

El Ambiente Biogeoclimático: Desde la Ecofisiología a las relaciones funcionales a nivel de Paisaje

R. Elena-Rosselló^{1*}, V. Gómez Sanz¹, M. Ortega Quero², D. Sánchez de Ron²
y J. M. García del Barrio²

¹ Departamento de Silvopascicultura. Universidad Politécnica de Madrid. EUIT Forestal.
Ciudad Universitaria, s/n. 28040 Madrid. España

² Centro de Investigación Forestal. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria.
CIFOR-INIA. Ctra. de La Coruña, km 7,5. 28040 Madrid. España

Resumen

En este trabajo se aborda una serie de aspectos conceptuales relacionados con la Ecofisiología y la Ecología del Paisaje, ciencias orientadas hacia unos objetos de estudio que constituyen alejados niveles de organización biológica. Tras abordar el problema del cambio de escala, se observan las conexiones posibles, y se hace un análisis de la influencia de la actividad funcional de los vegetales sobre sus formas de vida y su trascendencia espacial y geográfica. Todo ello permite establecer una lista de parámetros ecofisiológicos a distintas escalas susceptibles de conexión con medidas remotas de la vegetación. Por último, se propone una nueva visión ecofisiológica del paisaje, como marco conceptual para el estudio de su funcionamiento.

Palabras clave: Niveles de Organización Biológica, Estructura de los paisajes.

Abstract

The Biogeoclimatic Environment: From Ecophysiology To Functional Relations At Landscape Level

This paper deals with a series of conceptual topics related to Ecophysiology and Landscape Ecology, two ecological sciences devoted to rather distant biological organization levels. After analysing the scale change problem, possible links are observed, following an study of the plant functional activity influence on life forms and their spatial and geographical distribution. A list of plant ecophysiological parameters at different scales susceptible of remote sensed assessment is proposed. Finally, a new ecophysiological approach is depicted, providing a potential conceptual framework for future landscape functional studies.

Key words: Biological Organization Levels; Landscape structure.

Introducción

La Ecofisiología Vegetal, en la que se enmarca la forestal, es una ciencia que nace hace más de cien años en el seno de la geografía vegetal descriptiva, y que en la actualidad constituye una disciplina experimental independiente de carácter funcional ecológico (Lange *et al.*, 1981, citado en Buchmann, 2002). Se trata de la ciencia que aborda el conocimiento de los procesos fisiológi-

cos de las plantas que están influidos por los cambios ambientales (Lambers *et al.*, 1998).

Las plantas, consideradas de manera individual, son por tanto los objetos de su estudio. Esto hace que la ecofisiología engarce temáticamente con lo que en la Ecología se entiende como análisis autoecológico (Kimmins, 1997). Como consecuencia de los estudios experimentales de la Ecofisiología, se han tenido más conocimientos sobre importantes relaciones funcionales, tales como la respuesta ante la luz, las limitaciones estomáticas al intercambio gaseoso foliar, la dependencia térmica de la respiración, etc... Todos estos procesos funcionales se ven enmarcados en un ser vivo y es a ese

* Autor para la correspondencia: relena@forestales.upm.es
Recibido: 28-07-05; Aceptado: 17-08-05.

nivel de organización biológica al que son enteramente aplicables. En consecuencia, su escala espacial de trabajo necesariamente es la estacional, ya que el ser vivo vegetal es inmóvil y no puede compartir más de una estación durante su ciclo vital.

La Ecología del Paisaje, es una ciencia que se inicia antes de que esté establecida la acepción ecológica del concepto paisaje. Es en 1950 cuando Troll define la ecología del paisaje como «el estudio de las relaciones físico-biológicas que se establecen y rigen las distintas unidades espaciales presentes en una región». En esta definición se hace énfasis sobre las relaciones horizontales existentes entre ecosistemas, frente a las relaciones verticales internas de los ecosistemas. Implícitamente, Troll estaba definiendo el nivel de organización superior al ecosistema: El Paisaje.

Diecinueve años después, en 1969, Zonneveld define por primera vez el paisaje desde la perspectiva ecológica como «una parte del espacio sobre la superficie terrestre, formado por un conjunto complejo de ecosistemas, resultando de la actividad de las rocas, el aire, las plantas, los animales y el hombre, que se puede reconocer por su especial fisonomía». En este concepto aparecen como rasgos definitorios «el conjunto complejo de ecosistemas» y la «fisonomía».

Dentro de esa perspectiva ecológica, una definición científica comúnmente aceptada es la de Forman y Godron (1986). Para ellos, paisaje es toda «superficie de territorio heterogéneo compuesta por un conjunto de ecosistemas interactivos que aparece de manera repetida por toda ella». En esta concepción aparecen nítidamente los siguientes rasgos definitorios: «conjunto de ecosistemas interactivos», «en territorio común» y «la aparición repetitiva». Se trata por tanto de un nivel de organización supraecosistémico, que requiere de una escala de trabajo supraestacional, bien sea la escala local o la escala regional.

Entre el ser vivo, objeto de la ecofisiología, y el paisaje, objeto de la ecología del paisaje, se encuentran tres niveles de organización: La población, la comunidad y el ecosistema, de los que solo uno es nivel de integración: el ecosistema. Estos tres niveles permiten establecer el marco organizativo a través del cual se van a establecer las conexiones entre ambos campos disciplinares, marco que de manera sintética se estructura del siguiente modo:

a) La población de individuos de una especie. Nivel de organización pero no de integración, en el que se

manifiesta la diversidad entre individuos de la misma especie mediante los genes que las caracterizan. Se trata de adaptaciones individuales que son el sillar sobre el que actúa la evolución.

La especie en general, es el resultado de los procesos de especiación y de las modificaciones en el espacio que ocupan sus individuos. Morfológicamente resultan en una determinada forma de vida, y funcionalmente en un nicho ecológico multidimensional, en el sentido de Hutchinson (1957). Desde el punto de vista biológico, la especie tiene carácter teórico, que solo se considera como nivel de organización cuando hay convivencia y/o reproducción entre sus individuos, es decir, cuando constituyen una población.

b) Las comunidades vegetales y/o animales, agrupaciones de especies en biotopos que se presentan en un determinado ambiente bioclimático. Se constituyen como niveles de organización, pero no de integración biológica, que carecen de variación geográfica.

c) Los ecosistemas, o conjunto de las comunidades y los biotopos donde se presentan, que tienen una singularidad en cuanto a composición y estructura. Los ecosistemas, al igual que la célula y el ser vivo, se constituyen como niveles de organización e integración biológica, que todavía carecen de variación espacial a escala geográfica.

Con el paisaje, se añade al ecosistema la variación geográfica y la acción antrópica. Se trata de la agrupación de ecosistemas (Forman y Godron, 1986) en la que la variación espacial de la ecosfera (atmósfera más litosfera) (Larcher, 1980), y la acción del hombre han producido una diversificación de la cubierta vegetal permitiendo la coexistencia a escala local o regional de distintos tipos de formaciones vegetales. La variación geográfica da lugar al paisaje natural y la acción antrópica a lo que se denomina paisaje cultural. Así los paisajes constituyen un nivel de organización, pero no de integración biológica.

Con estos antecedentes y teniendo en cuenta las dificultades conceptuales, nos hemos planteado nuestra contribución a este homenaje a la figura del Profesor José Alberto Pardos Carrión, tratando de responder a una serie de preguntas que surgen al abordar el estudio de las conexiones entre los procesos ecofisiológicos y la estructura de los paisajes. Estas conexiones, en la medida en que sean conocidas, permitirán una mejor utilización de los avances en la investigación ecofisiológica en la modelización de la estructura de los paisajes actuales y

de la simulación de los potenciales en escenarios de futuros cambios ambientales. Se trata, por tanto, de abarcar de manera completa aquella parte del gradiente de organización biológica en donde la Ecofisiología tiene realidad y conexiones más o menos directas. Para este grupo de investigadores especializado en la ecología de los paisajes forestales, supone una gran satisfacción participar en este número extraordinario monográfico.

El problema del cambio de escala

El paisaje se presenta entonces como el ultra extremo de esa ordenación biológica, que por su lejanía conceptual presenta importantes dificultades conectivas con el otro extremo: los seres vivos individualmente considerados.

Entre los individuos y los paisajes, existen tres niveles intermedios de organización que se presentan a distintas escalas, extensiones y poderes de resolución geográfica. El paso de un nivel a otro exige por lo tanto un tránsito escalonado que en muy escasas ocasiones es posible obviar, y que exige la consideración de condiciones de desarrollo y estudio muy concretas, acordes con sus respectivas escalas.

Desde otro punto de vista, existe poco paralelismo conceptual entre el ser vivo y el paisaje: el primero es un nivel de integración biológica, en el sentido de Rowe (1961), mientras que el segundo es solo de organización. Esta importante diferencia conceptual ha

marcado un desarrollo independiente de los conocimientos ecofisiológicos y de los del paisaje: los procesos ecofisiológicos son procesos relacionados con el funcionamiento vital de los seres vegetales. En ellos se producen transferencias de agua, materia y energía entre los distintos órganos de las plantas, siempre modulados por los factores ecológicos ambientales (luz, temperatura, humedad atmosférica y edáfica, nutrientes, etc...) que configuran la Ecosfera de Larcher (1980). Inexorablemente, la investigación ecofisiológica ha venido profundizando en el conocimiento de procesos tales como la captación de la luz, la fotosíntesis, el crecimiento, la respiración, los procesos catabólicos, el intercambio de CO₂ y de otros gases, la traslocación de productos fotosintéticos, la toma de agua, la traslocación y bombeo del agua, la transpiración, la absorción de nutrientes, el metabolismo mineral, etc... Por el contrario, los paisajes han sido estudiados profundamente desde el punto de vista de su estructura, y escasamente desde el punto de vista funcional. Se ha analizado la estructura, la composición y configuración de los paisajes, pero queda realmente mucho por conocer sobre los procesos funcionales que se producen en los paisajes. Es decir, se conoce mucho su morfología pero todavía queda mucho por conocer de su «fisiología».

Entre los distintos niveles se establecen conexiones temporales y espaciales que se pueden sintetizar en las dos figuras siguientes.

El ser vivo vegetal (figura 1) responde inmediatamente a las acciones de los factores ecosféricos, dando

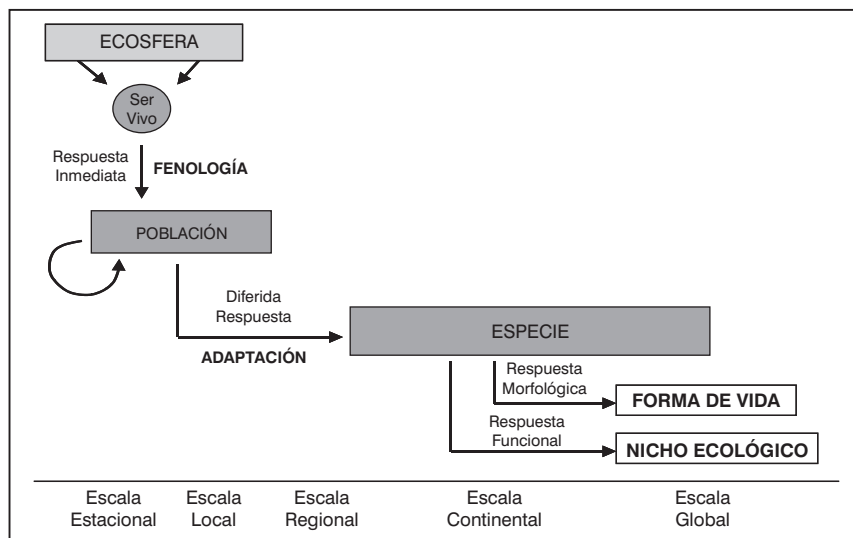


Figura 1. Conexiones a distintas escalas espacio-temporales entre ser vivo y especie.

lugar a las expresiones fenológicas. A través de las poblaciones y la endogamia, se expresan las respuestas diferidas, adaptándose a condiciones ecosféricas determinadas. Finalmente, la especie integra todas las adaptaciones poblacionales expresándose morfológicamente en una Forma de Vida (Raunkajer, 1934), y funcionalmente en un Nicho Ecológico (Hutchinson, 1957). Cada uno de estos niveles de organización se concretan en unas escalas que reflejan de manera creciente los ámbitos biogeoclimáticos, desde el estacional hasta el global.

Por encima del nivel de la especie (figura 2), los nichos ecológicos de las distintas especies permiten su convivencia en una determinada estación, definiendo una concreta comunidad vegetal o biocenosis que es parte esencial del ecosistema. Ascendiendo a las escalas continental y global, el marco biogeoclimático hace que determinados ecosistemas sean los predominantes en las Ecozonas de Schultz (1995). Estas Ecozonas son el soporte abiótico donde se desarrollan los paisajes naturales, cuya estructura es alterada por la acción humana para dar lugar a los paisajes culturales.

A partir de estos conceptos es posible desgranar cuáles son los posibles enlaces entre los distintos niveles implicados. La teórica posibilidad de que se establezcan conexiones entre el ser vivo y el ecosistema existe aun cuando la teoría del supraorganismo de Clemens (1916) esté en entredicho por la escuela de Whittaker (1953). Al ser niveles de integración, ambos entes

constituyen unos sistemas de fronteras relativamente impermeables dentro de los cuales se llevan a cabo procesos internos susceptibles de ser evaluados y monitorizados. Esta realidad ha permitido un rápido avance en la investigación de los procesos ecofisiológicos y del funcionamiento del ecosistema. Por supuesto que cambia la escala pero de acuerdo con Buchmann (2002) se puede establecer una conexión entre ambos en base a los paralelismos recogidos en la figura 3.

Basándose en estos paralelismos, se están llevando a cabo estudios ecosistémicos a partir de una previa información sobre parámetros ecofisiológicos. La conexión ya está definida y es utilizada (1) en la identificación de mecanismos reguladores del balance del carbono forestal, (2) en la investigación de los controles de los flujos de agua en el ecosistema, (3) en la determinación de la contribución de flujos de cada componente al flujo total neto del ecosistema y (4) en el desarrollo de reglas de escalamiento para validar los flujos netos del ecosistema usando mediciones independientes (Buchmann, 2002).

De hecho las conexiones entre los ecosistemas y los paisajes, existen a nivel estructural, pero todavía no se ha avanzado en lo referente al funcionamiento. Tres son las causas para ello: (1) Los paisajes vienen condicionados funcionalmente por la nueva dimensión espacial geográfica, (2) los paisajes son el resultado de la acción del hombre sobre el paisaje natural, y esta acción es muy aleatoria, (3) los paisajes son niveles organizativos

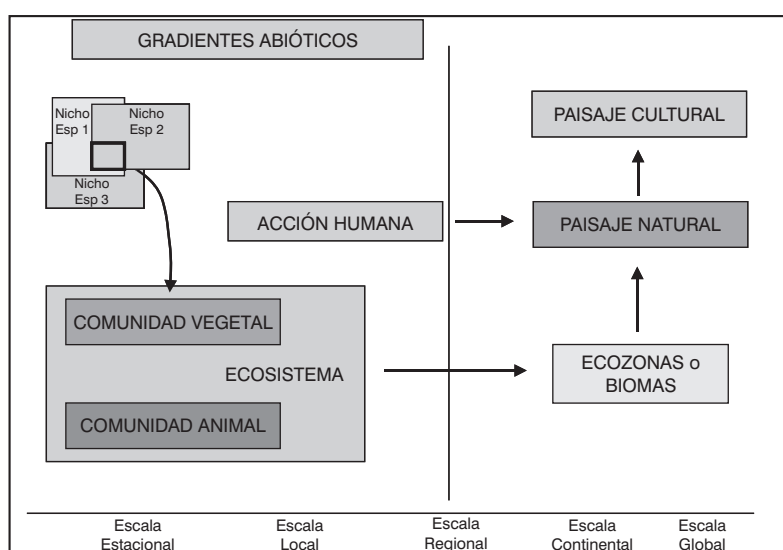


Figura 2. Conexiones entre las especies y los paisajes a través de las distintas escalas.

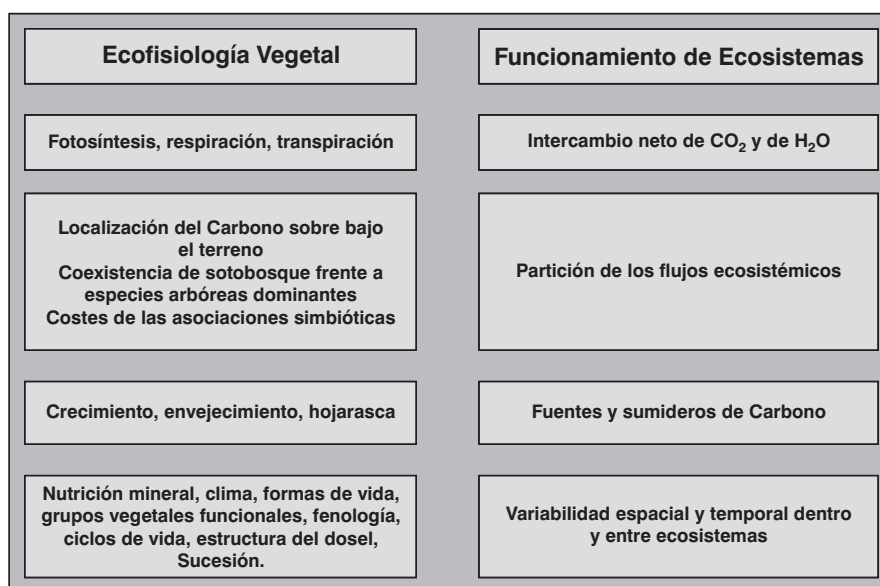


Figura 3. Conexiones entre la ecofisiología vegetal y el funcionamiento de los ecosistemas según Buchmann (2002).

no de integración, en los que los flujos son horizontales y de difícil cuantificación.

Las difíciles conexiones funcionales no nos deben llevar al pesimismo ya que es posible hacer determinadas abstracciones a través de la morfología para de ese modo conectar de manera indirecta los procesos ecofisiológicos con la estructura de los paisajes. Para ello proponemos el desarrollo ascendente expresado en los diagramas de las Figuras 1 y 2: A partir de la regulación de las actividades funcionales de los vegetales mediante los factores ambientales, los procesos ecofisiológicos provocan respuestas adaptativas a largo plazo que se expresan en formas de vida. Las respuestas son necesariamente parecidas en aquellas zonas del mundo en donde los factores son similares, por lo que la expresión geográfica de los procesos ecofisiológicos son las ecozonas o biomas.

De la actividad funcional de las plantas a las formas de vida

La caracterización y comprensión de las limitaciones que los vegetales encuentran para obtener sus recursos básicos y de cómo las plantas usan los recursos finalmente obtenidos, han constituido objetivos básicos de la ecofisiología vegetal desde su nacimiento como ciencia. Esta tarea ha permitido la comprensión sufi-

ciente de la distribución de las plantas y de la respuesta que dan a las condiciones impuestas por el medio físico (clima y suelo) en los distintos ambientes (Terradas, 2001).

Las plantas se localizan en la interfase aire-suelo, generando en ellas una doble necesidad de recursos aéreos (luz y CO₂) y de recursos edáficos (agua y nutrientes). Luz, agua y nutrientes esenciales funcionan directa e indirectamente como recursos energéticos. El agua realiza una función energética en la planta puesto que trasporta materiales en contra de la gravedad, constituyendo una energía auxiliar, extrasomática, por oposición a la energía somática derivada de la fotosíntesis; algunos nutrientes son indispensables para la producción primaria de tal forma que si alguno falta o se encuentra en cantidad insuficiente, la fotosíntesis se detiene, mientras que el agua y los nutrientes actúan también como recursos materiales.

La ecosfera tiene así la capacidad de modular la actividad funcional de los seres vivos, expresada mediante los procesos ecofisiológicos, los cuales han venido preocupando a los científicos desde hace más de 80 años. Hoy día el tema acrecienta su interés por los incipientes cambios climáticos que podrían llegar a cambiar el funcionamiento de algunos ecosistemas (Schimel *et al.*, 2001; Loreau *et al.*, 2001). A lo largo de estos años, los intentos de comprensión de cómo los seres vivos responden al ambiente han pasado por la iden-

tificación de una serie de tipos, los tipos biológicos (estructurales y/o funcionales), para luego clasificar el conjunto de las especies en función de esos tipos. Partiendo de que los tipos se desarrollan evolutivamente como consecuencia de la selección impuesta por las características del medio físico o bien de la rémora que supone una organización preexistente (Herrera, 1992) es de suponer que bajo condiciones ambientales similares la selección favorecerá tipos biológicos similares. Esta predicción se ha visto confirmada por el fenómeno de la convergencia evolutiva entre plantas de países distantes y climas parecidos. Es por ello que las clasificaciones de especies vegetales en tipos biológicos han proliferado más que las de animales.

Desde los tipos biológicos de Raunkjaer (1934) que clasificó las plantas según su estructura basándose en la localización de las yemas vegetativas durante la estación desfavorable, numerosas clasificaciones han sido reconocidas basadas en el uso de los recursos, o en la respuesta a un tipo de perturbación o el papel en el funcionamiento del ecosistema (Noble y Gitay 1996). Box (1996) ya intenta reunir caracteres fenofisionómicos y fisiológicos (relaciones hídricas y metabolismo) para llegar a un sistema de 40 tipos de vegetación potencial dominantes correlacionados con variables climáticas. Reich (1993) llega a la conclusión de que existe una interdependencia relativamente fija entre duración de la hoja de árboles, la superficie foliar, la tasa fotosintética neta y la concentración de nitrógeno para una amplia variedad de especies, formas de vida, sitios y biomas. Así empezó a resultar evidente que las distintas características fisiológicas y estructurales de las plantas se traducen en rasgos funcionales de los ecosistemas y las clasificaciones en tipos funcionales empezaron a proliferar. Lavorel *et al.* (1997) sugieren que hay cuatro tipos básicos de clasificaciones funcionales: las de grupos emergentes (se parte de clasificaciones fisionómicas para encontrar correlaciones con rasgos funcionales), las de estrategias (como la de Grime), las de tipos funcionales estrictos (agrupan especies sin parentesco filogenético pero con papeles similares en procesos ecosistémicos), y las de grupos específicos de respuesta ambiental.

La preocupación por el cambio global origina que la aproximación funcional esté hoy más de moda y en la dirección de dar respuestas en términos de dinámica de la vegetación y ecofisiología. A la vista de que cambios de variables como la concentración atmosférica de dióxido de carbono, la temperatura o la disponibilidad de

agua en especies estudiadas en condiciones controladas producen diferentes efectos en las plantas. Lavorel *et al.* (1997) proponen elaborar modelos predictivos de los efectos de los cambios sobre la base de grupos de comportamiento fisiológico parecido.

En otra escala de detalle, a través de conjuntos de vegetación clasificados en unos relativamente escasos tipos de comportamientos funcionales diferenciados y extrapolados a grandes superficies, mediante el empleo de Sistemas de Información Geográfica, se podrían también elaborar modelos predictivos de los efectos de los cambios. A esta escala, el paisaje y su estructura toman una gran importancia como se verá en los siguientes apartados.

La dimensión geográfica de las formas de vida: las ecozonas

Las especies vegetales presentan un espectro funcional que Hutchinson (1957) conceptúa como su nicho ecológico. Esta visión del nicho es una representación n-dimensional de las tolerancias que presentaban los múltiples factores ecológicos responsables de la existencia de la especie. Desde este concepto teórico se puede trascender a la presencia de las especies en la superficie terrestre mediante la modelización de la distribución geográfica de los distintos factores ecológicos, tanto climáticos como la temperatura, las precipitaciones, etc..., como los edáficos. Esta trascendencia está detrás de las distintas modelizaciones cartográficas de la vegetación potencial (Sánchez Palomares, 2004).

Si se agrupan las especies en sinusias, es decir en grupos de especies de similar forma de vida, a través de sus nichos ecológicos se pueden llegar a modelizar las distribuciones geográficas de los distintos tipos de ecosistema y, por agregación, de las distintas formaciones vegetales. En la mayor parte de los casos los factores ecológicos determinantes de la distribución de las formaciones vegetales del mundo son los climáticos, lo que permite establecer una correlación muy estrecha con la latitud geográfica, dando lugar a una clara distribución zonal de los tipos de formación vegetal. Solamente la irregular disposición de los continentes y océanos, y la variada localización de los sistemas montañosos alteran dicha distribución zonal provocando el descenso latitudinal de formaciones de carácter boreal y el ascenso de formaciones tropicales. Por todas esas circunstancias las formaciones vegetales presentan una

distribución que permite el establecimiento de las Ecozonas. Schulz (1995) las define como aquellas divisiones del planeta que tienen como características propias la interacción de los factores climáticos, morfodinámicos, procesos edafogénicos, condiciones de vida para vegetales y animales, producciones potenciales agrícolas y forestales. En consecuencia, las ecozonas se distinguen por su clima, su relieve, su suelo, sus formaciones vegetales y sus sistemas de uso de la tierra.

A través de ese viaje conceptual estamos completando la conexión entre la ecofisiología y el paisaje, ya que de acuerdo con la definición de ecozonas, éstas presentan unos paisajes naturales característicos que a su vez son alterados mediante sistemas de uso de la tierra también característicos. Las ecozonas son la expresión geográfica de la acción de los factores ecológicos sobre los vegetales, generándose una composición y configuración características de los distintos ecosistemas. Estamos hablando por tanto de la existencia de unos paisajes característicos en cada ecozona, consecuencia de la acción de los factores ecológicos (clima, litología, etc.) y de la acción humana.

Parámetros ecofisiológicos a distintas escalas y su conexión con medidas remotas de propiedades de la vegetación a través de modelos

Muchos procesos fisiológicos relacionados con el funcionamiento de las plantas y la vegetación son susceptibles de ser medidos a distintos niveles (intercambios gaseosos, temperatura, estado de hidratación, etc). En las últimas décadas, el desarrollo de la ecofisiología ha sido espectacular, abordando una amplia variedad de temas. Estos van desde el estudio de los microclimas y condiciones ambientales en el entorno próximo de la planta (ecofisiología más clásica) hasta los estudios mesoescales basados en el establecimiento de balances de energía y materia –agua y nutrientes–. Sin embargo, la mayoría de los estudios ecofisiológicos han sido focalizados a nivel microescálico, circunstancia que ha limitado el conocimiento a los sistemas locales y sus interacciones (Steinhard y Volk, 2003).

El estudio de comunidades enteras desde una óptica ecofisiológica ha adquirido en los últimos años una cierta relevancia, si bien, estudios pioneros como los de Walter (1977) y Bormann y Likens (1979) ya tomaban esa línea. El cambio de escala hace que se considere la

vegetación como el resultado de las relaciones funcionales que no están bajo su control: aspectos como la nutrición mineral, el clima local, las formas de vida y grupos funcionales de plantas, la fenología, la estructura del dosel o la sucesión de la comunidad pueden tratarse atendiendo a su variabilidad espacial y temporal intra-ecosistema y entre ecosistemas (Buchmann, 2002). En este ámbito, los experimentos basados en mediciones de flujos son los que permiten una más clara extrapolación a nivel paisaje de los procesos ecofisiológicos.

Según se va aumentando la escala las medidas se van haciendo menos precisas y su relación con procesos básicos menor ya que concurren nuevos fenómenos en ensamblajes complejos. Sin embargo, las relaciones entre ellos a distintos niveles permiten proponer modelos en los que se parte de un reducido número de variables de entrada (parámetros) para inferir resultados relacionados con el crecimiento, ganancia de carbono, etc. Asimismo, resulta prácticamente imposible separar el balance energético del balance hídrico tanto para las plantas como para la vegetación. Existe una clara relación entre la capacidad de las plantas y vegetación para producir y sus relaciones hídricas. Para absorber CO₂ del aire se necesita abrir los estomas y, por tanto, se pierde más o menos agua por transpiración, constituyendo ésta un mecanismo de refrigeración. Aunque la producción neta potencial de biomasa se relaciona con la temperatura, en muchos ecosistemas la fotosíntesis realizada está más correlacionada con la evapotranspiración real, y puede predecirse a partir de ella.

La disponibilidad de datos de la superficie terrestre obtenidos mediante sensores remotos ha sido una de las principales causas que han impulsado el avance de la ecología terrestre a lo largo de los últimos 30 años (Cohen y Goward, 2004). La respuesta diferencial de las zonas barridas por los sensores a determinadas longitudes de onda del espectro electromagnético ha permitido establecer relaciones entre los valores digitales de la respuesta y ciertas propiedades de la cubierta vegetal. El tratamiento de la información en Sistemas de Información Geográfica (SIGs) ha propiciado a su vez el establecimiento de modelos de funcionamiento a escala básicamente de ecosistema, pero también de paisaje. En este sentido podemos establecer algunas de las principales aportaciones de los datos obtenidos mediante sensores remotos al estudio de la vegetación (Turner *et al.* 2004):

1. Mapas temáticos de cobertura de usos del suelo.

Los índices espectrales de vegetación en su definición más general, y con el NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) como representante más utilizado, han supuesto una poderosa herramienta para la obtención de mapas temáticos de vegetación. Existen distintas aproximaciones dependiendo de la resolución del sensor y la escala de trabajo, aunque merece la pena destacar a escala global la clasificación estandarizada de tipos de coberturas de suelo en 15 clases llevada a cabo dentro del marco del International Biosphere-Geosphere Program (Turner *et al.*, 2004). Para estudios a menor escala, se pueden obtener mapas temáticos que recogen los distintos tipos de formaciones forestales de una zona e incluso la naturaleza de sus especies.

2. Clasificación de masas forestales por clases de edad.

Los cambios en la reflectancia asociados a la edad de la masa que permiten estas clasificaciones están asociados a la diferente proporción de suelo que permanece expuesta, a las características espectrales de las hojas y a las propiedades estructurales del dosel. Usando una única imagen se alcanzan precisiones de en torno al 80% mientras que si se usan múltiples imágenes para detectar los cambios, la precisión se eleva bastante.

3. Estimación del Índice de Área Foliar (LAI).

Se trata de un índice que cuantifica la cantidad de superficie foliar susceptible de intervenir en la fotosíntesis y contribuir a la producción de la planta. Los valores obtenidos mediante sensores remotos son calibrados en función de estimaciones de LAI a distintas escalas y para distintas formaciones de modo que puedan ser integrados en modelos de LUE (eficiencia en el uso de la luz) para cálculos de producción primaria neta (NPP) o producción neta del ecosistema (NEP).

4. Estimación del nitrógeno foliar.

La relación positiva existente entre el nitrógeno foliar y la capacidad fotosintética se ha convertido en la base de muchos modelos a nivel de ecosistema. Existen métodos para detectar el nitrógeno del dosel a partir de sensores remotos lo que permite integrar los datos de concentración en los modelos donde se relaciona con la NPP y las tasas de mineralización de nitrógeno en el suelo.

5. Estimación de biomasa.

En este caso la estimación de la cantidad de biomasa almacenada en la vegetación permite simular los modelos de balance de carbono a nivel local y los *pools* de este elemento a escala regional. Algunos de los modelos de estimación de bio-

masa se basan en las mediciones del NDVI unidas a una detallada información sobre las relaciones alométricas de la vegetación y las distintas fracciones fotosintéticas y no fotosintéticas que componen la biomasa. Otros sensores basados en microondas activas presentan una mayor capacidad de penetración en las distintas formaciones vegetales lo que permite relaciones más directas para el cálculo de la biomasa almacenada en la fracción viva así como otras fracciones como materia orgánica del suelo, etc.

6. Determinación de la altura del dosel.

La altura de la cubierta y la densidad son dos factores importantes en la regulación de la velocidad del viento, la rugosidad superficial, los niveles evapotranspirativos del dosel, y en definitiva las tasas de intercambio de carbono. Dado que muchos de estos mecanismos han sido incorporados recientemente a modelos de procesos a nivel de ecosistema (Williams *et al.*, 2001), las medidas remotas que permiten obtener extensos mapas con la altura del dosel forestal se han convertido en una herramienta de gran utilidad.

7. Balances a distintas escalas en relación a la dinámica del carbono.

Existe una acuciante necesidad de conocer a escala global el metabolismo del carbono no sólo desde el punto de vista teórico sino también práctico, para establecer balances y fijar la aportación relativa de regiones y países al incremento de CO₂. Recientemente se dispone de distintas observaciones y nuevas series de bases de datos y herramientas de medición que, unidas a observaciones ecológicas y fisiológicas a distintas escalas, establecen las bases para la comprensión del mecanismo global del carbono (Canadell *et al.*, 2000). Algunas de estas herramientas se basan en mediciones remotas que permiten calcular parámetros tales como el NDVI, la fenología estacional y la densidad de la vegetación que integrados en modelos sobre biogeoquímica de ecosistemas terrestres (TBMs) o de dinámica global de la vegetación (DGVMs), recogen y procesan datos para el cálculo del balance de carbono a distintas escalas.

Hacia una visión ecofisiológica del paisaje

Como se ha señalado anteriormente, el paisaje presenta no sólo una concepción antropocéntrica sino, en la mayoría de los casos, un origen antropocéntrico. Sin la intervención directa o indirecta del hombre el paisaje

natural estaría constituido por amplias extensiones de unos pocos tipos de ecosistemas únicamente interrumpidos por accidentes geográficos o cambios en las condiciones ambientales que motivarían la transición hacia nuevos tipos de ecosistemas, todo dentro de esas extensas zonas de la superficie terrestre ocupadas por los distintos biomas. La intervención del hombre sobre la vegetación ha generado nuevos usos del suelo y cambios en la dinámica natural de los ecosistemas que implican la aparición de procesos de sucesión secundaria con mucha mayor frecuencia que la que se esperaría como fruto de la incidencia de perturbaciones de origen natural.

Un paisaje en su sentido amplio sería un sistema constituido por un mosaico de teselas del territorio y elementos lineales como redes de comunicación y de corrientes hídricas que las atraviesan, caracterizadas por una estructura y funcionamiento diferencial y por las relaciones de intercambio y flujos horizontales que se establecen entre unas y otras. La ausencia de uniformidad a escala de paisaje caracteriza un sistema donde se dan distintas áreas que actúan como fuente y/o sumidero de materia y energía relacionadas por la turbulencia intermitente del aire, dando como resultado una importante variabilidad espacial (Baldocchi *et al.*, 2000). Esto hace que el transporte tridimensional de energía y materia sea principalmente un proceso estocástico y, consecuentemente, casi imposible de cuantificar con cierta precisión. Además, y salvo en contadas excepciones, un paisaje no tiene unas fronteras claramente definidas, quizás únicamente las impuestas por el relieve en las zonas más abruptas, aunque en su interior las fronteras abundan y marcan las líneas de discontinuidad dentro y entre unos usos del suelo y otros.

Cuando desde el punto de vista de la fisiología se estudia un organismo o un ecosistema, se aborda la economía de los elementos (agua, energía y nutrientes), en su circulación a través de los distintos componentes del sistema y las relaciones de intercambio con el medio circundante. A su vez, los flujos entre piezas del mosaico paisajístico están básicamente canalizados por: (1) el agua, como vehículo de transporte más efectivo, con movimientos laterales regidos por la fuerza de la gravedad; (2) el viento, en su comportamiento más regular e intenso; (3) la actividad biótica (en especial el hombre y los animales domésticos y salvajes).

Al trascender al nivel de paisaje, los intercambios entre componentes son o pueden ser de la misma o superior magnitud que los que se dan de modo interno en-

tre cada uno de los componentes. Por decirlo de alguna manera, la dinámica de interfases (marcada por las zonas de contacto entre por ejemplo usos del suelo) adquiere protagonismo frente a la dinámica de fase estable que caracteriza a un ecosistema. Esta circunstancia se puede ilustrar a partir del ejemplo que va a ser expuesto a continuación.

De acuerdo con la composición y disposición espacial de sus elementos integrantes (hábitats o ecosistemas o usos y elementos lineales), los paisajes muestran distintas tipologías. En la Figura 4 se presenta un ejemplo con tres paisajes simulados, denominados matricial, compartimentado y fragmentado, cada uno de los cuales representa una tipología característica. La génesis de los distintos paisajes se ha desarrollado siguiendo la siguiente metodología. Todos los paisajes presentan el mismo número de usos del suelo (4) y la misma tipología y distribución de elementos lineales, variando únicamente entre uno y otro el número de teselas correspondientes a cada uso del suelo. Sobre las coberturas de usos del suelo se han superpuesto las de elementos lineales y se han generado *buffers* o zonas de influencia entre contactos de 50 m de ancho (25m a cada lado). Las nuevas coberturas incorporan las interacciones generadas por los contactos en una nueva variable denominada orden que es un escalar que va de 1 a 4. Orden 1 son los núcleos de las teselas de cada uso del suelo, es decir el área que queda de restar la superficie ocupada por los *buffers*; Orden 2 corresponde a zonas de contacto entre sólo dos elementos del paisaje, Orden 3 entre tres elementos y Orden 4 a los contactos más complejos entre cuatro elementos.

Desde el punto de vista de su funcionamiento, *el paisaje matricial* tiene más similitud con un ecosistema (un uso del suelo domina y aparecen pequeñas inclusiones de otros usos y elementos lineales de conexión). Este modelo se podría aplicar a paisajes muy antropizados (ej.: paisajes agrícolas centroeuropeos) pero también a paisajes naturales donde la influencia del hombre no se ha manifestado a gran escala (zonas boscosas de montaña, selvas tropicales, etc).

La segunda idealización o *paisaje compartimentado* correspondería a un nivel de intervención humana mayor, con una también mayor proporcionalidad en la distribución de usos del suelo, relacionada probablemente con la optimización de la respuesta a determinadas variables geoclimáticas a nivel local. En algunos casos, como muchos paisajes rurales que se dan en la cuenca mediterránea, corresponden a mode-

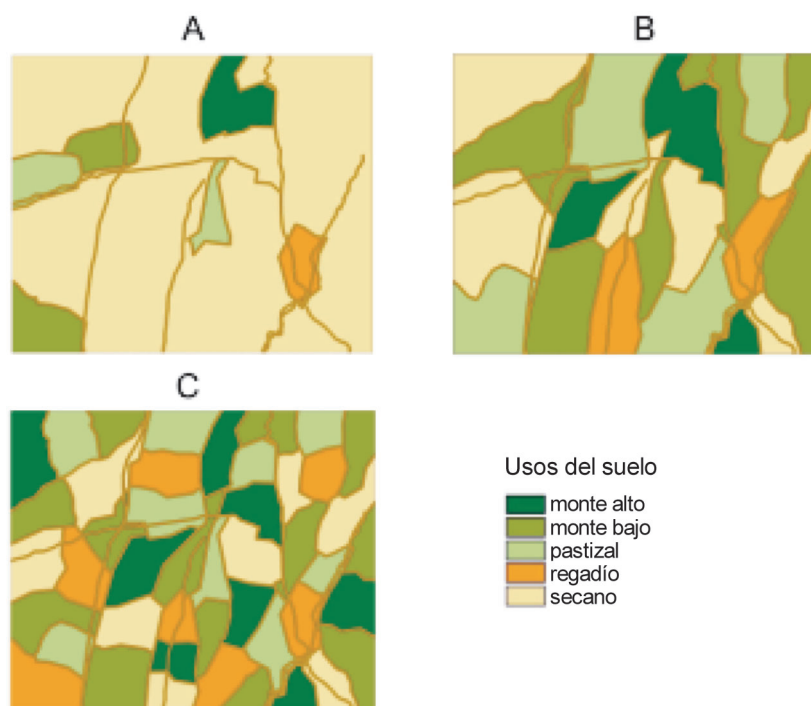


Figura 4. Distintas tipologías de paisaje según la distribución de sus elementos: A. Paisaje matricial; B. Paisaje compartimentado; C. Paisaje fragmentado.

los de uso extensivo de territorios no excesivamente productivos.

Por último el tercer modelo o *paisaje fragmentado* corresponde al nivel más alejado de lo que sería un ecosistema prístino. Existen los mismos usos del suelo que en los dos casos anteriores pero estos se distribuyen a lo largo del territorio sin seguir ningún esquema directamente dependiente de las condiciones geoclimáticas, estando sus patrones originados por variables antrópicas como la propiedad de la tierra, las estrategias económicas asociadas a la comarca o región, etc. Estas tres tipologías de paisaje son casos concretos dentro de un continuo de posibles situaciones.

Desde un análisis clásico de Ecología del Paisaje los índices que caracterizan la estructura de cada paisaje presentan diferencias significativas en los tres tipos de paisajes (Tabla 1). Por ejemplo el número de teselas se da en la proporción 1:2:4, para el paisaje matricial, compartimentado, fragmentado, respectivamente, con el consiguiente aumento de longitud de bordes (TE) y su densidad (ED). Consecuentemente el tamaño medio de las teselas decrece (MPS) y la relación media perímetro/área aumenta (MPAR). Quizás el índice de dimensión fractal sea de los menos sensibles a la división del paisaje (MPFD) ya que no muestra la tendencia esperada. Sin embargo, tanto la diversidad de Shannon

Tabla 1. Valores de los principales índices de paisaje para los tres paisajes simulados, calculados con Patch Analyst de Arc-View 3.2. CA: área total en Ha, NumP: número de teselas, MPS: Tamaño medio de las teselas, TE: perímetro total de las teselas, ED: densidad de bordes de teselas, MPAR: Media de la relación perímetro/área, MPFD: dimensión fractal media de las teselas, SDI: índice de diversidad de Shannon, SEI: índice de equitatividad de Shannon

Tipo de Paisaje	CA	NumP	MPS	TE	ED	MPAR	MPFD	SDI	SEI
Matricial	3.003,8	75	40,05	197.426,27	65,73	555,233	1,380	3,584	0,830
Compartimentado	3.003,8	167	17,99	306.601,54	102,07	578,440	1,378	4,631	0,905
Fragmentado	3.003,8	305	9,85	402.140,44	133,88	625,605	1,374	5,227	0,914

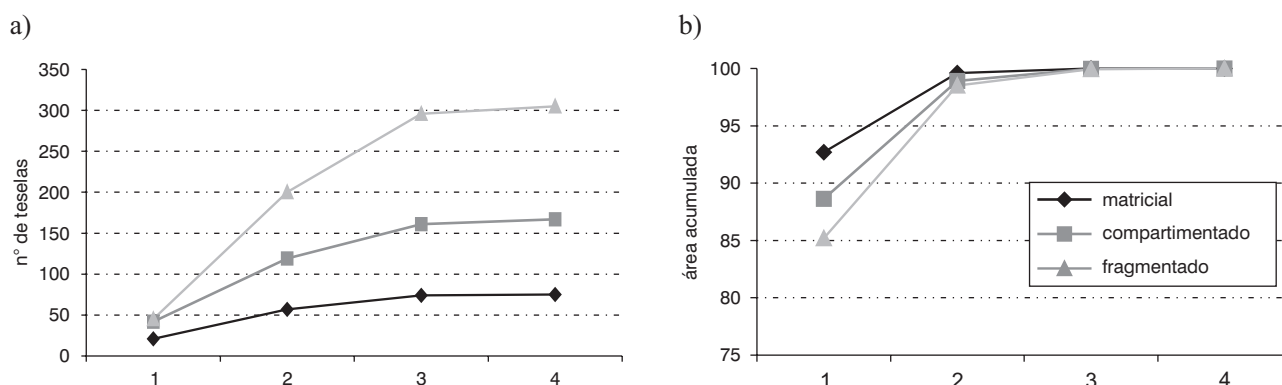


Figura 5. a) Curva acumulada del número de teselas de cada tipo de paisaje en función de su orden (Orden 1 = un solo tipo de uso, Orden 2 = contacto entre dos tipos de uso o elemento lineal, Orden 3 = contacto entre tres y Orden 4 = contacto entre cuatro. b) Curva acumulada del área ocupada por las teselas de cada orden.

(SDI) como la equitatividad (SEI) sí muestran diferencias significativas. En el caso de la diversidad, aparecen tipos de contactos o interfases entre usos que antes no aparecían lo que aumenta el número de clases y por tanto el valor del índice. En cuanto a la equitatividad aumenta según disminuye la dominancia como era de esperar.

En la Figura 5a, se observa que el número de teselas acumulado en función del número de contactos aumenta en todos los paisajes, pero sobre todo en los fragmentados. Estas teselas de orden de interacción creciente (orden 2, 3 y 4) aumentan en el total de la superficie del paisaje a costa de las zonas de orden 1. Como se ve en la figura 5a el aumento se produce fundamentalmente en el número de teselas de orden segundo y tercero, si bien en cuanto a la superficie ocupada por cada uno de los órdenes la relación varía menos (Fig. 5b), perdiéndose un 4,4 % del área de orden 1 del paisaje matricial, alcanzando el descenso el 8% en el paisaje fragmentado.

Recordar por último que en la serie de paisajes simulados la única variable que se ha modificado es el número de teselas, manteniéndose los elementos lineales iguales, circunstancia que no se da en los paisajes reales, ya que un aumento en el número de teselas siempre lleva consigo un aumento en la longitud y densidad de las redes de comunicación, y por tanto nuevas zonas de interacción (elementos del paisaje de segundo orden y superiores) lo que supone un mayor número de núcleos de área más reducida y una proliferación de zonas de interacción que aleja estos paisajes del modelo clásico. Desde un punto de vista de funcionamiento estas diferencias deberían llevarnos a introducir algunos paráme-

tros relacionados con la estructura del paisaje en el planteamiento de modelos, donde a partir de las distintas respuestas de la vegetación se puedan determinar propiedades ecofisiológicas de amplias zonas del territorio.

Referencias Bibliográficas

- BALDOCCHI D.D., LAW B.E., ANTHONI P.M., 2000. On measuring and modelling energy fluxes above the floor of a homogeneous and heterogeneous conifer forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 102, 187-206.
- BORMANN F.H., LIKENS G.E., 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer Verlag, New York.
- BOX E.O., 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science* 7: 309-320.
- BUCHMANN N., 2002. Plant ecophysiology and forest response to global change. *Tree Physiology*, 22: 1177-1184.
- CANADELL J. G., MOONEY H. A., BALDOCCHI D. D., 2000. Carbon metabolism of the terrestrial biosphere: A multitechnique approach for improved understanding. *Ecosystems*, 3: 115-130.
- CLEMENS F.E., 1916. *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Washington; 512 pp.
- COHEN W. B. & GOWARD S. N., 2004. Landsat's role in ecological applications of remote sensing. *BioScience*, 34(6): 535-545.
- FORMAN R.T.T., GODRON M., 1986. *Landscape Ecology*, John Wiley & Sons, New York.
- HERRERA C.M., 1992. Historical effects and sorting processes as a explication for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalism* 140: 421-446.
- HUTCHINSON R.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.

- KIMMINS J.P., 1997. Forest Ecology, Prentice Hall, New Jersey, 596 pp.
- LAMBERS H., CHAPIN F.S., PONS T.L., 1998. Plant physiological ecology. Springer Verlag, Berlin, 540 p.
- LARCHER W., 1980. Physiological Plant Ecology, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- LAVOREL S., McINTYRE S., LANDSBERG J., FORBES T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response disturbance. *TREE* 12: 474-478.
- LOREAU M., NAEEM S., INCHAUSTI *et al.*, 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- NOBLE I.R., GITAY H., 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7: 329-336.
- RAUNKJAER C., 1934. The life-forms of plants and statistical plant geography. Oxford Univ., Clarendon Press, London.
- REICH P.B., 1993. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: «the blind men and the elephant, retold». *Functional Ecology* 7: 721-725.
- ROWE J.S., 1961. The level-of-integration concept and ecology. *Ecol.* 42: 420-427.
- SÁNCHEZ PALOMARES O., RUBIO A., BLANCO A., 2004. Definición y cartografía de las áreas potenciales fisiográfico-climáticas del hayedo en España. I.A.: Sistemas y Recursos Forestales, Fuera de Serie, 13-62.
- SCHIMMEL D.S., HOUSE J.L., HIBBARD *et al.*, 2001. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature* 414: 169-172.
- SCHULTZ J., 1995. The Ecozones of the world. Springer, Berlin, 449 pp.
- STEINHARDT U., VOLK M., 2003. Meso-scale landscape analysis based on landscape balance investigations: problems and hierarchical approaches for their resolution. *Ecological Modelling* 168, 251-265.
- TROLL C., 1950. Die Geographische Landschaft und ihre Erforschung. *Studium Generale. Hidelberg* 3: 163-181.
- TERRADAS J., 2001. Ecología de la Vegetación, Omega, Barcelona, 703 pp.
- TURNER D. P., OLLINGER S.V., KIMBALL J.S., 2004. Integrating remote sensing and ecosystem process models for landscape to regional-scale analysis of the carbon cycle. *BioScience*, 54(6): 573-584.
- WALTER H., 1977. Zonas de vegetación y clima. Ediciones Omega. Barcelona.
- WILLIAMS M., BOND B.J., RYAN M.G., 2001. Evaluating different soil and plant hydraulic constraints on tree function using a model and sap flow data from ponderosa pine. *Plant, Cell and Environment* 24: 571-583.
- WHITTAKER H.A., 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.* 23: 41-78.
- ZONNEVELD I.S., 1969. Land evaluation and Land(scape) Science. Enschede, The Netherlands: International Center, 134 pp.