

SUCESIÓN ECOLÓGICA

TENDENCIAS ESPERADAS



Para alumnos de:

Carrera de Ingeniería de Paisajes, Asignatura Ecología del Paisaje

Carrera de Ingeniería Agronómica, Asignatura Ecología Agraria

Ing. Agr. Eduardo Atilio de la Orden*

* Dr. En Docencia Universitaria en Disciplinas Tecnológicas
Mgt. En Ciencias Regionales y Planificación Regional
Prof. Titular Área Ecología. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Catamarca

San Fernando del Valle de Catamarca, marzo de 2020

CONTENIDOS

Introducción

Sucesión primaria

Sucesión secundaria

Tendencias esperadas en el curso de una sucesión

INTRODUCCIÓN

La existencia de los ecosistemas naturales, terrestres o acuáticos, que no tienen intervención antrópica, es el resultado de la dinámica de las interacciones que existen entre los distintos organismos y las de éstos con el medio abiótico.

El estado final de un ecosistema es el corolario de un proceso evolutivo natural en el que unas especies son reemplazadas paulatinamente por otras mejor adaptadas al entorno. Este proceso ocurre sin la intervención humana y se denomina **sucesión ecológica**.

La **sucesión ecológica** y la **sucesión evolutiva** o **evolución**, no son sinónimos. La **sucesión evolutiva** es la sustitución de una especie por otra mejor adaptada a las dinámicas del entorno y se produce en un plazo de miles de años, que es el tiempo que tarda una nueva especie en aparecer. En la **sucesión ecológica**, la sustitución de una especie en el espacio se produce a causa de la competencia. Este último proceso puede darse en cientos de años o en pocas generaciones humanas. La tendencia, en ambos casos, es a incrementar el nivel de complejidad de la vida, al aumento de la biodiversidad, o sea, a reemplazar especies generalistas (euroicas) por especies especialistas (estenoicas), adaptadas a condiciones cada vez más puntuales y complejas.

La sucesión ecológica es un proceso de cambios que experimenta un ecosistema en la composición de sus especies a través del tiempo, hasta llegar a un equilibrio dinámico.

En una **sucesión natural** o **ecológica**, se lleva a cabo un proceso de transición ordenado de cambios en el ecosistema. Esto significa que, en el transcurso de los años, es posible observar que una comunidad biótica es reemplazada gradualmente por una segunda; la segunda comunidad da lugar a una tercera, y así sucesivamente.

Debido a los cambios que tienen lugar en un ecosistema, sobre el mismo hábitat a través del tiempo, éste se puede caracterizar como:

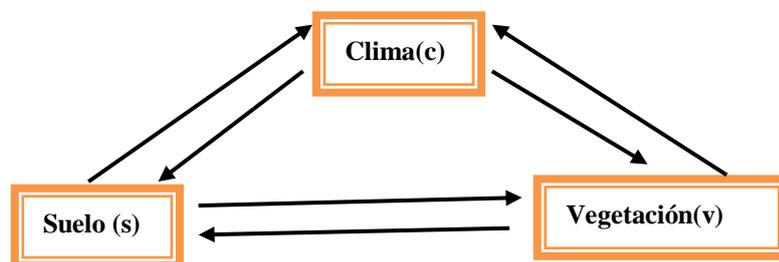
- Resultante de la modificación del medio físico por la comunidad.
- Un proceso direccional.

- Un proceso ordenado de desarrollo de la comunidad.
- Que culmina en un ecosistema estabilizado.

En consecuencia, la sucesión natural ocurre debido a que el ambiente físico es modificado gradualmente por la actividad de la biocenosis. El medio abiótico reacciona frente a la actividad biológica produciendo cambios en el tenor de materia orgánica en el suelo, cambio de pH, cambio en la estructura del suelo, entre otros, y los consecuentes cambios que son desencadenados por estos. De tal manera que el ecosistema se vuelve más favorable para otro grupo de especies y menos favorable para las especies presentes. Por lo tanto, hay un cambio gradual en el ambiente, desencadenado por la primera comunidad biótica, la cual es desplazada por una segunda y ésta por otra, y así sucesivamente, hasta que se alcanza un equilibrio entre clima, suelo y vegetación, donde la composición general de la comunidad se mantiene estable.

Se considera, entonces, que la sucesión ecológica es relativamente direccional, ya que los cambios y sustituciones van dirigidos hacia una comunidad final; una vez alcanzado el estado final, ya no se observan nuevos cambios. Es considerablemente ordenada, porque las comunidades son remplazadas por otras que siguen un orden que no se puede alterar; conocido ese orden, se pueden predecir los cambios que ocurrirán en el futuro de la sucesión, es, entonces, predecible hasta alcanzar la etapa final, en la que se verifica el equilibrio estable entre el suelo – clima – vegetación.

Esquemáticamente se puede representar de la siguiente manera:



En una zona homogénea, desde el punto de vista de la composición florística, la estructura de la vegetación, la fisonomía (v), determinada por la suma total de las poblaciones vegetales que cubren un área, está condicionada por los factores físicos del ambiente, resumidos en clima (c) y suelo (s). El clima (c) ejerce un efecto directo sobre

la vegetación (v), pero también uno indirecto, a través del suelo (s). Asimismo, el tipo de suelo (s) y de vegetación (v), están determinados por el clima (c), sin perder de vista que la roca madre influye también sobre el suelo (s).

A la vez, tanto el suelo (s) como la vegetación (v) ejercen influencia sobre el clima (c). La influencia de la vegetación (v) sobre el clima (c) sólo se manifiesta sobre la capa de aire que se encuentra cercana al suelo (s), es decir, modifican el microclima o, a lo sumo, el meso clima.

El equilibrio logrado entre los tres factores no es estático, sino por el contrario, muy dinámico, basado en la "igualdad de oposiciones": tanto muere, tanto nace; tanto se va, tanto puede entrar, tanto se produce, tanto se consume. A ese estado de equilibrio estable (en realidad, meta estable) que alcanza la comunidad con su ambiente, por lo que ya no puede ser desplazada por otras, se le denomina **Clímax Climático** o simplemente **Clímax**. La comunidad en estado de clímax sólo podrá ser desplazada del ecotopo que ocupa, y ser sustituida por otra, por cambios muy radicales de tipos geológicos, climáticos y bióticos o antrópicos.

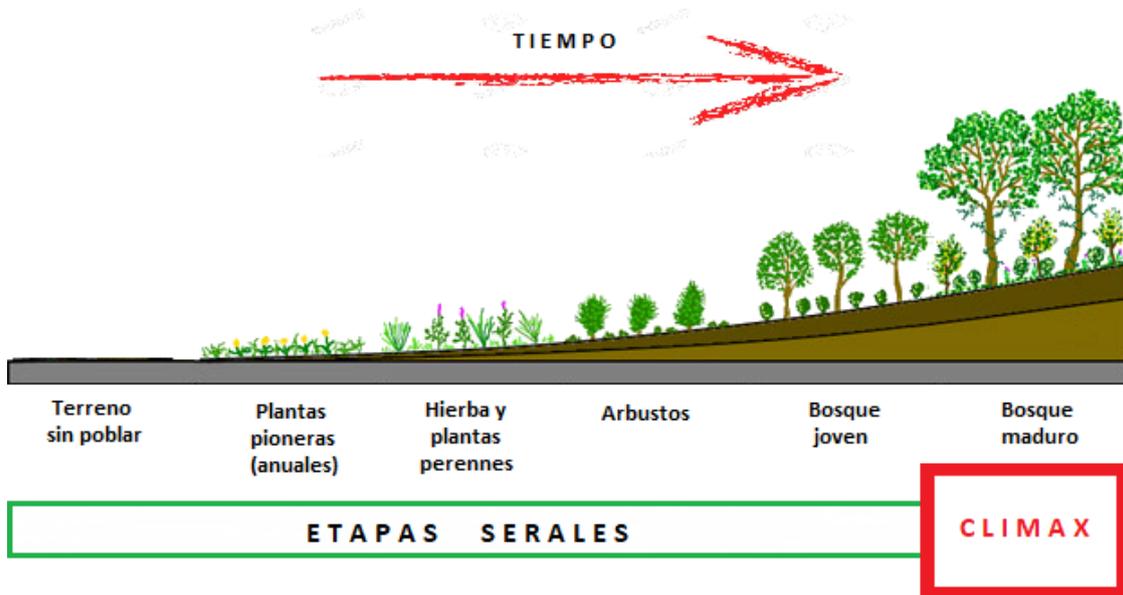
En síntesis, la sucesión ecológica es un proceso natural de organización de las comunidades en un mismo hábitat, que tiende a impulsar la vida hacia el cambio y la adaptación, por lo que forma parte de las dinámicas propias de los ecosistemas. La sucesión de la comunidad puede ser de dos tipos, primaria o secundaria.

SUCESIÓN PRIMARIA

La sucesión primaria es la que tiene lugar a partir de un territorio virgen que aún no ha sido colonizado por ningún tipo de organismo, es decir, una zona carente de una comunidad preexistente. Es el caso del establecimiento de una comunidad en las lavas volcánicas solidificadas, los aluviones, los médanos, las rocas. Este tipo de sucesión se puede observar en el gráfico siguiente.

Si se considera que la sucesión comienza a partir de una roca, los primeros organismos en colonizar son los líquenes. Éstos, a través de la actividad biológica, van realizando

un proceso de meteorización bioquímica en la roca, la cual se desagrega hasta dejar de ser un medio favorable para estos organismos, que son desplazados por otros.



El componente fungoso del líquen secreta sustancias químicas (anhídrido carbónico que, al combinarse con el agua, forma ácido carbónico (CO_3H_2), el que, con el transcurso del tiempo, va corroyendo la roca y proveyendo de sustancias minerales a la comunidad de líquenes que absorben el agua, provista por la lluvia, a través de sus raicillas, aportando, asimismo, la humedad requerida por el alga. Por su parte, el alga realiza la fotosíntesis y suministra los carbohidratos requeridos para los dos organismos. De esta manera logran cumplir su ciclo vital, y paulatinamente, mediante la mezcla de partículas de roca, el aporte de desechos acarreados por el viento y sus propios restos, van enriqueciendo el sustrato y creando, con el tiempo, un medio que puede mantener suficiente agua y nutrientes para el crecimiento de otras especies. Por lo general, a la etapa de líquenes crustáceos le sigue la de líquenes foliosos (semejantes a una hoja), los que lentamente van reemplazando a las formas crustáceas en las áreas más alteradas de la roca y/o en depresiones de la misma, donde las condiciones ambientales son menos extremas y, al estar en mejor posición para recibir la luz solar, impiden que los primeros habitantes puedan continuar su expansión.

La actividad biológica de los líquenes y la descomposición de sus restos corroen cada vez más profundamente el sustrato rocoso, y de a poco se va acumulando una cierta cantidad de suelo en las grietas y depresiones de la roca. En estas circunstancias

comienzan a aparecer nuevas especies, de mayor tamaño, como los musgos, cuyos rizoides compiten con los de los líquenes foliosos en la obtención de agua y nutrientes y también por la luz del sol, por lo que aquellos son desplazados -como antes lo fueron los crustáceos-; la acumulación de suelo se acelera, como así también el aporte de materia orgánica, y en un tiempo no muy prolongado (dependiendo de las características del clima y de la roca original), es posible la germinación de semillas de plantas anuales de corto período vegetativo, especies efímeras. Posteriormente, y en la medida en que el hábitat vaya siendo más adecuado, comenzará la instalación de especies bienales y perennes. Simultáneamente, se aceleran los procesos de desintegración de la roca, la acumulación de mantillo, los nutrientes y se produce el aumento de la actividad de los microorganismos del suelo. A su vez, el mayor sombreado produce la disminución de la evaporación y de las temperaturas extremas, aumentando la humedad del micro ambiente.

El proceso de cambio de las condiciones abióticas, producido por las comunidades, favorece la llegada de otras especies, como las plantas herbáceas anuales. Estas comunidades profundizan los cambios en el medio abiótico y se producen condiciones favorables para la aparición de especies más exigentes a las condiciones ambientales, como pueden ser las plurianuales herbáceas o semi leñosas. El suelo, así preparado en las sucesivas etapas, resulta apto para el crecimiento de las especies arbustivas; cuando la comunidad arbustiva alcanza cierta densidad, las especies herbáceas heliófilas presentes en la comunidad ya no pueden prosperar en ese hábitat y son reemplazadas por otras, más tolerantes a la sombra. Si la comunidad sigue evolucionando, podrán germinar las semillas de especies arbóreas, dando lugar a la implantación de bosques.

Lo mismo ocurre con los animales, los primeros en establecerse serán insectos y otros invertebrados, así como pequeños reptiles que pueden esconderse entre las rocas y alimentarse de los invertebrados. También podrían llegar pequeñas aves, cuya alimentación esté basada en semillas, o incluso en invertebrados y reptiles. A medida que la comunidad vegetal se vuelve más compleja, aparecerían pequeños mamíferos, como los roedores y otras aves. Finalmente, llegarían a la comunidad los grandes mamíferos y otros depredadores, pues el ecosistema les proporcionará suficiente alimento y guarida.

Las poblaciones que comienzan a colonizar un área se denominan **especies pioneras**. Éstas, en general, son especies de ciclo de vida corto, con estrategia reproductiva “r” y son euroicas, generalistas, es decir, adaptadas a un nicho ecológico amplio.

En contraposición con las especies pioneras, las poblaciones que se establecen en la comunidad clímax son especies de gran desarrollo de biomasa, con ciclos de vida largo, con estrategia reproductiva “k” y estenoicas, especialistas, con una amplitud de nicho muy estrecho.

Cada una de las etapas por las que pasa una comunidad durante la sucesión se denomina **Etapa Seral**; el conjunto de etapas serales se llama **Sere**. La primera etapa, la de los organismos colonizadores en una sucesión primaria, se conoce como **Etapa Pionera**, y la última, que ya no sufrirá cambios notables en la composición de especies y que se considera estable, en equilibrio y madura, es la **Etapa clímax**.

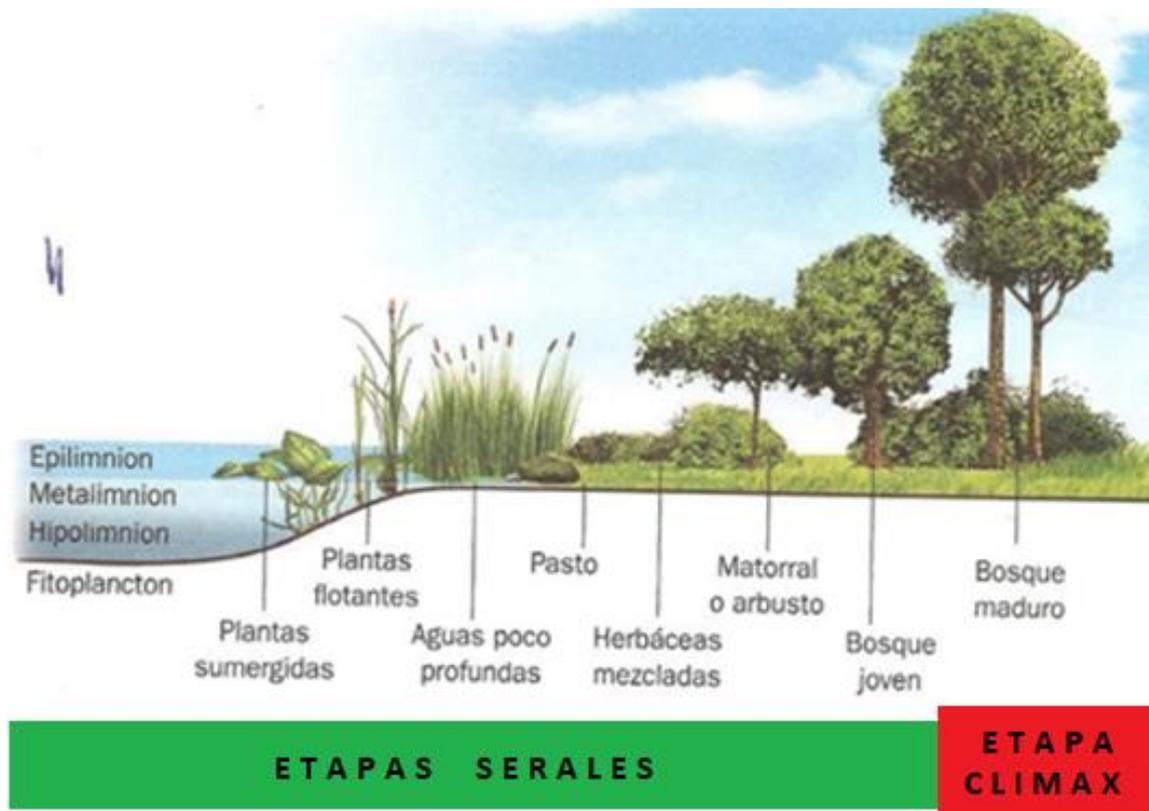
Si consideramos el gráfico anterior vamos a tener:

- Etapa seral: forman parte de esta etapa la comunidad de plantas anuales, lo mismo que la de hierbas y plantas perennes, la de arbustos y la del bosque joven.
- Sere: corresponde al conjunto de todas estas comunidades.
- Etapa clímax: bosque maduro.

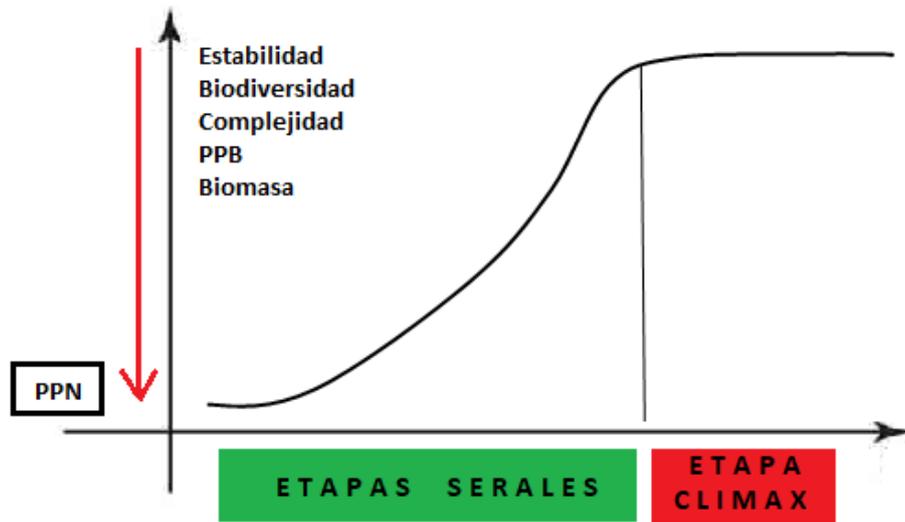
Como se dijo anteriormente, cuando ya no se producen cambios notables en la composición específica de la comunidad vegetal (reemplazo de unas especies por otras), se alcanza la condición clímax. No obstante, **el clímax no es sólo la respuesta a un clima particular, sino que es la expresión y el indicador de tal clima**. Por su parte, la vegetación es una manifestación de los factores climáticos y los expresa en términos de elaboración de alimentos, crecimiento, formas vegetativas, biodiversidad, etc.

Es así que el proceso de cambio, entrada y salida de poblaciones, culmina cuando se establece el equilibrio entre clima, la vegetación y el suelo. A partir de este momento no se efectúan más cambios en el sistema y se establece una comunidad definitiva denominada **comunidad de clímax climático**, la que permanece en el tiempo en un equilibrio dinámico con los demás elementos del ecosistema. La expresión máxima que alcance la comunidad biótica estará determinada por el clima del lugar.

Cuando la sucesión tiene lugar en un hábitat terrestre (médano, roca, islas emergidas, etc.), se denomina **xerosere**; si la sucesión se inicia en áreas salinas; se denomina **halosere**; si tiene lugar en un área arenosa, como los médanos, se denomina **psamnosere**, y cuando tiene lugar en un ambiente acuático (lagunas, márgenes de ríos sin corriente, lagos, estanques, etc.), se denomina **hidrosere**. En ésta última, se verifican las mismas etapas que en una xerosere; la diferencia está dada por el tipo de especies pioneras. En el gráfico siguiente se puede ver un ejemplo de hidrosere.



Si se consideran diferentes atributos del ecosistema, tal como la biodiversidad, la estabilidad del sistema, la complejidad del sistema, la productividad, entre otros, se puede representar el desarrollo del ecosistema en un eje de coordenadas cartesianas, tal como se puede observar en el siguiente gráfico. Algunos de éstos incrementan su valor y otros disminuyen. Estos temas serán tratados posteriormente.



Además, se puede considerar que el desarrollo del ecosistema es un proceso de recolección y almacenamiento de información. Las etapas iniciales, caracterizadas por presentar poca organización, reciben el impacto sin atenuantes del ambiente físico y de sus cambios diarios y estacionales. En consecuencia, puede haber destrucción selectiva, y en proporción diversa, de individuos de distintas especies, tanto por acción directa de los elementos abióticos como por coacciones que empiezan a establecerse (competencia, depredación, etc.). En el transcurso de la sucesión en el tiempo, la información entrada se expresa en la nueva organización que el ecosistema va adquiriendo. La organización del sistema implica cambios previsible en él, y la misma organización es capaz de controlarlos. Figurativamente, el ecosistema incorpora los cambios que se van a producir y se anticipa a ellos; por ejemplo, anticipación a los cambios estacionales, mediante respuestas fisiológicas (dormición, órganos de renovación protegidos, caducidad de hojas, etc.). Así, el impacto de cambios externos es mucho menor y cada vez aportan menos información; es decir, promueven menos cambios en una organización que es cada vez más persistente.

Asimismo, en el transcurso de la sucesión existe una integración cada vez mayor entre la fitocenosis y la zoocenosis. Esta integración se manifiesta, entre otras cosas, en el papel creciente de las aves y otros animales superiores en la dispersión de las especies vegetales más características de etapas avanzadas y con mayor valor dinamogénico

(organismos más eficaces en provocar cambios, expresada en individuos de mayor altura, mayor cobertura de copa, etc.).

La duración del proceso de sucesión es variable y depende principalmente de las condiciones climáticas y edáficas. Generalmente, en áreas cálidas y húmedas es más rápido que en áreas frías y secas.

La mayor parte de una región climática está ocupada por la vegetación clímax que le es característica; pero existen circunstancias locales, debidas al sustrato, que se oponen o actúan como subsidios extras de energía, que interfieren en el desarrollo de la vegetación del clímax - que es una manifestación del clima local-; se habla entonces de vegetación de **clímax edáfico**.

Comunidad de clímax edáfico es aquella comunidad que se encuentra en equilibrio con algún factor del suelo.

Es decir que, independientemente de cuál sea la comunidad de clímax climático, puede haber una zona o un área, generalmente extensa, con vegetación diferencial a la del clima regional. La expresión de la vegetación de clímax edáfico puede ser superior o inferior a la del clímax, de acuerdo a las restricciones o aportes extras de recursos que impactan en el suelo local. En consecuencia, **la restricción o la condición más favorable impuesta por el suelo, puede mantener una vegetación estabilizada distinta de aquella correspondiente al clímax climático.**

Existen casos en donde la evolución de la vegetación es detenida en etapas previas a la expresión de la comunidad clímax como consecuencia de disturbios ambientales recurrentes pero ajenos al clima, como pueden ser inundaciones o incendios, pastoreo repetido de animales migratorios, etc. Cuando se presentan estos casos, se trata de vegetación de **subclímax**, si las diversas causas que detienen la sucesión reconocen un origen más o menos natural; cuando el disturbio recurrente es de origen antrópico, se denomina **disclímax**. Las situaciones de permanencia de las biocenosis antes del clímax

pueden implicar alteraciones profundas en la estructura de los ecosistemas, que se van a reflejar en su funcionamiento. Estas van desde una modificación total, como cuando se sustituye la clímax por cultivos, o parcial, a través de la tala selectiva o el pastoreo extensivo con herbívoros domésticos. En el caso particular de comunidades mantenidas por la acción del fuego, suele hablarse de **clímax pirógeno**, pudiendo ser éste un **subclímax** o un **disclímax**.

SUCESIÓN SECUNDARIA

La sucesión secundaria tiene lugar en aquellos sitios que previamente estuvieron cubiertos por algún tipo de vegetación, la cual fue removida parcial o totalmente. La modificación de la vegetación puede deberse a causa de un disturbio de origen natural (incendios espontáneos, fuertes viento, tormentas, terremotos, inundaciones, etc.) o por las actividades antrópicas (tala, ganadería, agricultura, etc.). Cuando el disturbio cesa, el ecosistema inicia un proceso de ocupación del suelo o sucesión. Expresado de otra manera, se puede decir que la sucesión secundaria aparece cuando ha habido una **regresión en el ecosistema**. Esto quiere decir que se ha destruido el ecosistema que existía y debe iniciarse un nuevo proceso de sucesión ecológica.

La restitución o reorganización del ecosistema, después de un disturbio, puede alcanzar a restablecer el ecosistema original o uno muy parecido a él, o, en un caso muy extremo, el ecosistema puede perder su capacidad de recuperación (resiliencia). Esto significa que la reorganización no sólo no es automática, sino que hay muchas alternativas diferentes del estado final del sistema.

Para prever si un ecosistema, después de una regresión, puede volver a su condición inicial, básicamente, se deben tener en cuenta dos factores:

1. La intensidad del disturbio.
2. La recurrencia del disturbio.

La intensidad es la fuerza de impacto de la causa de la regresión y la recurrencia es la frecuencia con la que el fenómeno ocurre.

¿Por qué son importantes estos dos factores? En todo ecosistema existe una valiosa información genética, banco de semillas u otro tipo de propágulo, que se encuentran en el suelo. La riqueza del banco de germoplasma residual amortigua la diferencia que habrá entre las condiciones previas y posteriores a la perturbación. Hierbas, gramíneas, arbustos y árboles están todos presentes y germinan o brotan al mismo tiempo (ya sean árboles o anuales). En consecuencia, las sucesivas y previsibles etapas de una sucesión primaria no se repiten en una sucesión secundaria.

TENDENCIAS ESPERADAS

Como se indicó previamente, los cambios que tienen lugar en un ecosistema, sobre el mismo hábitat, están definidos porque:

- Resulta de la modificación del medio físico por la comunidad.
- Es un proceso direccional.
- Es un proceso ordenado de desarrollo de la comunidad.
- Culmina en un ecosistema estabilizado.

Durante el desarrollo de este proceso de sucesión, se corroboran cambios de importancia en los distintos atributos del ecosistema como resultado de la actividad de los propios organismos: el microclima de los bosques está controlado por el desarrollo de la vegetación arbórea y, en una escala mayor de tiempo y espacio, la composición de la atmósfera (y la de los gases disueltos en agua, en equilibrio con aquella) están regulados por la biosfera.

Tanto a escala mundial como a escala local hay una continua acción del ambiente sobre los organismos y una continua reacción de los organismos sobre el ambiente. Así, el ecosistema va cambiando y los cambios se extienden por decenios, centurias o milenios.

La sucesión va asociada a una tendencia progresiva o direccional, dado que es un proceso de auto organización o de maduración con ciertas características de irreversibilidad. Esto justifica la designación de etapas menos maduras (para las del

comienzo de la sucesión) y etapas más maduras (para las más avanzadas dentro del proceso sucesional).

En el proceso de cambio de la estructura del ecosistema, se modifican una serie de atributos del mismo. Estos cambios son previsible, son regularidades que se verifican en el curso de una sucesión. Estas regularidades se pueden expresar en términos de **energía de la comunidad, estructura de la comunidad, historia biológica, ciclo alimenticio, presión de selección y homeostasia conjunta.**

En relación a los ítems anteriores, los atributos que se consideran son: la productividad primaria bruta, la respiración de la comunidad, las cadenas tróficas y demás atributos que son importantes al momento de realizar los estudios de comunidades.

En los siguientes cuadros, tomados de Odum, Eugene (1985 pp:287), se pueden observar las variaciones de estos atributos, de acuerdo a la etapa de desarrollo del ecosistema:

Atributos del ecosistema	Etapas de desarrollo	Etapas maduras
Energía de la comunidad		
PPB/R	Mayor a 1	Tiende a 1
PPB/B	alta	baja
Biomasa soportada/Energía	baja	alta
PNC	alta	baja
Cadenas de alimentos	lineales	complejas
Estructura de la comunidad		
Materia orgánica total	pequeña	grande
Elementos nutritivos inorgánicos	extrabióticos	intrabióticos
Diversidad de especies	baja	alta
Estratificación y heterogeneidad espacial	poco organizada	bien organizada

Atributos del ecosistema	Etapas de desarrollo	Etapas maduras
Historia biológica		
Especialización de nicho	amplia	angosta
Tamaño de los organismos	pequeño	grandes
Ciclos biológicos	cortos-simples	largos-complejos
Ciclo alimenticio		
Ciclos minerales	abiertos	cerrados
Intensidad de intercambio de elementos nutritivos	rápida	lenta
Presión de selección		
Forma de crecimiento	rápido (r)	lenta (k)
Producción	cantidad	calidad
Homeostasia conjunta		
Estabilidad	mala	buena
Información	baja	alta

En los cuadros anteriores se puede ver cómo los distintos atributos del ecosistema cambian desde las etapas serales hasta la etapa clímax. Estos cambios tienen que ver con el desarrollo de un ecosistema menos organizado hasta un sistema de organización compleja.

Si analizamos los atributos relacionados con la energía en el ecosistema, se ve cómo la producción primaria bruta (PPB) va en aumento desde las etapas serales hasta alcanzar su máxima expresión en la etapa clímax. Sin embargo, la productividad primaria neta (PNC) disminuye conforme aumenta la PPB. El descenso es tal, que tiende a un valor de cero en la etapa clímax. Esto se explica si se analiza el cociente entre la productividad del ecosistema y su respiración. Si bien es cierto que a medida que avanza el proceso de sucesión se verifica un aumento de la biomasa con capacidad fotosintética, también es cierto que se registra un incremento considerable de la porción heterotrófica, que sólo respira. En consecuencia, a mayor biomasa, mayor respiración, por lo que el cociente de productividad versus respiración (P/R) tiende a 1.

Se ve, entonces, como la relación productividad versus biomasa (P/B) disminuye conforme el ecosistema se acerca a la etapa clímax. Si se tiene en cuenta que esta relación es una expresión de la tasa de renovación, ésta se hace más lenta a medida que el ecosistema madura. Lo inverso ocurre en ecosistemas intervenidos por el hombre, transformados en áreas de cultivo, en el que se realizó una regresión. En agrosistemas dedicados al cultivo de plantas anuales o bienales, principalmente, la relación P/B total no sólo no disminuye, sino que aumenta.

Si se considera la relación biomasa del ecosistema versus unidad de corriente de energía, esta relación va en incremento conforme el ecosistema alcanza su etapa de madurez. La cantidad de biomasa permanente sustentada por un ecosistema aumenta hasta un grado máximo que es función de la corriente de energía. Se parte de la base que la corriente de energía en un ecosistema es constante y la cantidad de biomasa es la que va en aumento; esto pone en claro que los vegetales no parecen haber aumentado, en el tiempo evolutivo, su eficiencia de asimilación de energía solar. Es decir, no mejoró el aprovechamiento de la radiación lumínica. Esto hace pensar que la tendencia evolutiva, si hay alguna, es maximizar la cantidad de estructuras perdurables que permite el ciclo de materiales, utilizando sólo en la medida necesaria la energía disponible, siempre en exceso.

Esto lleva a concluir, desde el punto de vista energético, que la productividad neta de la comunidad (PNC) es alta en las etapas serales y, teóricamente, tiende a cero en la etapa clímax. Cuando se dice que PNC tiende a 0, no debe pensarse que la PPB es 0. Por el contrario, ésta va en aumento a medida que un ecosistema se desarrolla, pero cuanto más avanzado sea el estado sucesional, mayor será la cantidad invertida en el aumento y mantenimiento del propio sistema y mayor también el consumo heterotrófico.

El incremento de biomasa total y de las porciones menos activas es, generalmente, el criterio de sucesión más aceptado. Este incremento de biomasa total se atribuye a una capitalización de la producción y su naturaleza asintótica resulta de las relaciones entre producción y biomasa. Aquellos organismos o parte de organismos con tasa de renovación muy lenta y metabolismo bajo aumentan relativamente más que otros.

Si tenemos en cuenta que conforme se desarrolla la sucesión ecológica se manifiesta un incremento en la biomasa, este incremento es el resultado de un número cada vez mayor de poblaciones que resulta en mayor riqueza biológica. Una mayor diversidad de especies se traduce en una mayor diversidad de la oferta de alimento. Por otro lado, la mayor cantidad de materia orgánica muerta, en ecosistemas desarrollados, hace que cobre mayor importancia el circuito de detritos. A la vez, surge un gran número de adaptaciones con ciclos de vida largo y, también, surgen asociaciones y co adaptaciones cada vez más complejas entre los organismos: mecanismos de defensa y auto regulación; desarrollo de tejidos de sostén digeribles por pocos organismos, mimetismo, mecanismos de inhibición de germinación, etc.

Desde el punto de vista del flujo de la energía en el ecosistema, ésta describe una ruta desde los productores primarios hasta el sumidero final de energía. Todo esto le permite a la biocenosis conservar una estructura tal que es capaz de atenuar las perturbaciones del medio físico, fundamentalmente climáticas.

Si se analiza el ciclo de la materia, la concentración de los nutrientes inorgánicos fuera de los organismos es mayor en etapas tempranas de la sucesión y, por ello, están sometidos a mayores fluctuaciones que en etapas más avanzadas. No se debe perder de vista que en estas etapas hay un mayor número de especies anuales o bianuales, en consecuencia, los elementos minerales tomados desde el suelo son devueltos al sistema rápidamente. En contraposición, en bosques o selvas tropicales, los elementos minerales son retenidos más tiempo en las estructuras de los vegetales y son devueltos muy lentamente al sistema. Esto explica por qué en este tipo de ecosistemas hay mayor fertilidad actual pero baja fertilidad potencial, pues, cuando se talan los árboles para establecer cultivos, con ellos se va la mayor parte de los nutrientes. Es decir, que la intensidad de intercambio de material entre organismos y ambiente es rápida en etapas serales (organismos de pequeño tamaño, ciclos biológicos cortos y ciclos minerales abiertos) y se torna cada vez más lento a medida que el ecosistema evoluciona.

El hecho de que los elementos inorgánicos estén cada vez más ligados a la biomasa hace que la ventaja selectiva pase de organismos oportunistas, r- estrategas, en etapas tempranas, a organismos mayores, K- estrategas, con mayor capacidad de almacenamiento, en etapas más avanzadas.

En síntesis, mayor biodiversidad significa:

- ampliación vertical de la estructura;
- cadenas tróficas más largas y complejas;
- mayor número de nichos ecológicos;
- más casos de interacciones bióticas;
- mayor posibilidad de control por parte de los organismos.

Una mayor riqueza biológica se expresa también en una mayor estratificación y heterogeneidad espacial. El espacio se aprovecha de manera más integral. Consecuentemente, hay una mayor cantidad de poblaciones con nichos muy especializados; en ecosistemas jóvenes, sólo los individuos con mayor tolerancia tienen más posibilidad de sobrevivir ya que se ajustan mejor a cualquier tipo de cambio. Pero, cuando el ecosistema avanza en su desarrollo, aumentan las coacciones negativas (sobre todo la competencia) y hay mayor estabilidad micro ambiental; la ventaja selectiva pasa a individuos que esquivan la competencia buscando "huecos", nichos sin utilizar, o bien, ganan en la competencia por ser especialistas en una determinada actividad o rango de factores ambientales.

Si se analizan las formas de crecimiento de los organismos en el curso de la sucesión, las fluctuaciones ambientales son intensas en ecosistemas poco maduros y para sobrevivir a ellas (como especie) se requiere un alto potencial biótico y ciclos biológicos breves. Pero cuando las poblaciones de especies bienales y perennes logran prosperar, las anuales, que deben comenzar de nuevo su ciclo cada año, desaparecen poco a poco, mientras las perennes aumentan en importancia. Las especies bienales poseen una fuerza competitiva mayor que las especies anuales ya que empiezan el crecimiento del segundo año con una mayor cantidad de reservas, acumuladas durante el primer año. En síntesis, si los cambios ambientales son impredecibles, la ventaja competitiva es para quien da respuestas directas.

En las primeras etapas de una sucesión, la estrategia de las poblaciones pioneras es canalizar la energía hacia una producción máxima de semillas (u otros órganos de reproducción). A medida que el desarrollo progresa y se instalan especies de ciclo biológico más largo, la energía se canaliza hacia un mayor tamaño individual y

estrategias de supervivencia no sólo ante las adversidades climáticas sino también ante las interacciones bióticas en aumento.

Si se considera la homeostasia conjunta del ecosistema, la que se entiende como la tendencia de los ecosistemas (sistemas) a permanecer en equilibrio (establecido a lo largo del tiempo) dinámico o meta estable; es quien mantiene al sistema ecológico funcionando en forma balanceada. Según lo expresa Odum, E. (1985), la estrategia conjunta del ecosistema está dirigida a lograr una estructura orgánica tan grande y diversa como sea posible, dentro de los límites impuestos por el suministro de materia y la energía disponibles. Es decir, que sólo aquellos ecosistemas que han desarrollado estrategias tendientes a resistir perturbaciones repetidas o lograr su recuperación después de repetidos desastres impredecibles, han alcanzado estados de equilibrio de largo término, en donde una combinación particular de especies y controles exteriores alcanzan su propio balance.

El carácter del ecosistema puede desviarse de la posición balanceada en respuesta a las variaciones acostumbradas en los controles externos (ej.: períodos secos y lluviosos) y, si la desviación no es grande, tenderá siempre a volver a oscilar regularmente alrededor de su estado original una vez que la presión es eliminada. Las variaciones no comunes o inusualmente fuertes (sequías pronunciadas, inundaciones, fuego) pueden impulsar al sistema lejos del original, o pueden inducir fluctuaciones tan violentas que se logre un nuevo equilibrio.

Las precipitaciones torrenciales tienen efectos mínimos sobre el suelo y la vegetación en estados cercanos al clímax, pero pueden ser muy perjudiciales en estados jóvenes. Si los nutrientes y las capas superficiales del suelo son arrastrados por erosión, el retorno al clímax previo puede ser muy lento o imposible. En contraposición, los ecosistemas más maduros presentan una mayor constancia de todos sus parámetros macroscópicos a través del tiempo. Los cambios de temperatura, humedad, etc., quedan amortiguados, la concentración de nutrientes es regular (bastante constante), etc.

La hipótesis de la sucesión ayuda a entender la dinámica de las comunidades. Al efectuar cualquier cambio en un ecosistema, un entendimiento de la sucesión permite al encargado de manejo predecir si la vegetación evolucionará hacia un pastizal más productivo o a un matorral menos productivo. El clímax es el punto de referencia desde el cual se pueden evaluar cambios o prever el éxito de las estrategias propuestas en el manejo del ecosistema.

BIBLIOGRAFÍA

- Colinvaux, P. (1980) *Introducción a la Ecología*. México: Ed. Limusa.
- Margalef, R. (1981) *Ecología*. Barcelona, España: Ed. Planeta.
- Odum, E.P. (1985) *Ecología*. 3° Edic. México: Ed. Interamericana.