

## LAS PLANTAS ACTINORRIZAS Y LA SUCESIÓN

Francisco BERMÚDEZ DE CASTRO<sup>1</sup>

**RESUMEN.** —Las plantas actinorrizas desempeñan un importante papel en los estadios pioneros de la sucesión ecológica. Tienen la capacidad de fijar el nitrógeno atmosférico y transferirlo en gran parte al suelo. Por este proceso permiten el establecimiento de plantas más exigentes. Se comentan varios ejemplos de plantas actinorrizas en etapas poco maduras, colonizadoras.

**SUMMARY.** —The actinorrhizal plants play a very important role in the pioneer stages of the ecological succession. Due to their ability to fix atmospheric nitrogen important amounts of it are transferred to the soil. That allows more exigent plants to grow. Several examples of actinorrhizal plants in low maturity stages are given.

*The fertility of soils where C. myrtilolia occurs plentifully is an accepted fact. In some evergreen oak woods the species makes a complete ground cover, and could be some importance in forest economy if appreciable fixation of nitrogen occurs in the root nodules.*

P. Montserrat

Se entiende por sucesión ecológica el conjunto de cambios que ocurren en un ecosistema a lo largo del tiempo. Como explica MARGALEF (1977), estos cambios pueden durar siglos o milenios y se superponen a fluctuaciones y ritmos más breves. Es un fenómeno de ocupación progresiva de un espacio, de acción y reacción incesantes y de trama complejísima. Se puede interpretar como un proceso que acumula información encaminada a organizar el sistema de forma que el impacto de los cambios externos sea mucho menor y promueva pocas alteraciones en una organización cada vez más persistente o estable. Intervienen, en mayor o menor grado, las plantas de cada etapa, que, al modificar el entorno, impulsan el proceso sucesional. Por ello, cuanto más influyan en el medio, son más eficaces como elementos positivos de la sucesión.

<sup>1</sup> Dpto. de Ecología. Fac. de Biología. Univ. Complutense. 28040 MADRID.

Las plantas actinorrizas forman un conjunto de especies cuyos individuos tienen en común poseer nódulos radicales fijadores de nitrógeno atmosférico en simbiosis con bacterias actinomicetales del género *Frankia*. Actualmente se conocen 197 especies actinorrizas (tabla I) distribuidas por todo el mundo. Estos sistemas simbióticos fijan cantidades notables de nitrógeno atmosférico, que suponen entradas muy importantes en el suelo, a veces superiores a las recibidas por fertilización convencional. Dichos incrementos se producen cuando se necrosan los nódulos, a través de excretas radicales y por descomposición del lecho de hojarasca. Así, el de *Alnus rubra* Bong. puede tener 30-157 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, y el de *Casuarina littoralis* Salisb., 290. Otra fuente importante de nitrógeno es el agua de lluvia, que, al lavar troncos, ramas y hojas, arrastra nutrientes hasta el suelo. De este modo, el agua de lluvia bajo el dosel de alisos contiene de 2 a 10 veces más nitrógeno que la caída lejos de los árboles.

Tabla I: Plantas actinorrizas

Género	Familia	Orden	Número de especies y variedades noduladas	Especies noduladas en la Península Ibérica e Islas Canarias
<i>Alnus</i>	Betulaceae	Fagales	41	<i>A. glutinosa</i> , <i>A. cordata</i>
<i>Casuarina</i> *	Casuarinaceae	Casuarinales	27	<i>C. equisetifolia</i> , <i>C. torulosa</i>
<i>Ceanothus</i>	Rhamnaceae	Rhamnales	31	
<i>Cercocarpus</i>	Rosaceae	Rosales	4	
<i>Chamaebatia</i>	Rosaceae	Rosales	1	
<i>Colletia</i>	Rhamnaceae	Rhamnales	5	
<i>Comptonia</i>	Myricaceae	Myricales	1	
<i>Coriaria</i>	Coriariaceae	Sapindales	13	<i>C. myrtifolia</i>
<i>Cowania</i>	Rosaceae	Rosales	1	
<i>Datisca</i>	Datiscaceae	Violales	2	
<i>Discaria</i>	Rhamnaceae	Rhamnales	5	
<i>Dryas</i>	Rosaceae	Rosales	4	<i>D. octopetala</i>
<i>Elaeagnus</i>	Elaeagnaceae	Myrtales	26	<i>E. angustifolia</i>
<i>Hippophae</i>	Elaeagnaceae	Myrtales	1	<i>H. rhamnoides</i>
<i>Kentrothamnus</i>	Rhamnaceae	Rhamnales	1	
<i>Myrica</i>	Myricaceae	Myricales	27	<i>M. gale</i> , <i>M. faya</i>
<i>Purshia</i>	Rosaceae	Rosales	2	
<i>Rubus</i>	Rosaceae	Rosales	1	
<i>Shepherdia</i>	Elaeagnaceae	Myrtales	2	
<i>Talguenea</i>	Rhamnaceae	Rhamnales	1	
<i>Trevoa</i>	Rhamnaceae	Rhamnales	1	

\* Se incluye *Allocasuarina*.

Los aportes nitrogenados en suelos con plantas actinorrizas son, pues, considerables. Especies de *Alnus* proporcionan 36-325 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>; *Coriaria*, 192; *Hippophae*, 56-197; *Casuarina*, 58; *Ceanothus*, 60-140; *Dryas*, 12; *Elaeagnus*, 34, y *Myrica*, 9-34 (BOND, 1951; SCHWINZER, 1979; BERMÚDEZ DE CASTRO, 1981). Otra manera de intervenir sobre el suelo consiste en alterar la comunidad microbiana edáfica, lo que repercute en el reciclado de nutrientes (BERMÚDEZ DE CASTRO *et al.*, 1984; BERMÚDEZ DE CASTRO y GUTIÉRREZ MAÑERO, 1985).

#### LAS PLANTAS ACTINORRIZAS EN LA SUCESIÓN

Los cambios en la microflora edáfica, la propiedad de fijar nitrógeno —que llega en algunos casos al autoabastecimiento— y los aportes al suelo ricos en compuestos nitro-

genados permiten a las plantas actinorrizas colonizar terrenos muy pobres y prepararlos para que se instalen otras plantas más exigentes. Por ello desempeñan un papel muy importante en etapas de baja madurez, tanto en sucesiones primarias como secundarias. En la literatura científica se describen muchos casos que ponen de relieve el comportamiento de las actinorrizas en la sucesión.

#### SUCESIÓN EN GLACIAR BAY (ALASKA)

Glaciar Bay está situada al SE de Alaska, donde se retiran los glaciares desde hace unos 200 años, como ocurre en otras regiones de América del Norte y Europa. La sucesión que se establece al desaparecer un glaciar ha sido estudiada por CROCKER y MAJOR (1955) o LAWRENCE (1958), entre otros. En ella intervienen tres especies actinorrizas: *Alnus crispa* (Ait.) Pursh., que cumple una misión muy importante en etapas seriales de baja madurez; *Shepherdia canadensis* Nutt., cuyo papel se desconoce, y *Dryas drumondii* Rich., que aparece en las etapas pioneras y favorece la instalación de *Alnus crispa*.

En algunas zonas de esta región, la trayectoria sucesional discurre como sigue: etapa pionera con *Dryas drumondii* y otras herbáceas y arbustivas. A continuación, siguen matorrales de *Salix* sp. y, luego, la etapa en la que domina *Alnus crispa*, bien en masas puras, bien mezclado con algunos ejemplares de *Populus trichocarea* T. & G. Después de un período de transición, aparecen los bosques de *Picea sitchensis* Carr. con *Tsuga heterophylla* Sarg. y *T. mertensiana* Carr., que constituyen la clímax.

Las morrenas glaciares recién abandonadas tienen pH 8.0-8.4 y cantidades mínimas de N-total y C-orgánico. Mientras el suelo bajo *Populus*, *Dryas* y *Salix* apenas se acidifica, el pH bajo *Alnus* desciende hasta 5.0 al cabo de 30-50 años. Durante esta etapa de alisos, el nitrógeno y el carbono alcanzan valores cercanos a 300 y 5.000 gm<sup>-2</sup>, respectivamente, en los primeros 46 cm de suelo, que posteriormente disminuyen en la etapa de píceas. Estos aportes y el descenso de pH, atribuidos a los alisos y encontrados también en formaciones boscosas con varias especies de *Alnus* y con otras actinorrizas como *Myrica gale* L., permiten la instalación del bosque de coníferas. Por ello se considera que *Alnus crispa*, al modificar el suelo, controla el momento de instalación de *Picea sitchensis* y es la planta clave que permite alcanzar las etapas de mayor madurez y estabilidad.

#### SUCESIÓN EN TERRAZAS FLUVIALES DE NUEVA ZELANDA

En extensas zonas de Nueva Zelanda, *Coriaria arborea* Lind. coloniza un amplio espectro de suelos de aluvión, pero prefiere lugares lluviosos con arenas y gravas, como las terrazas de algunos ríos. A orillas del río Hapuka, SILVESTER (1976) estudió el papel que desempeña en el proceso de colonización de terrazas con cantos rodados. *C. arborea* las recubre rápidamente y deposita una hojarasca abundante y rica en compuestos nitrogenados.

Se puede afirmar que, en los quince primeros años de sucesión, coriaria es la única planta leñosa con capacidad para cubrir el suelo, ya que la presencia de otras leñosas es rara. Con el paso del tiempo disminuye su vigor, de tal forma que, a los cincuenta años, su cobertura resulta insignificante.

Como en el caso anterior, la facultad de fijar nitrógeno y su cesión al ecosistema por la hojarasca determinan la implantación, auge y desaparición de la coriaria y preparan el suelo para que sea colonizado por plantas de etapas más maduras. Se comprobó que todo el nitrógeno de la biomasa y del suelo había sido fijado recientemente, ya que, antes de la etapa de *C. arborea*, el porcentaje de N-total era 0.002% y a los cincuenta años de instalación de la planta alcanzaba 0.30%. Las entradas de nitrógeno durante ese tiempo

dejaron 3-4 t m ha<sup>-1</sup> en la vegetación y 2.5 en el suelo. Al relacionar la cobertura de coriaria con las entradas de nitrógeno se observó que en los años de cobertura máxima (14-20) el incremento medio anual era de 150 kg ha<sup>-1</sup>, mientras que al disminuir el recubrimiento se obtuvieron valores medios de 90 kg N ha<sup>-1</sup>.

Se observa de nuevo cómo la primera planta leñosa colonizadora de un suelo desnudo fija nitrógeno y en un período de tiempo reducido crea las condiciones necesarias para que se alcancen etapas maduras.

#### SUCESIÓN EN LAS COSTAS DE KRAKATAU

Una sucesión secundaria sorprendentemente rápida tuvo lugar a partir de la erupción volcánica que, en 1883, asoló la mayor parte de las islas Krakatau (DOCTERS VAN LEEUWEN, 1936). Ya en 1896 se observaron manchas arbustivas de *Casuarina equisetifolia* L., las cuales, mezcladas con otros arbustos, colonizaban las costas. Catorce años después, *C. equisetifolia* adquirió porte arbóreo (12-15 m) y se extendió por toda la zona costera. En 1919, los bosques de casuarina con árboles de 35 m de altura y 0.5 m de DBH<sup>2</sup> ocuparon la mayor parte de la franja litoral. En 1930, después de preparar el suelo, desaparecieron las casuarinas y se implantó el bosque tropical húmedo.

Aunque no se midió el nitrógeno aportado por *C. equisetifolia*, se poseen datos de otras costas arenosas de características superiores. Así, la acumulación de nitrógeno bajo árboles de treinta años en las islas de Cabo Verde es de unos 58 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (DOMMERGUES, 1963), y en suelos costeros arenosos *Casuarina littoralis* Salisb. proporciona 29 Tm ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> de hojarasca, que ponen en circulación 290 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (SILVESTER, 1977). Estos datos confirman las observaciones realizadas en Krakatau sobre los cambios de vegetación a lo largo del tiempo, en el sentido de que *C. equisetifolia* es el elemento más activo que contribuye a establecer la etapa climácica, superando incluso a otras fijadoras de nitrógeno como leguminosas de los géneros *Canavalia* y *Erithrina*.

#### SUCESIONES EN EUROPA

Otros muchos casos han sido estudiados en diversas situaciones de clima y suelo (BERMÚDEZ de CASTRO *et al.*, 1988), que a veces pueden causar problemas al invadir campos cultivados, como comprobamos con *Colletia paradoxa* (Spreng.) Escal. en pastos argentinos. Si nos referimos exclusivamente a Europa, cabe señalar la cita de MONTSERRAT (1958) sobre *Coriaria myrtifolia* L. que encabeza este capítulo. SILVESTER (1976) opina que las alisedas de *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. son etapas seriales intermedias de robledales, y BRAUN-BLANQUET (1951) describe cómo, en sólo cuarenta años, sobre los limos de un brazo abandonado del RhiN *Alnetum incanae* sustituyó al *Scirpo-Phragmitetum*. También se puede recordar que *Hippophae rhamnoides* L. coloniza dunas costeras y suelos pedregosos de montaña (sedimentos glaciares y fluviales).

En la Península Ibérica, hemos observado la rapidísima colonización de orillas pedregosas de ríos en Guadalajara y de prados gallegos por brinzales de *A. glutinosa*. Lo mismo sucede con *Elaeagnus angustifolia* L. en un *solonchak* cerca de Madrid, y con *Myrica faya* Ait. en arenales costeros portugueses.

Por último, al estudiar la respuesta de los microorganismos edáficos ante la presencia de *Myrica gale* L., fuimos testigos de la rápida recuperación de un matorral y de la colonización de terrenos donde antes no crecía. En la Región de Los Montes (Ciudad Real), *M. gale* se alineaba en las orillas del arroyo del Valle de la Viuda. Allí fijaba nitró-

<sup>2</sup> Diámetro del tronco a 1,30 m del suelo.

geno,  $50.9-3230.1 \text{ nMC}_2\text{H}_2\text{h}^{-1} \text{ g}^{-1(3)}$  según las épocas del año, cantidades importantes para el suelo pobre y muy ácido del valle (GUTIÉRREZ MAÑERO, 1987); contribuía al incremento de la materia orgánica y a potenciar el reciclado del nitrógeno a través de las modificaciones impuestas en los microorganismos del ciclo (GUTIÉRREZ MAÑERO y BERMÚDEZ de CASTRO, 1983). Hace unos años explanaron el valle, arrasaron el matorral e incluso desapareció el arroyo, cuyas aguas tuvieron que excavar un nuevo cauce. Repoblaron más tarde con chopos y pinos, que no tuvieron el éxito esperado.

*M. gale*, libre de competidores, brotó con gran rapidez a orillas del riachuelo y colonizó una mancha higroturbosa donde antes no crecía. Las roturaciones periódicas no lograron desarraigarla, sino que la extendieron cada vez más. Hoy crece vigorosa por la parte media del valle demostrando su carácter pionero, lo embellece con sus flores de aroma delicado y quizá contribuya al crecimiento de los chopos al comportarse como planta nodriza.

#### BIBLIOGRAFÍA

- BERMÚDEZ de CASTRO, F. (1981). In *Productividad Vegetal*. C. Vicente (ed.). 191. Univ. Complutense. Madrid.
- BERMÚDEZ de CASTRO, F. & GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J. (1985). *Studia Oecologica*, 6: 149.
- BERMÚDEZ de CASTRO, F., BURGUETE, I. & SCHMITZ, M.F. (1984). *Studia Oecologica*, 5: 109.
- BERMÚDEZ de CASTRO, F., GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J., MÜLLER, A. & SCHMITZ, M.F. (1988). *Rev. Ecol.*, 1 (en prensa).
- BOND, G. (1951). *Ann. Bot.*, 15: 447.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1951). *Pflanzensociologie*. Springer Verlag. Wien.
- CROCKER, R.L. & MAJOR, J. (1955). *J. Ecol.*, 43: 427.
- DOCTERS VAN LEEUWEN, W.M. (1936). *Krakatau, 1883-1933*. E.J. Brill. Leiden.
- DOMMERMUES, Y. (1963). *Agrochimica*, 7: 335.
- GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J. (1987). Tesis doctoral. Univ. Complutense. Madrid.
- GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J. & BERMÚDEZ de CASTRO, F. (1983). *Anal. Edafol. Agrobiol.*, 42: 1.233.
- LAWRENCE, D.B. (1985). *Amer. Scient.*, 46: 98.
- MARGALEF, R. (1977). *Ecología*. Omega. Barcelona.
- MONTSERRAT, P. (1958). *Nature*, 182: 475.
- SCHWINZER, C.R. (1979). *Oecologia*, 43: 283.
- SILVESTER, W.B. (1976). In *Nitrogen Fixation*. W.E. Newton y C.J. Nyman (eds.). 489. Washington St. Univ. Press. Washington.
- SILVESTER, W.B. (1977). In *A Treatise on Dinitrogen Fixation*. R.W.F. Hardy y A.H. Gibson (eds.). 141. J. Wiley and Sons. New York.

<sup>3</sup> Nanomoles de acetileno por tiempo de incubación ( $\text{h}^{-1}$ ) y por biomasa ( $\text{g}^{-1}$ ).