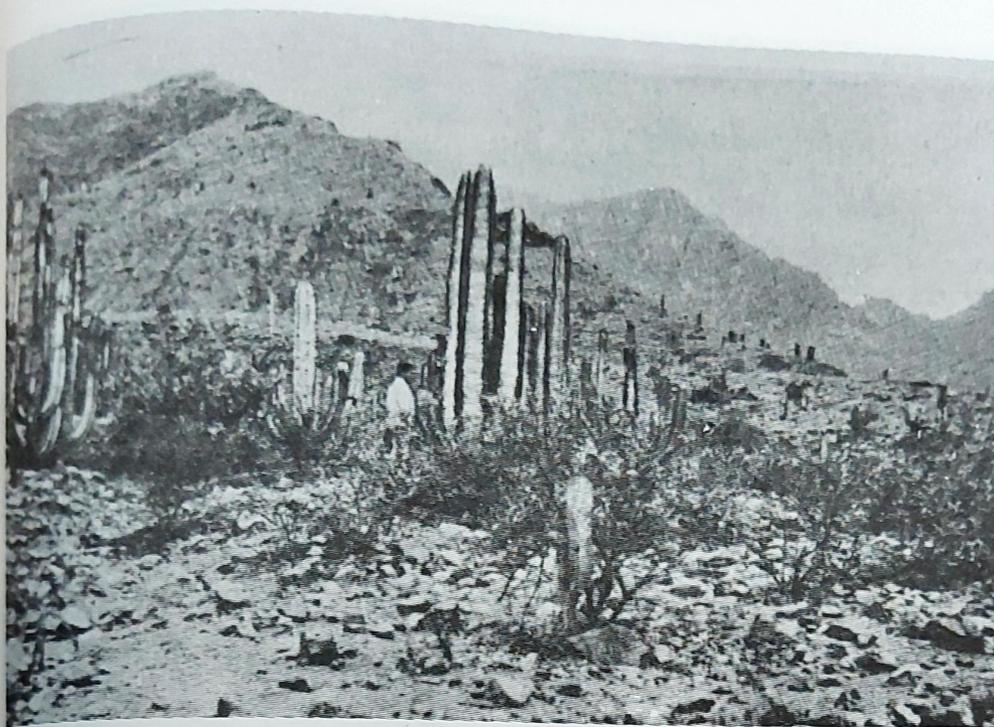


Fig. 31. Cactus columnares *Cereus macrostibas* ([K. Schum] Berg), esparcidos, matas pequeñas y gramíneas y hierbas anuales, de raíces superficiales, forman una asociación edáfica húmeda y fértil, en un cañón pedregoso aluvial, aproximadamente a 300 metros de elevación, cerca de Chilete, Perú.



Fig. 32. Asociación edáfica seca sobre suelos arenosos porosos y profundos, al noreste de Olmos, en el noroccidente del Perú. Los pequeños árboles de *Prosopis juliflora* DC y *Capparis* spp. y las macollas de pastos perennes tienen raíces profundas para lograr obtener agua profundamente almacenada en el subsuelo.

DESIERTO TROPICAL



Fig. 33. Asociación edáfica húmeda. Especies de *Acacia*, *Prosopis* y *Capparis* tolerantes a la sequía, sobreviven gracias al sistema de raíces extraordinariamente profundas, que llegan hasta los acuíferos de las llamadas vegas, que son arroyos inundados periódicamente, en el desierto Sechura, del noroccidente peruano. Entre uno y otro de los fuertes aguaceros de esta zona de vida pueden transcurrir varios años.

DESIERTO SUBTROPICAL



Fig. 34. Asociación atmosférica fría. Inmensas dunas de arena, varios kilómetros adentro de la costa. Cerca de Trujillo, en las llanuras costeras del Perú.



Fig. 35. Las rocas desnudas caracterizan las áreas expuestas constantemente a la erosión causada por ráfagas de viento con arena. A poca distancia de la costa, entre Atico y Camaná, Perú.

DESIERTO SUBTROPICAL

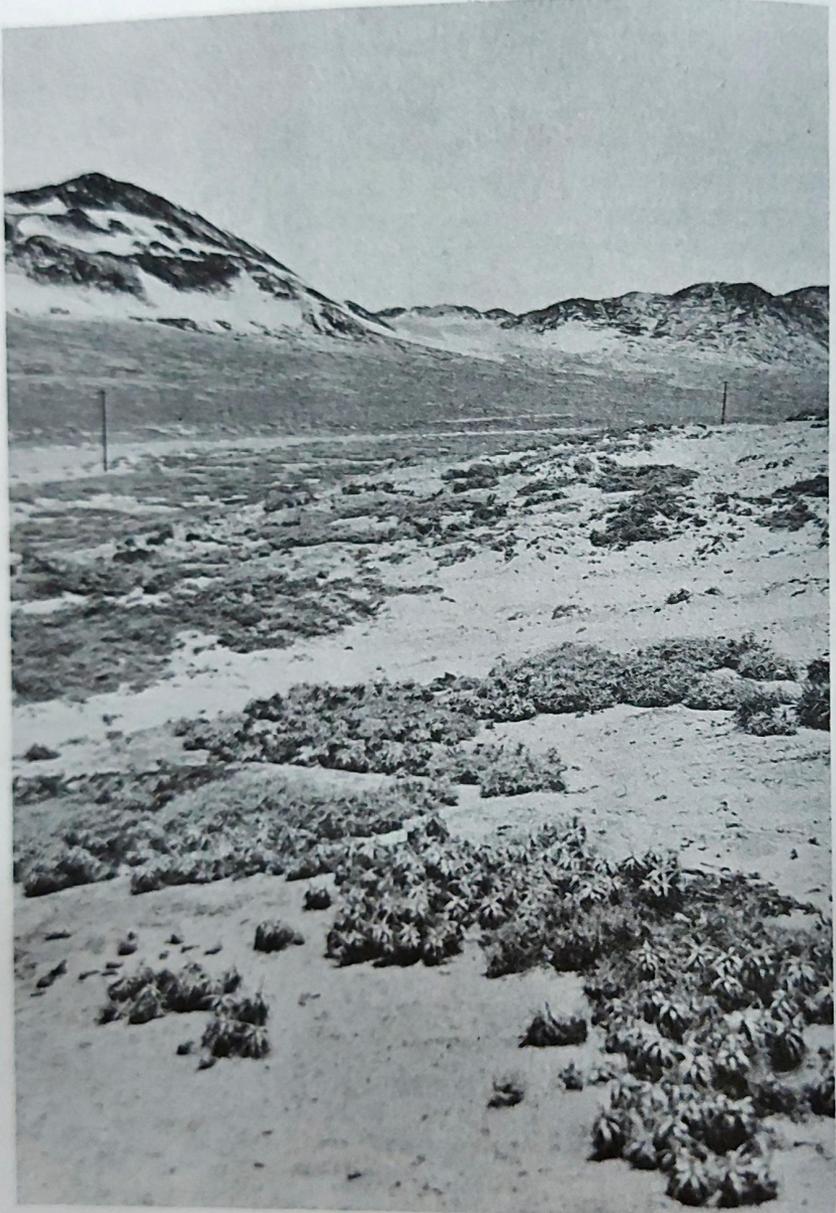


Fig. 36. "Bosque nublado" o asociación atmosférica fría y húmeda; ocurre niebla y bruma densa durante casi todo el año. A pocos metros sobre el nivel del mar, cerca de Huarmey, en la costa central peruana. La vegetación consiste de dos especies de Bromeliaceae (*Tillandsia* spp.). Estas plantas perennes, que no tienen verdaderas raíces, están ancladas a la arena por medio de sus tallos, y crecen a expensas de la niebla que condensa sobre sus hojas; corresponden a las "epífitas" del suelo.

DESIERTO SUBTROPICAL

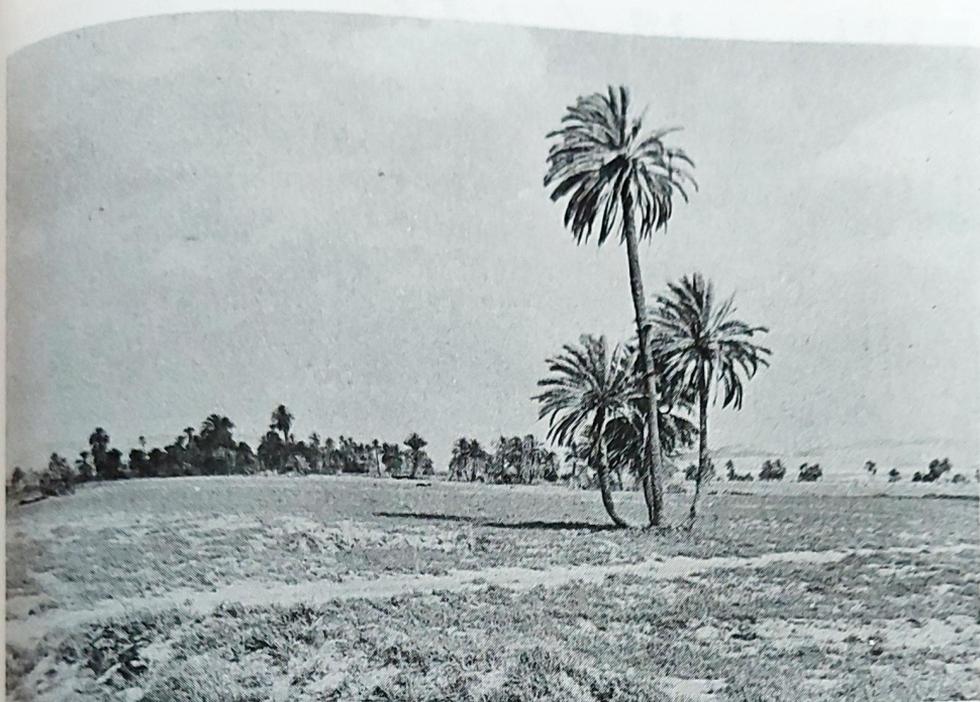


Fig. 37. Asociación edáfica muy húmeda de *Distichlis* sp., establecida con la palma *Phoenix dactylifera* L., en una depresión arenosa de la costa sur del Perú, en donde los acuíferos de agua dulce emergen cerca de la superficie del suelo.



Fig. 38. Los líquenes, hierbas efímeras y especies bulbosas de *Stenomesson* e *Hymenocallis* predominan en las "Lomas" secas, a 150 metros de elevación. Aquí, la bruma y la niebla de "invierno" producen la asociación atmosférica muy húmeda de la costa peruana, al norte de Chancay.

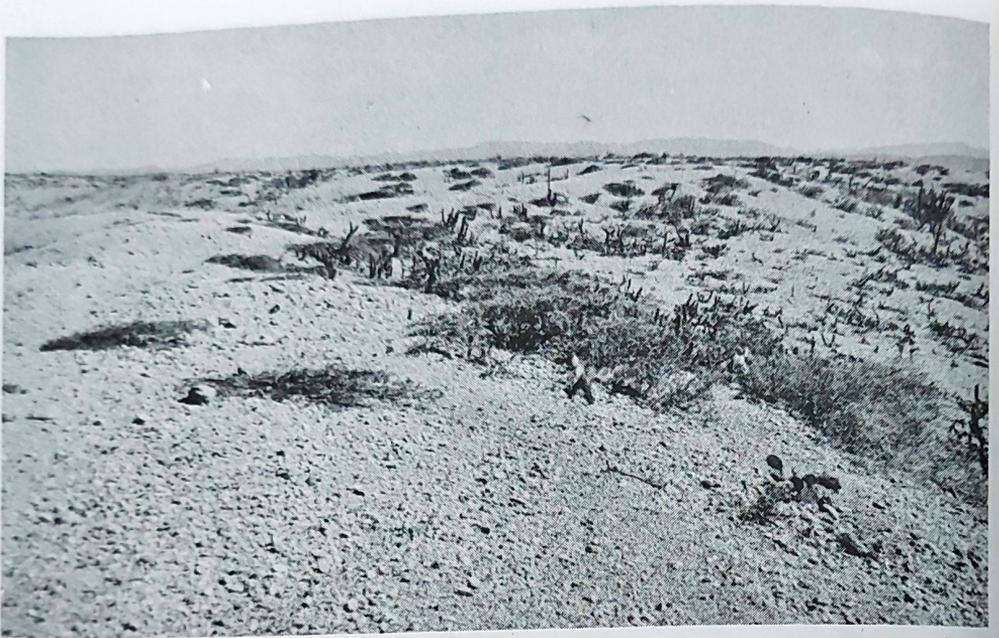
MATORRAL DESERTICO SUBTROPICAL

Fig. 39. Las hierbas efímeras, los pastos anuales, las matas bajas y espinosas, y los cactus diseminados, tipifican una asociación edáfico atmosférica en las colinas nororientales azotadas por el viento, en la Península de la Guajira, Colombia.

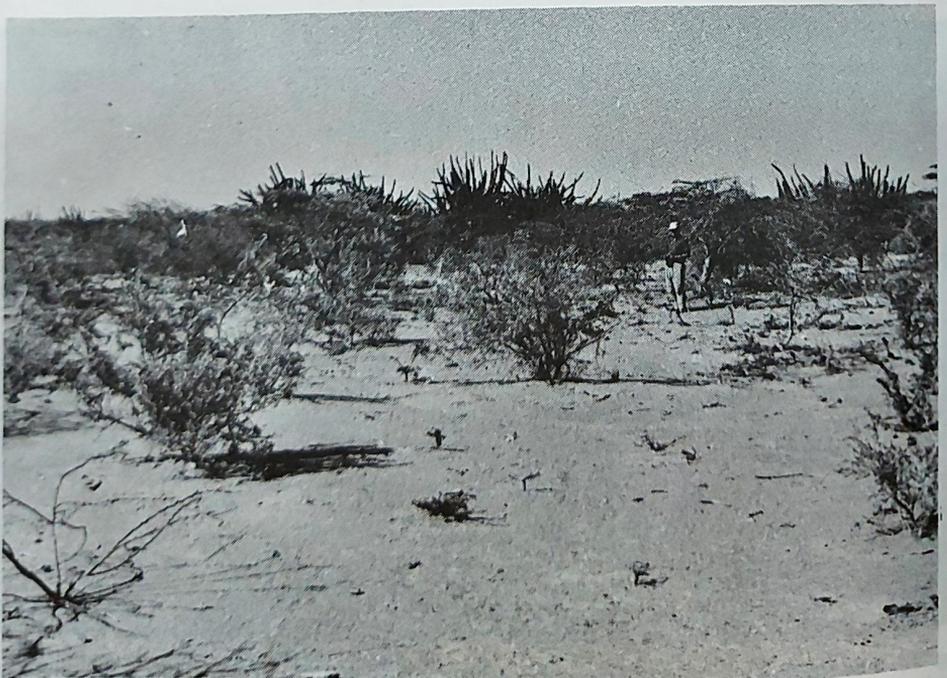


Fig. 40. Vegetación primaria degradada por cabras, en la asociación climática. Península de la Guajira, Colombia.

MONTE ESPINOSO PREMONTANO TROPICAL

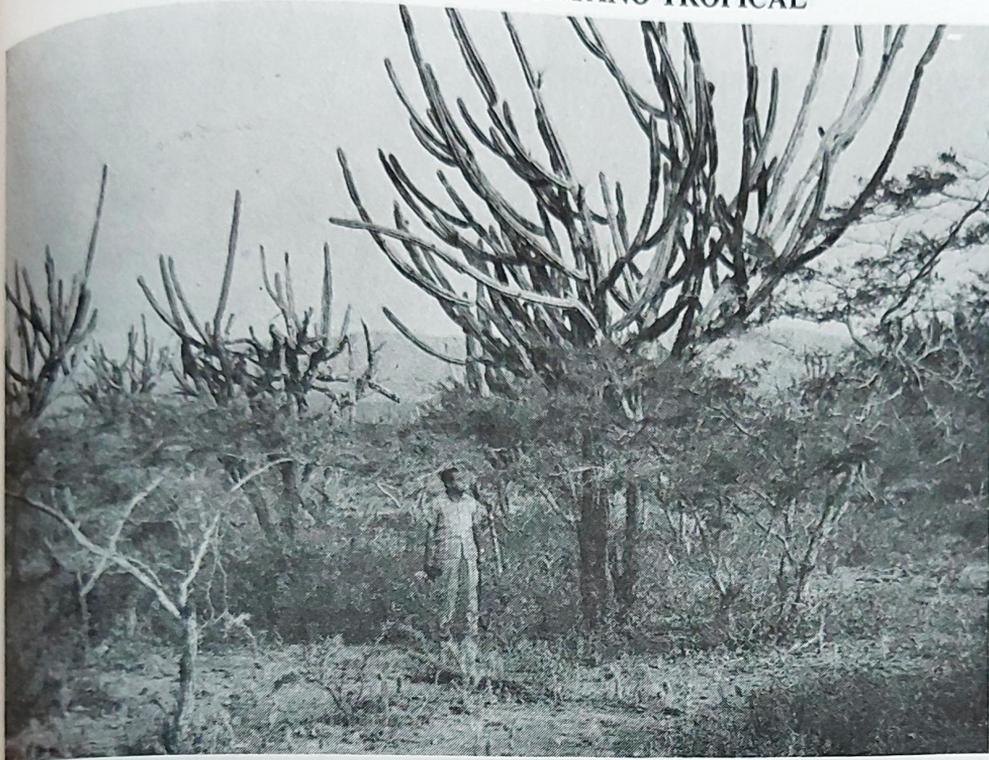


Fig. 41. Asociación climática cuya vegetación ha sido degradada. Un cacto arborescente (*Cephalocereus* sp.) forma un dosel emergente discontinuo, de 7 metros de altura, y debajo de él hay un estrato abierto, pero más continuo, de árboles muy pequeños de *Cercidium*, *Acacia*, *Prosopis*, *Jacquinia* y *Capparis*. El suelo cubierto de cactus pequeños indica el ramoneo de las cabras. Area a 700 metros de elevación al occidente de Barquisimeto, Estado Lara, Venezuela.



Fig. 42. La sabana abierta de gramíneas y otras hierbas anuales, con una cobertura de parque de palosanto (*Bursera graveolens* Tr. et Pl.) típica una asociación atmosférica fría, a sólo 300 metros de elevación, cerca de Chulucanas, en la región noroccidental del Perú.

MONTE ESPINOSO PREMONTANO TROPICAL

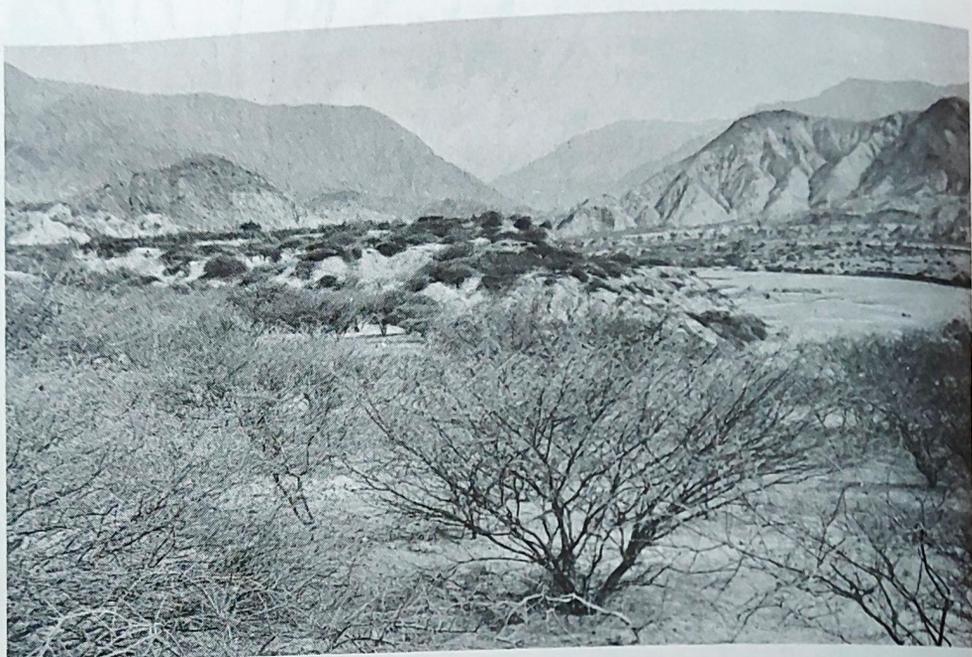


Fig. 43. Árboles pequeños, espinosos, microfoliados, de *Cercidium praecox* Harms., y *Acacia* spp. en la asociación climática cerca de Mayoc, en el valle del Río Mantaro, a 2100 metros de elevación, en la región central del Perú.



Fig. 44. Sabana inducida por quemas, de pastos anuales, con árboles pequeños, esparcidos, de *Jacquinia* sp., que se destacan entre la vegetación de aspecto xerofítico, de una asociación atmosférica fría. Entre Baños y Santa Elena, en la costa suroccidental del Ecuador.

BOSQUE SECO PREMONTANO TROPICAL

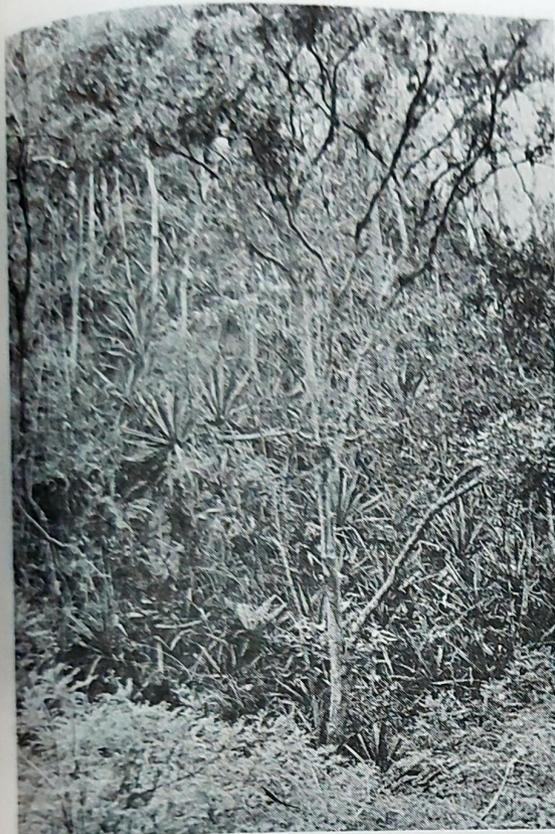


Fig. 45. Aspecto del sotobosque y la cobertura superficial del suelo, en un sector de colinas rocosas, a 600 metros de elevación, en la cordillera de la costa, Departamento de Tumbes, en la región noroccidental del Perú. El sotobosque está dominado por *Bromelia* sp.



Fig. 46. El pastoreo extensivo y el cultivo estacional de granos alimenticios y tubérculos, tipifican los pequeños asentamientos agrícolas, en las cadenas discontinuas de colinas en el noreste de Falcón, Venezuela. En primer plano aparecen bosques residuales.

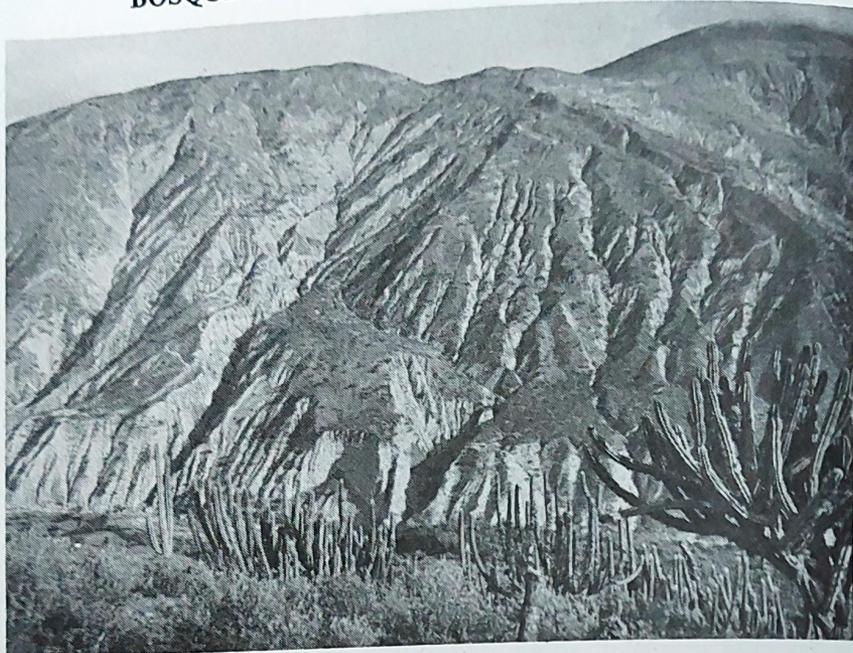
BOSQUE SECO PREMONTANO TROPICAL

Fig. 47. Monstruosa erosión de cárcavas en las montañas de pendiente muy pronunciada, después de la tala del bosque y de siglos de sobrepastoreo con ganado vacuno y cabras. Cerca de Lagunillas, Andes Venezolanos.



Fig. 48. Pastizales naturales con árboles de sombra, en primer plano, y al fondo, el colonial pueblo de San Pablo, Nariño, Colombia. Aquí se cultiva caña de azúcar con irrigación en las terrazas y bancos.

BOSQUE SECO PREMONTANO TROPICAL

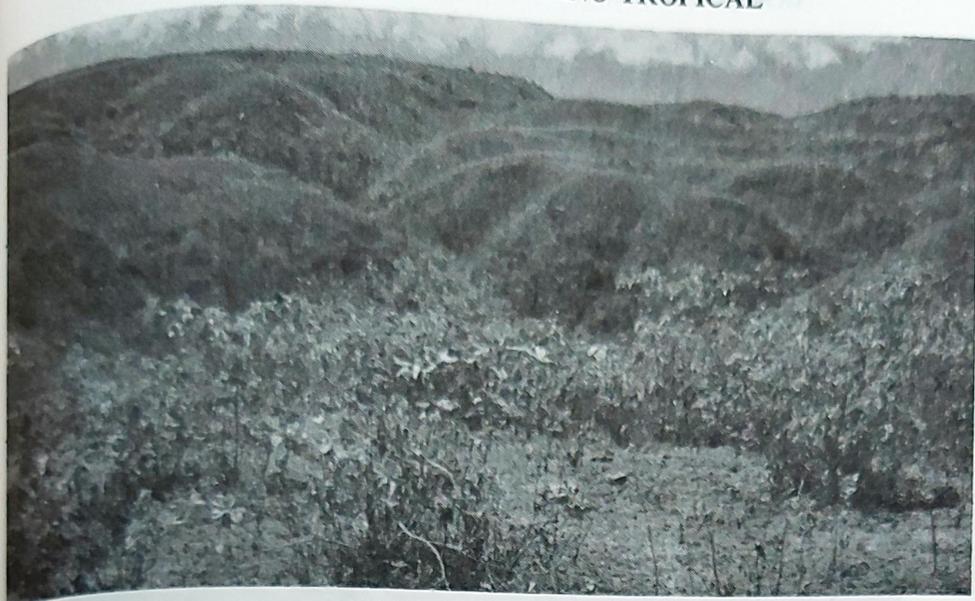


Fig. 49. Bosque secundario joven cubre terrazas disectadas, estériles, que fueron abandonadas después del pastoreo. Cerca de Mercaderes, en el sur de Colombia. Una onda de nubes cubre la muy húmeda cordillera occidental, que aparece al fondo.

BOSQUE SECO SUBTROPICAL

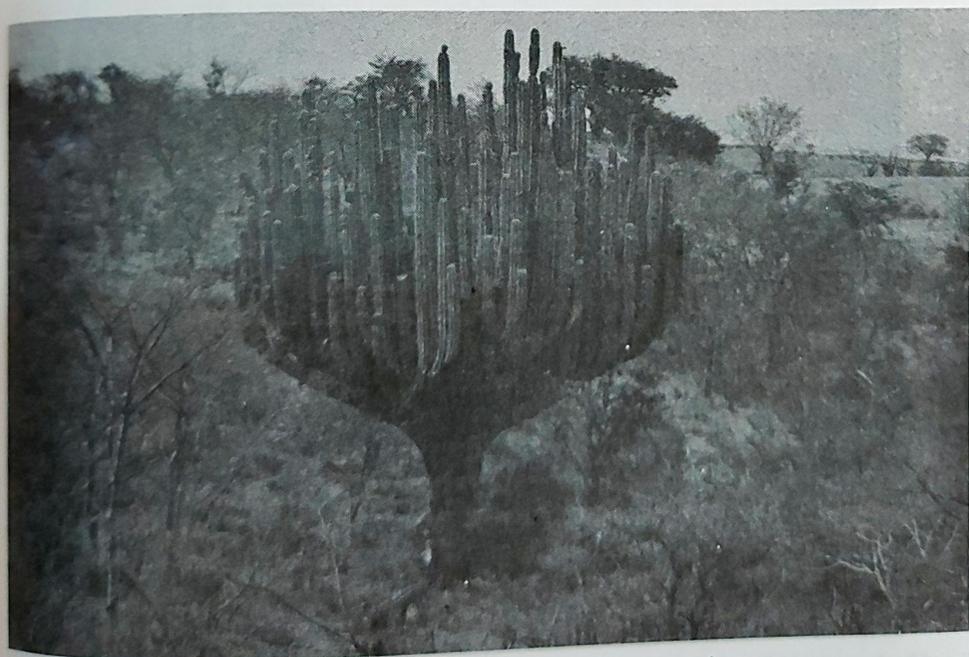


Fig. 50. Enorme cacto arborecente de aproximadamente 11 metros de altura en un bosque achaparrado secundario. Durante la estación seca, en el Estado de Oaxaca, México.

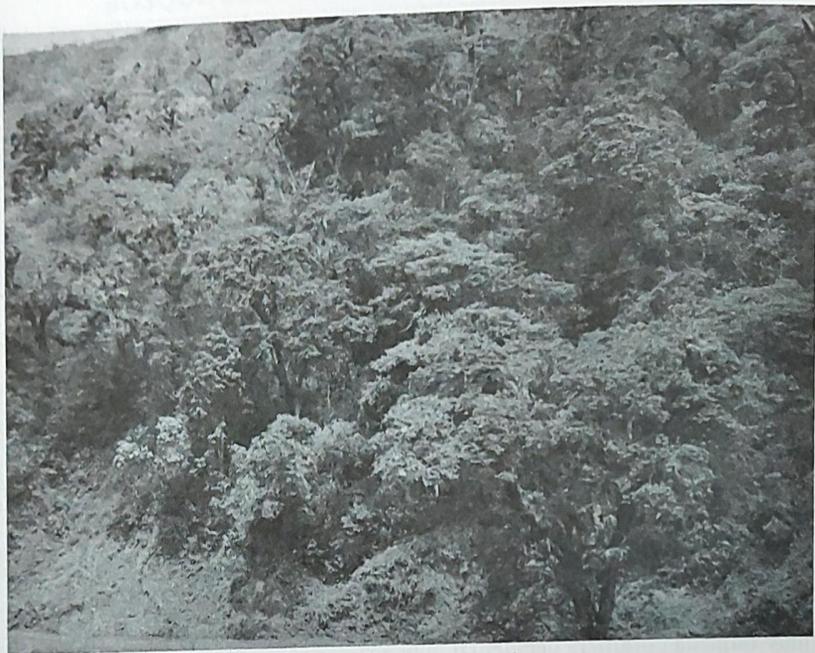
BOSQUE HUMEDO PREMONTANO TROPICAL

Fig. 51. Los densos asentamientos humanos y la utilización de la tierra con agricultura intensiva, han destruido casi toda la vegetación natural de esta zona. Sólo quedan algunos pocos sectores boscosos pequeños como éste, que es un bosque remanente de la vegetación original, en la asociación edáfica seca y fértil, de las faldas del Volcán Galeras, en Nariño, en el sur de Colombia.



Fig. 52. Las pequeñas fincas familiares producen café, caña de azúcar, maíz y frutas subtropicales en estas prósperas y estables comunidades asentadas sobre suelos volcánicos, fértiles, en las partes altas de Nariño, Colombia.

BOSQUE HUMEDO PREMONTANO TROPICAL



Fig. 53. Aclareo del sotobosque en un bosque primario, en Colonia del Perenne, en el oriente del Perú. Aquí se plantará café, siguiendo un sistema primitivo que usa las especies del bosque natural como sombra (Fotografía de E. Smith).

BOSQUE MUY HUMEDO PREMONTANO TROPICAL

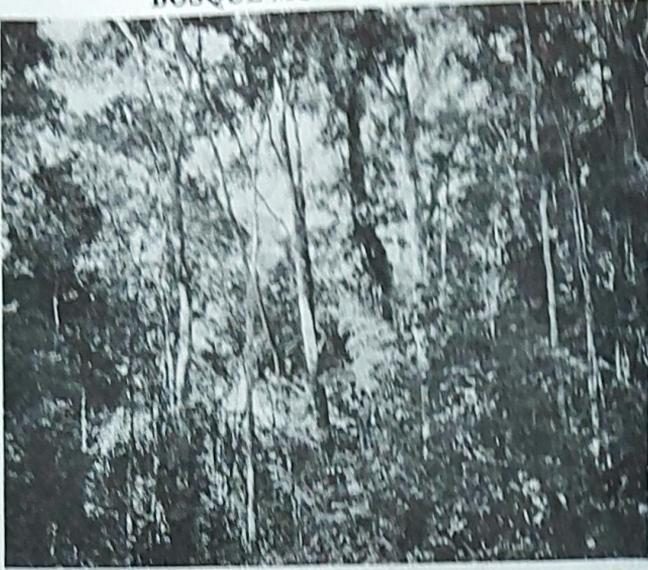


Fig. 54. Transición cálida entre el bosque tropical y el bosque muy húmedo. Fisonomía de la vegetación de la asociación climática, vista desde el interior del bosque, cerca de Canalete, Costa Rica.



Fig. 55. Bosque de una asociación edáfica en terrenos calcáreos, de pendiente pronunciada, explotado comercialmente. Colinas orientales de pie de monte de los Andes, en el Perú. Cables aéreos sostenidos del "mástil" de tornillo (*Cedrelinga catenaeformis* Ducke). Los altos volúmenes de madera y el rápido restablecimiento de las especies, son factores en favor de una utilización permanente de estas áreas con manejo forestal industrial técnicamente dirigido.

BOSQUE MUY HUMEDO PREMONTANO TROPICAL



Fig. 56. Arboles dominantes sobrecargados de musgos en el dosel superior. Asociación atmosférica muy húmeda, en las colinas occidentales de pie de monte, de los Andes Ecuatorianos.



Fig. 57. Sotobosque denso en una asociación atmosférica muy húmeda ("bosque nublado"), Estado Yaracuy, Venezuela.

BOSQUE PLUVIAL PREMONTANO TROPICAL



Fig. 58. Vista aérea de un bosque virgen no alterado, en las terrazas altas de la aislada Sierra de la Macarena, Colombia. Nótese la abundancia de palmas en el dosel superior.



Fig. 59. Parte de un proyecto de colonización patrocinado por el gobierno, en tierras de la asociación climática a más o menos 1300 metros de elevación, en las colinas de pie de monte de la Cordillera Oriental al norte de Puyo, Ecuador. El aserrío a mano y el cultivo de naranjilla (*Solanum quitoense* Lam.) suministran unos pocos ingresos para los colonos y sus familias.

BOSQUE PLUVIAL PREMONTANO TROPICAL

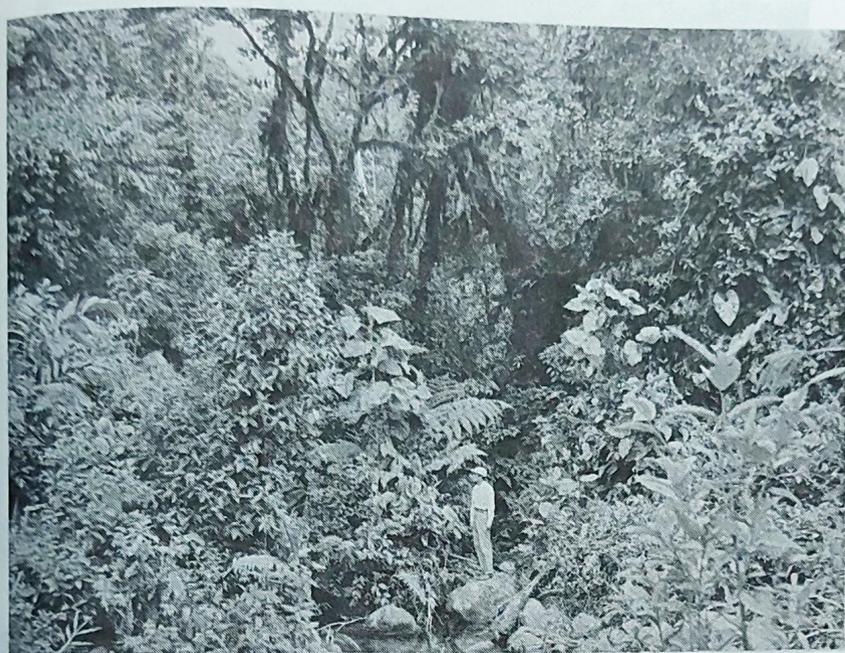


Fig. 60. Vegetación secundaria a lo largo de un arroyo en una asociación atmosférica muy húmeda en las faldas de la Cordillera Occidental, en Nariño, Colombia.

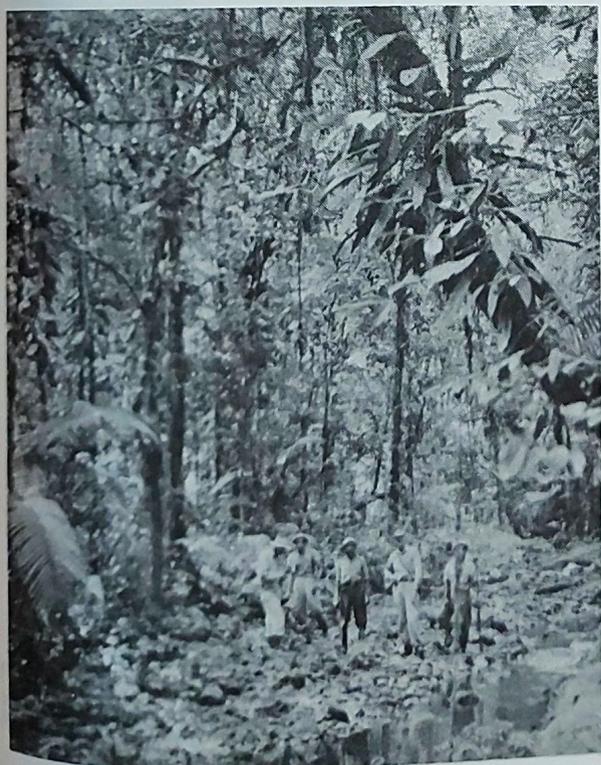


Fig. 61. Transición al bosque muy húmedo tropical. Fisonomía de la vegetación en una asociación edáfica fértil no alterada, bordeando un arroyo, en aluviones volcánicos, a 400 metros de elevación. Pie de monte bordeando las llanuras del Atlántico, al norte del Cerro Negro, en Costa Rica.

BOSQUE PLUVIAL PREMONTANO TROPICAL

Fig. 62. Transición cálida entre bosque muy húmedo y bosque pluvial tropical. Perfil del bosque primario en la asociación climática, en el Chocó, Colombia. Nótese la densidad del dosel de palmas, y los árboles emergentes, cargados de epífitas del dosel superior.

BOSQUE PLUVIAL MONTANO BAJO TROPICAL



Fig. 63. El sotobosque extremadamente denso y los musgos, cubren los tallos de los árboles del dosel superior, en la asociación climática a 2100 metros de elevación. Río Macho, Costa Rica.



Fig. 64. Material parental profundamente alterado por el tiempo, expuesto por derrumbes naturales que van al cauce del río formando trincheras. Cuenca media del Río Macho, Costa Rica.

BOSQUE PLUVIAL MONTANO BAJO TROPICAL



Fig. 65. El jaul (*Alnus acuminata* HBK) se establece y alcanza tamaño considerable, en suelos inestables de derrumbes y en bancos aluviales a lo largo de torrentes fluviales, en asociaciones edáficas. Río Macho, Costa Rica.

BOSQUE MUY HUMEDO MONTANO BAJO TROPICAL



Fig. 66. Bosque virgen con algunos robles (*Quercus humboldtii* Bonpl.) en la asociación climática. Sector donde nace el Río Fonce, Santander, Colombia.



Fig. 67. Bosque mixto en una asociación edáfica húmeda, sobre bancos con drenaje imperfecto con árboles dominantes de pino laso (*Podocarpus rospigliosii* Pilger) en La Carbonera, Estado Mérida, Venezuela.

BOSQUE MUY HUMEDO MONTANO BAJO TROPICAL



Fig. 68. Bosque virgen convertido en pastizales de pasto kikuyo (*Pennisetum clandestinum* Hochst.), en la Cordillera Occidental, Colombia.



Fig. 69. Palmas de cera (*Ceroxylon* sp.) residuos del bosque, esparcidas en un pastizal de kikuyo, en una zona lechera de la Cordillera Central, Tolima, Colombia.

BOSQUE HUMEDO MONTANO BAJO TROPICAL



Fig. 70. Las fincas pequeñas, los densos asentamientos y el cultivo intensivo de maíz, trigo y frutas "de la zona templada", tipifican la mayoría de los paisajes de esta zona de vida. Asentamientos indígenas dispersos, en las altas montañas orientales de los Andes, en la parte central del Perú. Al fondo aparecen los bosques naturales de la zona de vida bosque muy húmedo montano tropical.

BOSQUE HUMEDO MONTANO BAJO TROPICAL



Fig. 71. Asociación atmosférica ("bosque nublado") actualmente en uso agrícola intensivo. Cosecha de la papa en La Sabana, en los Andes venezolanos. El pino laso (*Podocarpus rospigliosii* Pilger) es protegido y plantado como fuente de madera en las fincas.



Fig. 72. Vegetación de bosque secundario rodea un campo preparado para la siembra de maíz, cerca del límite altitudinal frío de esta zona de vida. Una especie de frailejón (*Espeletia* sp.), propia de las zonas de vida más húmedas y frías de las fajas Montano y Subalpino, invade tierras más bajas, de pastizales medio abandonados en rastrojo, en suelos pobres. Arriba de Duitama, Boyacá, Colombia.

BOSQUE SECO MONTANO BAJO TROPICAL



Fig. 73. Tierras altas onduladas de la asociación climática, convertidas a pastizales naturales, después de varios siglos de deforestación, cultivo estacional de algunos granos y pastoreo de ovejas y de ganado vacuno. Paisaje cerca de Chocontá, Cundinamarca, Colombia.



Fig. 74. Cárcavas resultantes de la severa erosión, en las pendientes cultivadas con cereales durante varios siglos, cerca de Tunja, Boyacá, Colombia. En primer plano aparecen trigo y eucaliptos.

BOSQUE SECO MONTANO BAJO TROPICAL

Fig. 75. Transición al bosque húmedo montano tropical. Una típica comunidad indígena Quechua, en las terrazas y bancos fluviales, en el Valle del Mantaro, a 3200 metros de elevación. Región central de los Andes, en el Perú. El maíz, el trigo y la cebada, las hortalizas y las papas, se cultivan intensamente con y sin riego estacional. *Eucalyptus globulus* Lab. se planta en las cercas para el uso en las fincas.

BOSQUE SECO MONTANO BAJO SUBTROPICAL



Fig. 76. Campos de maíz intensamente cultivados y bien manejados, bordeados con Maguey (*Agave americana* L.), arriba de la ciudad de México.

ESTEPA ESPINOSA MONTANO BAJO SUBTROPICAL



Fig. 77. Vegetación secundaria relativamente poco alterada, en la asociación climática, Valle Central, México.

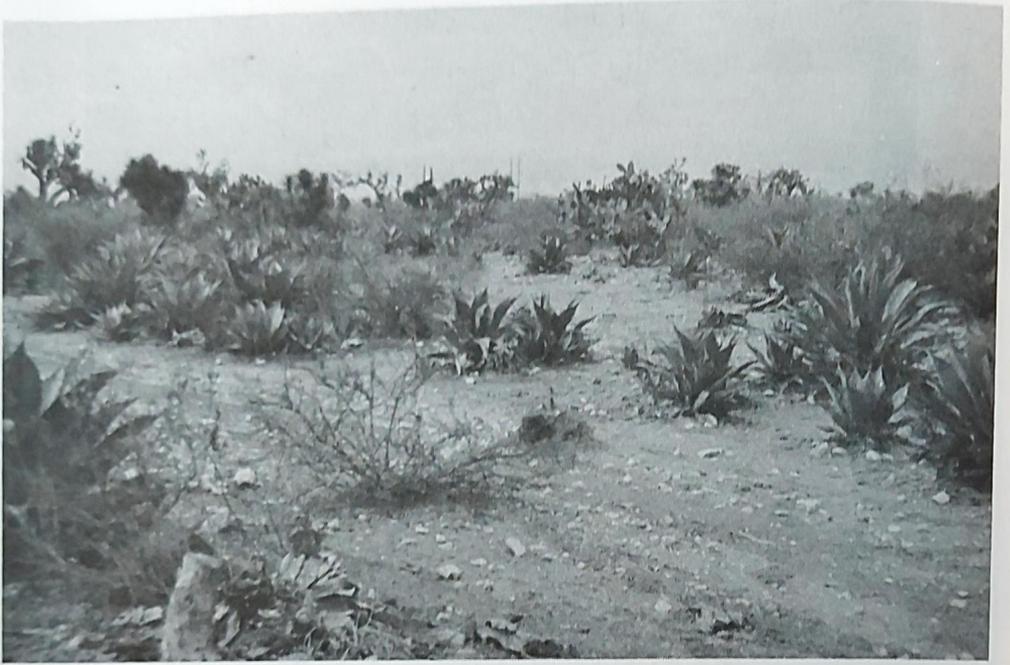
ESTEPA ESPINOSA MONTANO BAJO SUBTROPICAL

Fig. 78. Vegetación secundaria, muy degradada por el pastoreo de cabras, ovejas y burros. Estado Puebla, México.

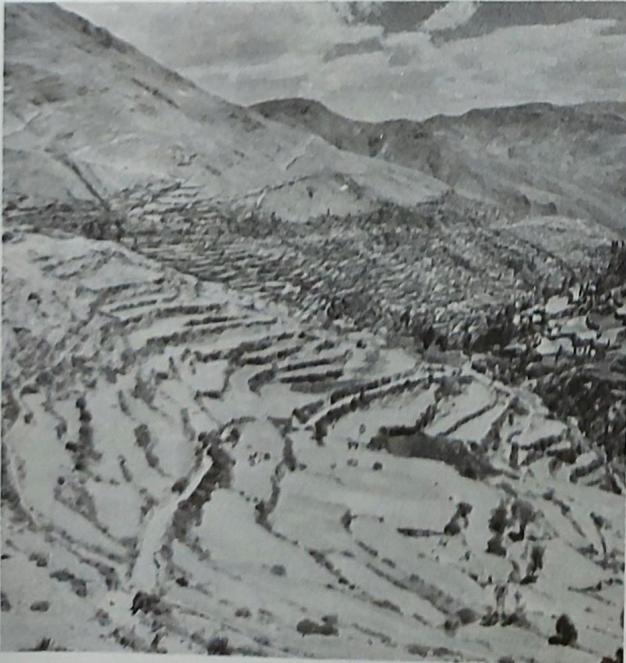
ESTEPA ESPINOSA MONTANO BAJO TROPICAL

Fig. 79. Terrazas incaicas muy antiguas, utilizadas todavía para el cultivo intensivo de maíz, granos y hortalizas por la población indígena del Valle de Tarma, región central de los Andes, en el Perú.

ESTEPA MONTANO TROPICAL



Fig. 80. Es difícil distinguir entre las casas de los campesinos indios y las pilas de paja después de cosechar la cebada. Arriba de Riobamba, Ecuador.



Fig. 81. Terrazas inclinadas, un poco antes de la cosecha de junio, donde se cultiva cebada estacionalmente y sin riego. Area superior del Valle del Tarma, región Central de los Andes, en el Perú.

BOSQUE HUMEDO MONTANO TROPICAL



Fig. 82. Perfil del resto de un bosque, aparentemente virgen, en la asociación climática; aproximadamente a 3450 metros de elevación, Cordillera Central, Santander, Colombia.



Fig. 83. Intrincada mezcla de asociaciones: pradera de frailejón (*Espeletia* sp.) en los planaltos más secos, menos fértiles y azotados por el viento; bosque mixto alrededor de los arroyos, protegidos del viento, en suelos más húmedos, más fértiles. Área perteneciente al llamado "Páramo" del Almorzadero, Santander, Colombia.

BOSQUE HUMEDO MONTANO TROPICAL



Fig. 84. La gigantesca *Puya* sp. invade los pastizales muy húmedos, de drenaje imperfecto. Al fondo, un bosque de edad avanzada, que ha sido degradado por la extracción de madera. Arriba de Cuenca, Ecuador.



Fig. 85. Una pradera natural compuesta de macollas de *Stipa* y *Festuca* predomina en una asociación edáfica seca de bajísima fertilidad, sobre pumita y areniscas volcánicas profundas. Aproximadamente a 3900 metros de elevación, al pie del Volcán Chimborazo, Ecuador.

BOSQUE HUMEDO MONTANO TROPICAL

Fig. 86. Poblado indígena, rodeado de campos cultivados durante la estación lluviosa, de granos pequeños, hortalizas y papas; aproximadamente a 3500 metros de elevación, Acostambo, Perú. Actualmente no hay ni vestigios de los bosques originarios de esta región, densamente ocupada desde tiempos preincaicos.

BOSQUE MUY HUMEDO MONTANO TROPICAL



Fig. 87. Vista de un bosque primario muy poco alterado en la asociación climática, en Nariño, Colombia.



Fig. 88. Perfil sepultado con acumulación de humus, en suelos de roca pómez volcánica, excesivamente permeables y casi estériles. Cerca del Volcán Cotopaxi, Ecuador. Un matorral degradado y pastos en macollas han reemplazado casi completamente al bosque original.

BOSQUE PLUVIAL MONTANO TROPICAL

Fig. 89. Bosque virgen de una asociación atmosférica muy húmeda, en una colina rocosa, azotada por el viento y las nubes, en la Ceja de la Montaña, Andes Orientales del Perú.



Fig. 90. Vista tomada de cerca a un viejo árbol, dominante, cargado de epífitas, expuesto a la niebla y al viento en una asociación atmosférica muy húmeda ("bosque nublado") de esta zona de vida.

BOSQUE PLUVIAL MONTANO TROPICAL



Fig. 91. Perfil de restos del bosque primario, en una asociación edáfica seca, en las faldas muy inclinadas; arriba de Villa Mills, Cordillera de Talamanca, Costa Rica.



Fig. 92. Aspecto de la vegetación de bosque primario, en el que predominan los robles (*Quercus* spp.) después de la entresaca de madera por carboneros. Cordillera de Talamanca, Costa Rica.

BOSQUE PLUVIAL MONTANO TROPICAL



Fig. 93. Bosque virgen; los árboles dominantes son robles (*Quercus* spp.) convertidos en carbón, siguiendo métodos manuales primitivos, en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica.



Fig. 94. Helecho arborescente (*Blechnum* sp.) de gran altura; es un elemento dominante de la vegetación, en las asociaciones atmosféricas edáficas húmedas sobre suelos mal drenados, en zonas nubosas, de la parte alta de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica.

BOSQUE PLUVIAL SUBALPINO TROPICAL

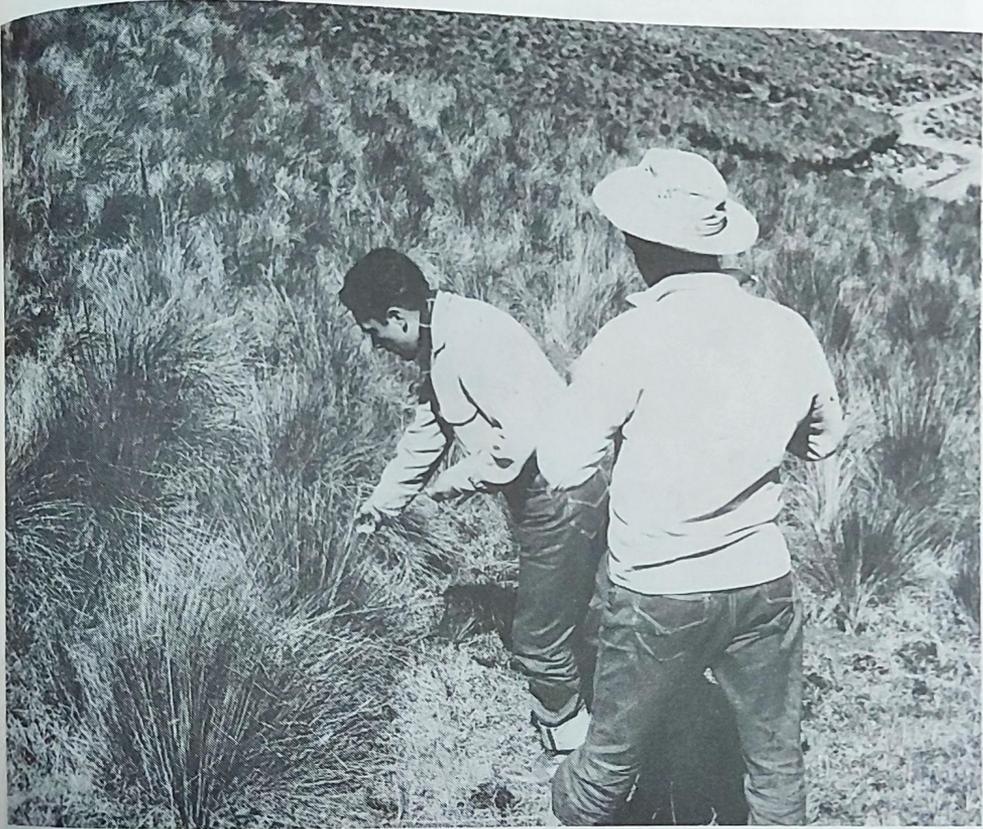


Fig. 95. Páramo pluvial subalpino. Un graminal turboso, compacto, con abundantes raíces de pastos altos es típico de la mayoría de las asociaciones de esta zona de vida, después de varios años de pastoreo intensivo con ovejas y cabras. Hacienda Runutullo, Perú, a 4400 metros de elevación.

PARAMO (MUY HUMEDO) SUBALPINO TROPICAL



Fig. 96. Un graminal turboso con abundantes raíces de pastos bajos, invadido de cactus en forma de cojinetes (*Opuntia floccosa* Salm-Dyck) predomina en las extensas llanuras de las Pampas de Junín, en la región central de los Andes, Perú. El graminal alto primario mezclado con otras plantas herbáceas y arbustivas de esta zona de vida en los Andes, ha sido eliminada casi completamente por siglos de sobrepastoreo de llamas, ovejas, caballos y ganado vacuno.

PUNA (PARAMO HUMEDO) SUBALPINO TROPICAL

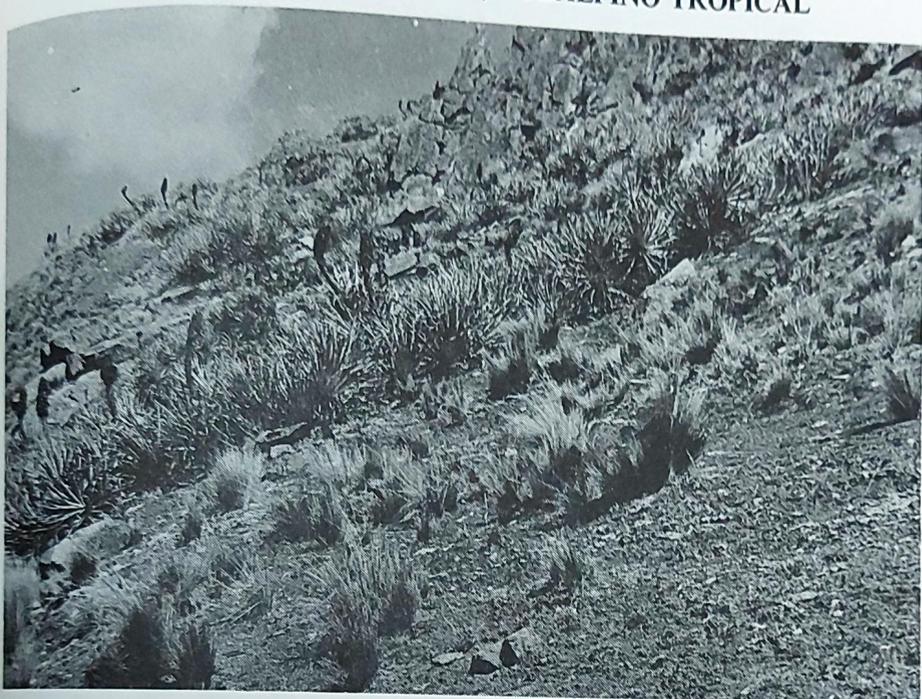


Fig. 97. Pastizal natural con pastos en macollas diseminadas y *Puya* sp. en colonias separadas, sobrepastoreados por auquenidos, cerca de La Raya, sector sur de los Andes, Perú.

MATORRAL SECO SUBALPINO SUBTROPICAL



Fig. 98. Suelo descubierto pedregoso, salpicado de matas bajas perennes de tola (*Lepidophyllum* spp.) y montículos en forma de cojinetes de yareta (*Azorella* spp.), a 4150 metros de elevación, arriba de Arequipa, sobre la carretera hacia Puno, en el sur del Perú.

TUNDRA HUMEDA ALPINO SUBTROPICAL



Fig. 99. Tundra húmeda alpina. La temperatura mucho más que la humedad, es el factor limitante para el desarrollo de la vegetación en esta zona de vida. Vista en los alrededores de la carretera entre Chalhuanca y Puquio, en el sur del Perú, a más o menos 4700 metros de elevación. Suelo desnudo, cubierto parcialmente de líquenes costrosos, salpicado de plantas arrosetadas y en forma de cojinetes bajos, y de pequeños grupos de la planta resinosa llamada tola (*Lepidophyllum rigida* [Wedd.] Benth. et Hook).

NIVAL TROPICAL



Fig. 100. Vista de una formación nival, con biotemperaturas media anuales, por debajo de $1,5^{\circ}\text{C}$, en la parte más alta de las faldas del Volcán Chimborazo, en Ecuador. Tundra muy húmeda (o posiblemente, Pluvial) Alpina. Una asociación edáfica seca en areniscas volcánicas sueltas aparece en primer plano y en las faldas más bajas del cono volcánico.

*Este libro fue impreso en la Sede Central del IICA
en Coronado, San José, Costa Rica,
en el mes de noviembre de 1996,
con un tiraje de 800 ejemplares.*

L. R. Holdridge Holmes (E.E.UU.), Ph. D. por la Universidad de Michigan (1947) y Bachiller en Ciencias con especialidad en dasonomía por la Universidad de Maine. Trabajó en varios campos de la dasonomía, en Louisiana, Puerto Rico, Colombia y Haití. El primer bosquejo de la *Clasificación en zonas de vida* lo desarrolló en 1947. Desde 1949 hasta 1961 formó parte del IICA en Costa Rica, donde promovió el desarrollo del área forestal en la Escuela de Posgrado. El Dr. Holdridge es miembro fundador del Centro Científico Tropical con sede en San José (C.R.), en donde adelantó y perfeccionó, junto a otros científicos, el sistema cartográfico de varios países. Ha realizado múltiples publicaciones en revistas especializadas de carácter internacional, y tiene varias obras publicadas; entre ellas destaca el libro **Arboles de Costa Rica** (1975), escrito en colaboración con Luis Poveda.

J. A. Tosi Jr., quien es autor del Apéndice B de esta obra titulado *Algunos aspectos de la vegetación natural y de la utilización real de la tierra en algunas zonas de vida de las regiones tropical y subtropical americanas: estudio fotográfico comparativo*, obtuvo el grado de Master of Forestry en la Universidad de Yale, en 1948 y su Ph.D. en Geografía, en la Clark University de Massachusetts, en 1959. Trabajó de 1951 a 1964 en el IICA y de 1964 en el Centro Científico Tropical.

Ecología basada en zonas de vida es un libro que presenta un sistema objetivo para la clasificación de los ecosistemas terrestres del mundo en unidades llamadas zonas de vida. Estas últimas están definidas por ámbitos específicos de peso equivalente a los factores mayores de clima, temperatura, precipitación y humedad.

Este libro presenta, además del primer nivel de zonas de vida, otros dos niveles de clasificación más detallada. El segundo es de las varias asociaciones en cada zona de vida y comprende las distintas agrupaciones de plantas y animales pertenecientes a suelos diferentes o que corresponden a efectos de factores menores de clima. El tercero considera el aspecto actual de un área, ya sea en una etapa sucesional de la vegetación o en el uso agrícola o de otra índole, hecho por el hombre.

Esta obra es una traducción de *Life Zone Ecology* (edición revisada en 1966), cuya primera edición en inglés fue publicada en 1964 para un programa de estudiantes universitarios de los Associated Colleges of the Midwest, llevado a cabo en Costa Rica, y financiado por la National Science Foundation de Washington, D.C.