

# BREVE REVISIÓN DEL DESARROLLO DE LOS CONOCIMIENTOS SOBRE LA DINÁMICA DE LA VEGETACIÓN

**BOCCANELLI**, Silvia Irene<sup>1</sup> y **LEWIS**, Juan Pablo<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Cátedra de Ecología Vegetal  
Facultad de Ciencias Agrarias. UNR  
C.C. Nº 14 (S2125ZAA) Zavalla Santa Fe - Argentina  
<sup>2</sup>CONICET  
E-mail: sboccane@sede.unr.edu.ar

## Resumen

Con el tiempo la vegetación sufre cambios tanto en su composición florística como en la importancia relativa de sus especies. Estos cambios pueden ser fenológicos debido a la estacionalidad, en forma de fluctuaciones debido a variaciones ambientales interanuales, cambios cíclicos cuando ocurre una secuencia recurrente de poblaciones específicas en un sitio determinado, o bien cambios unidireccionales en la vegetación, cuyas etapas constituyen la sucesión vegetal. A lo largo de la historia de la ciencia de la vegetación, se han propuesto distintos modelos y teorías que han tratado de explicar la dinámica y los procesos que ocurren durante la sucesión vegetal. El objetivo de este trabajo es presentar una breve revisión de los mismos.

**Palabras clave:**

procesos sucesionales, cambios en la vegetación, comunidades vegetales, sucesión vegetal.

# BRIEF REVIEW OF KNOWLEDGE DEVELOPMENT ON VEGETATION DYNAMICS

## Summary

---

Vegetation undergoes changes along time in its floristical composition as well as in the relative importance of its species. These may be phenological changes along seasons, fluctuations due to interannual environmental variation, cyclic changes when there is a recurrent sequence of specific populations in a site, and unidirectional changes in vegetation, which are known as plant succession. Along the history of vegetation science different models and theories have been proposed in order to explain the dynamics of such complex systems and the processes which occur during plant succession. The object of this paper is to offer a brief review of them.

**Key words:**

succession processes, plant communities, vegetation changes, plant succession.

La vegetación a lo largo del tiempo sufre cambios tanto en su composición florística como en la importancia relativa de sus especies ya sea en términos de abundancia, cobertura, frecuencia, etc. Los cambios, como emergencia de hojas, floración, fructificación o muerte de las plantas en la estación desfavorable son los cambios fenológicos. Estos influyen en el aspecto estacional de la fisonomía de la vegetación, pero no resultan en cambios en las poblaciones que integran la comunidad. También pueden darse cambios en forma de fluctuaciones como consecuencia de variaciones ambientales, climáticas, etc. en períodos que pueden ser de un año a otro o mayores, causando variaciones en la producción de semillas, establecimiento y supervivencia de plántulas, tamaño de raíces, etc. Los cambios pueden ser cíclicos cuando hay una secuencia recurrente de poblaciones específicas en un sitio determinado, pudiéndose distinguir diferentes fases, cada una marcada por la dominancia de una o varias especies (Burrows, 1990) o cambios unidireccionales que culminan en una comunidad estable y en equilibrio con el clima (Clements, 1916, 1932). Las etapas de estos cambios unidireccionales se denominan etapas serales y en conjunto constituyen lo que se denomina sucesión vegetal. La etapa final estable a la que tienden es la clímax.

Si bien el término sucesión implica una secuencia en el tiempo o en el espacio, en la literatura ecológica se ha usado principalmente para referir a secuencia de cambios en el tiempo. El primero en usar el término en este sentido fue De Luc (1806, citado por Clements en 1916) en sus descripciones de hidroses del norte de Alemania. Sin embargo, el conocimiento de que la vegetación cambia con el tiempo y en particular que esos cambios son posteriores a disturbios es mucho más antiguo. El hombre desde sus orígenes reconoció el efecto que tiene el fuego causado por las tormentas eléctricas sobre los bosques o pastizales. Como también los cambios que se generaban en la vegetación cuando comenzó a cortar y quemar la misma para hacer agricultura. De Candolle en 1820 reconoció a la competencia como una causa del cambio en las comunidades vegetales cuando dijo: "todas las plantas del campo, todas las de un lugar dado, están en estado de guerra unas con respecto a las otras" (Miles, 1991).

Si la sucesión ocurre sobre un área desnuda donde nunca hubo vegetación se la denomina sucesión primaria y si ocurre en áreas que alguna vez han tenido vegetación y ésta ha sido destruida, se la denomina sucesión secundaria (Odum, 1972; Glenn-Lewin et al., 1992).

La sucesión puede obedecer a cambios inducidos por la misma vegetación, en cuyo caso se trata de una sucesión autogénica o puede obedecer a cambios no inducidos por la vegetación, sino a factores ajenos a ella, denominándose en este caso sucesión alogénica (Tansley, 1929). La gradual modificación de la fertilidad del suelo o cambios en la humedad producidos por la acumulación de hojarasca, son ejemplos de sucesión autogénica, mientras que procesos como fuegos espontáneos, huracanes, inundaciones, avalanchas, etc. que al provocar la muerte de las poblaciones del lugar puedan ser reemplazadas por otras, son ejemplos de sucesiones alogénicas (Burrows, 1990).

A lo largo de la historia de la ciencia de la vegetación, han surgido distintas teorías que han tratado de explicar la dinámica de sistemas tan complejos. Clements (1916) fue uno de los primeros en formalizar la idea de la naturaleza dinámica de la vegetación, llamada "teoría sucesional", y consideraba a las unidades de vegetación que denominó formaciones, como "superorganismos" que nacen, crecen, maduran y mueren. De acuerdo con su teoría la dinámica de la vegetación es un complejo pero definido "proceso universal, progresivo y ordenado", a través del cual la comunidad converge hacia un único estado estable que es la "clímax" bajo el control del clima regional. De no mediar algún disturbio, no sufrirá nuevos cambios en su composición florística y en su estructura, aprovechando de la mejor manera los recursos del ambiente (Clements, 1932). Esto es lo que se denomina teoría de la monoclímax.

Tansley (1935) postuló que además del clima otros factores, como la disponibilidad de propágulos, podrían determinar la composición de la clímax, de modo que en una misma región la vegetación podría evolucionar a más de una comunidad climática diferente y a esta teoría se la

denominó policlímax en contraposición a la teoría de la monoclímax de Clements (Burrows, 1990).

En el otro extremo, Gleason (1926) sostuvo que la sucesión es un fenómeno extraordinariamente móvil, no sujeto a reglas fijas y que no necesariamente conduce hacia un camino determinado y predecible. Comparó a la vegetación con un gas confinado en un espacio donde las moléculas se comportan de un modo caótico. Criticó la idea organísmica de la comunidad y postuló que las distintas especies se distribuirían individualmente a lo largo de los gradientes ambientales de acuerdo a sus propios requerimientos, por lo tanto la variación de la composición sería continua en el espacio siendo difícil encontrar dos puntos con idéntica composición florística, por lo que las asociaciones o comunidades florísticamente definidas serían la excepción o una simple coincidencia.

Una cuarta posición fue sostenida por Cooper (1926), quien basándose en las premisas de la universalidad y diversidad del cambio, presentó a la vegetación como una "corriente fluyendo en forma entrelazada". Describió a la dinámica de la vegetación como una conexión dinámica, pasajera, con una visión dependiente de la escala, irreversible, predecible a corto plazo e impredecible a largo plazo.

La vegetación no necesariamente llegará a la clímax, sino que puede detenerse en etapas previas a lo que sería la clímax, que se denominó subclímax, o ciertos disturbios como fuegos recurrentes, modifican la etapa final a la que llega la vegetación (Clements 1932). Para cada una o muchas de estas comunidades que se establecerían en lugar de la clímax Clements acuñó un término *ad hoc*, v.gr: clímax edáfica si es el suelo el que impide a la vegetación alcanzar la clímax. Sin embargo, esto no explica la naturaleza misma de esa comunidad o sus relaciones dinámicas, ya que los distintos tipos de vegetación que se encuentran en un área o bien se estarían convirtiendo en una misma clímax, o serían diferentes partes o fragmentos de la misma clímax (Whittaker, 1953).

De cualquier manera, cuando madura la vegetación, y junto con ella el sustrato y la biota en conjunto, es muy difícil que se llegue a la clímax como la definía Clements (1916), ya que como hemos visto son muchos los

factores que afectan la estructura de la vegetación además del clima, por lo tanto, la vegetación excepcionalmente evolucionaría y llegaría a la clímax. Las comunidades vegetales no son individuos o cuasi organismos, sino que son agregaciones cambiantes de varias especies, constituyendo un patrón complejo de distintas comunidades integradas (Gleason, 1926), pero que en algún momento estos cambios podrían ser menores, es decir, prácticamente imperceptibles y la comunidad se encontraría en un estado estable que sufriría pocas modificaciones a lo largo del tiempo.

Drury & Nisbet (1973) observaron que las especies de la sucesión tardía se encontraban desde el inicio de la misma, y que no había necesariamente un cambio en las especies, sino un cambio en su importancia relativa. En otros casos, unas especies van reemplazando a otras a lo largo del tiempo, por lo cual habría varios caminos o mecanismos de sucesión. Por lo tanto el resultado final de la sucesión sería incierto y la comunidad final relativamente estable no estaría necesariamente en equilibrio y sufriría cambios que pueden ser importantes según los cambios que se producen en el régimen de disturbio al que está sometida la comunidad (Hobbs & Morton, 1999).

Puede ocurrir que luego de un disturbio, la vegetación evolucione hasta alcanzar un estado estable en que la misma no sufre cambios apreciables con el tiempo y conserva indefinidamente su estructura. Este estado estable no es necesariamente la clímax como ha sido definida en el sentido de Clements. La comunidad estable está en equilibrio dinámico con el clima, el suelo y también con el régimen particular de disturbio que exista en el área. Esta comunidad estará controlada por procesos autogénicos y alogénicos que producen cambios constantes dentro de la misma dando como resultado el mantenimiento del estado estable. De no mediar alguna alteración significativa como puede ser un aumento en el nivel de disturbio o por el contrario, la supresión del régimen de disturbio bajo el cual la comunidad permanece en equilibrio, la misma puede sufrir cambios, decaer y eventualmente ser reemplazada por otra comunidad (Lewis, 2001).

Puede ocurrir que en un lugar determinado la vegetación pueda llegar a múltiples estados estables y la dinámica de la vegetación es descrita como un conjunto de estados

estables alternativos, los que difieren marcadamente en la composición de especies y están separados por transiciones abruptas en el espacio o en el tiempo. Las transiciones entre estados pueden ser impulsadas por eventos naturales como sequías extremas, cambios en la composición del suelo, fuegos espontáneos o por la intervención del hombre como manejo del pastoreo, uso del fuego como herramienta agrícola, etc. (Westoby *et al.*, 1989). El modelo de estados y transiciones surgió como explicación a las alternativas de manejo del pastoreo y la estabilidad relativa de los distintos estados estaría acotada al manejo que hace el hombre. Estos modelos no constituyen parte de la teoría ecológica, ya que el enlace entre el modelo y la teoría requeriría mayor cuantificación de los estados y transiciones y una definición más explícita de la escala espacial y temporal (Briske *et al.* 2003).

Hasta hace no mucho tiempo, muchos ecólogos, muy influenciados por el modelo de Clements (1936) consideraban que el mundo natural era fundamentalmente un lugar estable, una colección de comunidades en las cuales cada especie tenía una posición ordenada, y algún disturbio eventual podía resultar en un proceso sucesional ordenado, conduciendo a través de fases subclimácicas de retorno a la clímax original.

Las poblaciones coexisten dentro de la comunidad en equilibrio competitivo o bien, podrían en ciertas circunstancias, convivir en condiciones de no equilibrio (Pickett, 1980) y muchas son las causas que permitirían esto último, aún en el caso de especies con requerimientos similares (Shmida & Ellner, 1984; Wilson, 1990). El hecho de que plantas similares pueden ocupar lugares semejantes o aún el mismo lugar, crearía una incertidumbre en el resultado de la sucesión. La idea de la sucesión como una secuencia más o menos fija de comunidades que se reemplazan unas a otras a lo largo del tiempo, se fue abandonando y en su lugar se fue desarrollando la idea de que puede haber vías sucesionales alternativas (Noble & Slatyer, 1980; Hobbs, 1994).

Pero en las últimas dos décadas, la ecología ha sufrido una verdadera revolución y conceptos que eran considerados firmemente establecidos fueron sometidos a una considerable revisión que condujo a un

cambio de paradigma. El paradigma del estado estable y el equilibrio biológico fue reemplazado por el del no equilibrio (Hobbs & Morton, 1999). Mucho se ha debatido acerca de la validez de estos dos paradigmas tratando de explicar el funcionamiento de los ecosistemas de pastizales bajo pastoreo, contrastando el modelo convencional de procesos continuos y reversibles con el modelo actual de cambios discontinuos y no reversibles como es el modelo de estados y transiciones. Ambos modelos están conceptualmente relacionados con los paradigmas de equilibrio y no equilibrio respectivamente. Pero cuestiones metodológicas han llevado a la percepción de que estos dos paradigmas son mutuamente excluyentes. El paradigma del equilibrio ha enfatizado la regulación y estabilidad interna de los ecosistemas mientras que ha minimizado la importancia de la variabilidad climática y de eventos episódicos sobre el comportamiento de los ecosistemas. En cambio el paradigma del no equilibrio ha minimizado la regulación y estabilidad del ecosistema y destacó la importancia de los disturbios externos como modeladores de la dinámica de los ecosistemas. Este último paradigma implica que el funcionamiento de los ecosistemas es menos predecibles. Por lo tanto esta dicotomía es aparente, y el debate debiera ser redireccionado hacia la integración de los paradigmas (Briske *et al.*, 2003).

Distintos mecanismos pueden operar durante la sucesión (facilitación, tolerancia, inhibición o habilitación) (Connell & Slatyer, 1977; Grubb & Hopkins, 1986), por lo que las vías sucesionales o trayectorias pueden ser muy complejas, o puede haber más de una según la intensidad relativa de los distintos disturbios que modelan la comunidad (Oliver, 1981; Gilmore, 1999). Además hay que reconocer que luego de un disturbio no todos los eventos de colonización son parecidos, algunos ocurren a distancias cortas, otros a muy largas, algunos colonizadores son nuevos para la región, otros no, algunos tienen poco o ningún efecto sobre el ambiente mientras que otros tienen un gran impacto, que involucraría a la comunidad o al ecosistema (Davis & Thompson 2000).

La modelación de la vegetación es producida más que por el disturbio en sí, por el régimen de disturbio, determinado por el tipo de disturbio, la intensidad, el tamaño, esto es el

área de disturbio, y la frecuencia con que ocurre el disturbio (Turner et al., 1998). Si se mantiene en el tiempo un régimen de disturbio, éste forma parte de las condiciones del hábitat y entonces la comunidad madura será el resultado de ese régimen particular de disturbio, y se mantendrá dentro del mismo, por lo cual, en realidad, dejaría de ser un

disturbio para esa comunidad (Bazzaz, 1996). Pero si el régimen de disturbio no es constante, se debe esperar que cuando la comunidad vegetal madure y se estabilice, su composición florística y su estructura pueda ser muy variable (Glenn-Lewin, 1980; Oosterheld & Sala, 1994).

## **Bibliografía**

---

- BAZZAZ, F. A.** 1996. Plants in changing environments. Cambridge University Press, Cambridge.
- BRISKE, D. D.; FUHLENDORF, S. D. & SMEINS, F. E.** 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. *Journal of Applied Ecology* 40: 601-614.
- BURROWS, C. J.** 1990. Processes of vegetation change. Unwin Hyman Ltd. Publ., London.
- CLEMENTS, F. E.** 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington Publication N° 242. Washington DC.
- CLEMENTS, F. E.** 1932. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24: 552-584.
- CONNELL, J. H. & SLATYER, R. O.** 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- COOPER, W. S.** 1926. The fundamentals of vegetation change. *Ecology* 7: 391-413.
- DAVIS, M.A. & THOMPSON, K.** 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81(3): 226-230.
- DRURY, W. H. & NISBET, I. C. T.** 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54(3): 331-368.
- GILMORE, D. W.** 1999. Historical review and current models of forest succession and interference. En: Principles and practices in plant ecology allelochemical interactions. Dakshini, K. M. M. & Chester L. Foy. CRC Press.. Cap. 15 p. 237-251.
- GLEASON, H. A.** 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- GLENN-LEWIN, D. C.; PEET, R. K. & VELEN, T. T.** 1992. Plant succession: theory and prediction. Chapman and Hall, London.
- GLENN-LEWIN, D.C.**, 1980. The individualistic nature of plant community development. *Vegetatio* 43: 141-146.
- GRUBB, P. J. & HOPKINS, A. J. M.** 1986. Resilience at the level of plant community. En: HOPKINS, A. J. M. and LAMONT, B. B. (Eds.). Resilience in mediterranean type of ecosystem. Dr. Junk, Dordrecht: 21-38.
- HOBBS, R. J.** 1994. Dynamics of vegetation mosaics: can we predict responses to global change?. *Ecoscience* 1: 346-356.
- HOBBS, R. J. & MORTON, S. R.** 1999. Moving from descriptive to predictive ecology. *Agroforestry Systems* 45: 43-55.
- LEWIS, J. P.** 2001. La biósfera y sus ecosistemas: Una introducción a la Ecología. Centro de Investigación en Biodiversidad y Ambiente. ECOSUR. Serie de publicaciones técnicas N° 2. Rosario.
- MILES, J.** 1991. Vegetation succession: past and present perceptions. En: Colonization, Succession and Stability. 26<sup>th</sup> Symposium of the British Ecol. Soc. Gray, A. J. Crawley, M. J. & Edwards P. J. (ed.) Blackwell Sci. Pbl., p.1-29
- NOBLE, I. R. & SLATYER, R. O.** 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- ODUM, E.P.** 1972. Ecología. Tercera edición. Ed. Interamericana. México D.F.

**OESTERHELD, M. & SALA, O. E.** 1994. Modelos ecológicos tradicionales y actuales para interpretar la dinámica de la vegetación. El caso del pastizal de la pampa deprimida. *Revista Argentina de Producción Animal* 14: 9-14.

**OLIVER, C. D.** 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3: 153-168.

**PICKET, S. T. A.** 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 238-248.

**SHMIDA, A. & ELLNER, S.** 1984. Coexistence of plants with similar niches. *Vegetatio* 58: 29-55.

**TANSLEY, A. G.** 1929. Succession: The concept and its values. 4<sup>th</sup> International Congress of Plant Sciences, Ithaca, p. 677-686.

**TANSLEY, A. G.** 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284.

**TURNER, M. G.; BAKER, W. L.; PETERSON, C. J. & PEET, R. K.** 1998. Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1: 511-523.

**WESTOBY, M.; WALKER, B. & NOY-MEIR, I.** 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.

**WHITTAKER, R. H.** 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23: 41-78.

**WILSON J. B.** 1990. Mechanisms of species coexistence: Twelve explanations for Hutchinson's "Paradox of the plankton": evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand Journal of Ecology* 13: 17-41.