

- EDDY A. 1977. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. 5: 359-445.
- EDWARDS SR. 1979. In: GCS Clarke & JG Duckett (eds.). Academic Press. London, New York.
- FIFE AJ. 1984. J. Hattori Bot. Lab. 58: 11-58.
- FREY W & KÜRSCHNER H. 1987. Nova Hedwigia 45: 119-136.
- , HERRNSTADT I & KÜRSCHNER H. 1990. Nova Hedwigia 50: 239-244.
- GUERRA J, JIMENEZ MN, ROS RM & CARRION JS. 1991. Cryptog. Bryol. Lichénol. 12: 379-423.
- , ROS RM & CARRION JS. 1992. J. Bryol. 17: 275-283
- HÄSSEL DE MENENDEZ GG. 1984. Cryptog. Bryol. Lichénol. 5: 201-209.
- HORTON DG. 1982. J. Hattori Bot. Lab. 53: 365-418.
- 1983. J. Hattori Bot. Lab. 54: 353-532.
- IRELAND RR. 1987. Mem. New York Bot. Gard. 45: 95-110.
- 1990. Lindbergia 16: 169-179.
- JARAI-KOMLODI M & ORBAN S. 1975. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 21: 305-345.
- JOVET-AST S. 1979. Rev. Bryol. Lichénol. 45: 179-183.
- LEWINSKY J. 1974. J. Bryol. 8: 269-273.
- 1977. J. Hattori Bot. Lab. 43: 31-61.
- 1989. J. Hattori Bot. Lab. 67: 335-363.
- 1992. J. Hattori Bot. Lab. 72: 1-88.
- MAGILL R. 1977. Bryologist 80: 76-82.
- & HORTON DG. 1982. In: P Geissler & SW Greene (eds.). Beiheft 71 Zur Nova Hedwigia: 137-148.
- ROBINSON H. 1971. Bryologist 74: 473-483.
- RUSHING AE. 1985. Amer. J. Bot. 72: 75-85.
- SAITO K & HIROHAMA T. 1974. J. Hattori. Bot. Lab. 38: 475-488.
- SORSA P & KOPONEN T. 1973. Ann. Bot. Fenn. 10: 187-200.
- ZANDER RH & VITT DH. 1979. Can. J. Bot. 57: 292-296.

Bol. Soc. Esp. Briol. (1994) 4: 1 - 3

ESTRUCTURA Y DINAMICA DE LAS COMUNIDADES DE BRIOFITOS

Francisco Lloret

Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals,
Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona

Tradicionalmente, una de las actividades preferidas de los briólogos ha sido la descripción de las pautas de distribución de los briófitos. Casi todas las listas de briófitos, desde inventarios locales a manuales de determinación, incluyen para cada taxon una breve descripción del hábitat en el que se encuentra habitualmente. Tampoco es raro que, en la práctica, este criterio ecológico se utilice para diferenciar algunos táxones, aunque desde un punto de vista ortodoxo no baste para describir una especie. También existen estudios que pretenden aislar los factores ecológicos que determinan la distribución de determinadas especies. En general, se considera que la mayoría de los briófitos tienen un rango ecológico bastante estrecho y bien definido. En otras palabras, su distribución podría ser interpretada sin demasiados problemas en el contexto de la teoría del nicho ecológico, como más adelante expondré.

Queda, sin embargo, por ver hasta qué punto esta teoría es capaz de explicar la estructura y la dinámica de las comunidades de briófitos que habitualmente observamos, es decir, las características de composición, abundancia y ocupación del espacio de las especies que las constituyen. Muchas de las ideas expuestas a continuación corresponden a conceptos bien establecidos entre los ecólogos. Mi intención con ello es proporcionar un marco actualizado de las ideas predominantes en el estudio de la ecología de comunidades de forma que pueda ser útil al briólogo.

En los últimos años, numerosos ecólogos han abogado por el papel de determinados procesos estocásticos, como el régimen de perturbaciones o las constantes fluctuaciones del ambiente en la estructuración de las comunidades lejos de unas condiciones de equilibrio. Así, puede reconocerse una estructura celular de las comunidades determinada por un régimen de perturbaciones que proporciona constantemente nuevas oportunidades de establecimiento. Este establecimiento de nuevos individuos dependería del ajuste de las especies a las condiciones microlocales de la célula y de su capacidad de llegar hasta ella, es decir de su capacidad de dispersión. En períodos entre perturbaciones tendrían lugar las interacciones entre individuos de la misma o de diferente especie.

Resulta evidente que este esquema conceptual debe tener muy en cuenta la escala considerada. Algunos estudios recientes han mostrado la existencia de cambios continuos a una escala de pocos milímetros, en gran parte debidos al crecimiento de los talos ya establecidos. En este caso, cabe pensar en un ajuste continuo del crecimiento de los talos a unas condiciones microlocales que fluctúan constantemente y en el que puede tener cierta importancia la respuesta diferencial de cada especie. A este cuadro de fluctuaciones ambientales cabría añadir la existencia de un régimen de perturbaciones a pequeña escala. En cualquier caso, no hay que descartar que esta intensa dinámica a pequeña escala puede ser un mecanismo de mantenimiento de la estructura de la comunidad a escala mayor.

En el extremo opuesto, a escala regional, a la hora de interpretar ciertas pautas de distribución, por ejemplo de especies raras, cabe evaluar el papel de la existencia de hábitats apropiados para esa especie, pero también de su capacidad de llegar hasta ellos, la cual puede verse limitada no sólo por las constricciones filogenéticas de los mecanismos de dispersión propios de la especie, sino también por la abundancia de poblaciones en las regiones circundantes.

El mismo esquema argumental puede aplicarse a una escala local, en la que probablemente los gradientes ambientales cobran una especial significación entre los briófitos. Diferentes estudios en turberas apuntan a la existencia de amplitudes de nicho relativamente estrechas que evitarían la exclusión competitiva. Sin embargo, incluso a esta escala, las fluctuaciones del medio pueden permitir la coexistencia de especie que viven en un hábitat similar, dado que la exclusión competitiva no tiene tiempo suficiente de producirse.

Es posible, por tanto, reconocer un conjunto de factores que pueden influir en la estructura de la comunidad. La importancia relativa de cada uno de ellos y su significado concreto dependerá de las características concretas de cada comunidad y de la escala considerada.

Selección de hábitat

Para cada especie existen unos ambientes en los que su éxito, medido como crecimiento, supervivencia o reproducción, es mayor como consecuencia de un ajuste evolutivo. Esta idea queda bien representada en las curvas de tolerancia de Shelford, en las que además, se pone de manifiesto la existencia de unos límites, por encima o por debajo de los cuales, la especie no puede vivir. La extensión de esta idea a un espacio multidimensional en el que cada eje corresponde a un factor ambiental, conduce al concepto de nicho ecológico. Una conclusión poco rigurosa de esta concepción llevaría a pensar que cada especie se encuentra en la naturaleza en un único microambiente característico. Es evidente que el hecho de que cada especie pueda tener su óptimo en una combinación determinada de condiciones no implica que sólo pueda encontrarse allí. En realidad, lo que podemos decir es que existen unos límites de tolerancia que indican donde es imposible encontrar una especie. Otro serio problema de intentar explicar la distribución de las especies atendiendo únicamente a su nicho reside en la incapacidad de refutar su veracidad. Siempre es posible pensar que existe un eje o factor ambiental que no hemos valorado y que seguramente desconocemos, pero al que atribuimos la justificación de la segregación observada en la distribución de una especie. En resumen, la selección de hábitat es un mecanismo importante para comprender la distribución de las especies y en consecuencia la estructura de la comunidad, pero por sí solo no nos puede explicar en todos los casos la coexistencia de especies ni por qué en un determinado microlugar se encuentra una especie y no otra.

Competencia

Una primera limitación a la pauta de distribución potencial de una especie sería consecuencia de las interacciones con otras especies. La aplicación del principio de exclusión de Gause nos indica que dos especies coexistirán si, compitiendo por un recurso limitado, presentan alguna diferenciación en sus nichos. De no ser así, una especie será desplazada competitivamente por aquella otra que presente alguna ventaja en el aprovechamiento de los recursos. La rapidez con que se produzca este proceso dependerá de las tasas de crecimiento y establecimiento, así como del tiempo de generación de las especies consideradas. El resultado final a nivel de toda la comunidad es una estructuración en función del fraccionamiento de recursos existentes. Sin embargo, no es fácil ver cómo se produce este fraccionamiento entre especies que coexisten a muy corta distancia. Los escasos datos que se tienen actualmente son poco concluyentes y hacen pensar incluso en la existencia de una interacción positiva entre especies a una escala de pocos milímetros. El beneficio de mantener unas condiciones microlocales de humedad, por ejemplo, compensarían la limitación de crecimiento que representa la existencia de otro talo. Una de las conclusiones que emerge de este cuadro es la importancia de las relaciones de tamaño entre especies como un reflejo de su capacidad diferencial de ocupar el espacio.

Régimen de perturbaciones y establecimiento

Muchos de los hábitats ocupados típicamente por briófitos experimentan una alta frecuencia de perturbaciones. Esto hace que, como conjunto y en oposición a muchas plantas vasculares, se considere a los briófitos como colonizadores. Su tamaño más pequeño y su

menor capacidad de obtener recursos les otorgaría una clara desventaja competitiva. Sin embargo, dado que las perturbaciones se dan a cualquier escala, cabe suponer que también tengan un papel destacado en la estructuración de las comunidades formadas principalmente por briófitos. En realidad, las perturbaciones se incluyen en un ciclo complejo de destrucción, nuevas posibilidades de establecimiento, crecimiento e interacciones entre especies. A diferencia de los mecanismos anteriores, aun suponiendo que no existieran fluctuaciones ambientales, un régimen continuado de perturbaciones no conduce a una situación teórica de equilibrio, en la que las densidades de las poblaciones se mantienen constantes en cada punto del espacio. En realidad, la dinámica de las comunidades estaría fuertemente influida por un factor histórico: la estructura de la comunidad en un momento dado depende de sus características anteriores. Por ejemplo, la colonización de un claro abierto en el suelo estará en parte determinada por la entrada aérea de diásporas y por el banco disponible en el suelo. Otra situación es aquella en la que existe un efecto de prioridad, es decir la ventaja adquirida en la ocupación del espacio por la primera especie que llega es tal, que las especies posteriores en orden de llegada no alcanzan a establecerse con éxito. Si las probabilidades de llegar son similares para varias especies nos encontraremos con un cierto grado de aleatoriedad en la estructura de la comunidad. Otra consecuencia de un régimen continuado de perturbaciones es romper el proceso de exclusión competitiva, permitiendo la coexistencia de especies.

Cabría, pues, preguntarse cuál es el grado de aplicación de estas ideas al mundo de los briófitos. Desgraciadamente no hay demasiadas respuestas a esta cuestión. Gracias a su pequeño tamaño o a su simplicidad estructural, los briófitos proporcionan un material de gran interés para validar numerosos conceptos ecológicos, aunque también presentan importantes inconvenientes, sobre todo en lo que respecta al reconocimiento de individuos o las dificultades de su cultivo. Por otro lado, los briólogos pueden utilizar el bagaje conceptual y metodológico de la Ecología para conocer mejor la biología de estos organismos en lo que respecta a su relaciones con el medio. Esta es la idea que ha guiado estas líneas. No obstante, el camino no es fácil. Para obtener resultados de interés hay que hacer un trabajo riguroso que tenga en cuenta la biología de los briófitos y el rigor metodológico que proporciona la Ecología. Es necesario plantearse preguntas concretas que respondan a temas de interés y que puedan ser resueltas correctamente. A partir de la observación de pautas se pueden establecer hipótesis que incidan en las cuestiones más significativas del problema y que deberán validarse mediante la experimentación.

Algunas referencias útiles

- DIAMOND J. & CASE TJ (eds.). 1986. *Community Ecology*. Harper & Row. New York.
SILVERTON J & LAW R. 1987. *Trends Ecol. Evol.* 2: 24-26
SLACK NG. 1990. *Bot. J. Linn. Soc.* 104: 187-213.

Bol. Soc. Esp. Biol. (1994) 4: 3 - 6