

AFECTA A NÚMEROSOS PROCESOS ECOLÓGICOS Y EVOLUTIVOS,
PERO APENAS SE HA ESTUDIADO

El ambiente lumínico de los sotobosques ibéricos

■ por Fernando Valladares

El sotobosque alberga el banco de semillas y plántulas que permite la regeneración del bosque y allí también encuentran refugio y alimento numerosas especies animales. La luz del sotobosque influye en la supervivencia y el crecimiento tanto de las plantas, que la necesitan para la fotosíntesis, como de los animales, por su efecto en la temperatura corporal, la orientación y la selección de huésped o pareja. La variedad de formaciones forestales de la península Ibérica da lugar a una gran diversidad de ambientes lumínicos; pero sabemos muy poco sobre cómo es en realidad la luz bajo el dosel del bosque.



La luz que llega al sotobosque influye en numerosos procesos fisiológicos, morfogénéticos y reproductivos de las plantas y los animales que habitan en él. Por este motivo, dicha radiación lumínica -que, como veremos, es compleja y variable- afecta de forma muy significativa al funcionamiento general del ecosistema y desencadena diversos procesos evolutivos, desde adaptaciones a la intensidad media disponible, hasta formas de coevolución entre animales y plantas o parásitos y huéspedes, pasando por la flexibilidad o plasticidad de los seres vivos para

acomodarse a los cambios espaciales y temporales de la luz (1, 2). Hay cuatro rasgos principales de la radiación que tienen relevancia ecológica y evolutiva, por lo que merecen un estudio detallado: la intensidad, la calidad (o espectro), la direccionalidad y la distribución en el tiempo y en el espacio (3).

En el sotobosque, la característica más inmediata de la radiación es que tiene menos intensidad que en el exterior del bosque. Esta radiación atenuada afecta a dos procesos importantes: la fotosíntesis de las plantas y la termorregulación de

numerosos animales, principalmente insectos y reptiles. De esta forma, las distintas especies de plantas y animales se diferencian por el grado de sombra que son capaces de tolerar. En el caso de las plantas, el ambiente lumínico en general -y la intensidad promedio en particular- es un componente muy importante del nicho donde se regenera cada especie (4).

Respecto a la calidad, la luz que llega al sotobosque puede ser de hasta cinco colores diferentes (5). Lo más habitual es que la radiación filtrada y reflejada por las hojas del dosel se en-

La **luz solar directa** tiene un fuerte componente direccional y genera sombras nítidas y contrastadas. Por el contrario, la **luz difusa**, reflejada en las nubes y el cielo, da lugar a sombras vagas e imprecisas.



riqueza en verde al llegar al sotobosque (pues el verde es un color que no absorben las clorofilas) y se empobrece en rojo (que, por el contrario, es un color eficazmente absorbido por dichos pigmentos). Este hecho genera un cambio espectral muy característico, la disminución de la proporción entre rojo y rojo lejano, es decir, entre la cantidad relativa de radiación roja (660 nanómetros de longitud de onda) y la de rojo lejano (730 nanómetros). El rojo queda dentro de la banda de radiación visible, mientras que el rojo lejano no. Las plantas absorben selectivamente la radiación roja, pero no la del rojo lejano, lo cual hace que cambie el espectro general y la proporción entre ambas radiaciones cuando la luz se refleja en una hoja o la atraviesa. Las plantas perciben estos cambios y pueden detectar a través de ellos la presencia de plantas vecinas y, por lo tanto, la inminente competencia por la luz (1,2).

Además de verdoso, el sotobosque puede ser también azulado (cuando los árboles bloquean el sol pero el cielo despejado refleja radiación hacia el sotobosque), anaranjado (cuando los rayos solares penetran hasta el sotobosque a través de pequeñas aperturas en un dosel muy cerrado o bien al atardecer), blanquecino (cuando predomina el cielo nublado o hay niebla) y púrpuro (a primeras y últimas horas del día). Estos cambios espectrales de la luz influyen en el color de los objetos y afectan por tanto a los animales que eligen flores o frutos, perciben rivaletas, huéspedes o presas y se ubican según la forma y el tono del sustrato (6). La al-



teración a los co que no por fen ción lón cos de e espectr miento luz del visión de las fl Por o ne un f y gener das. Po las nub (tambi por este gas e im

teración del espectro afecta sobre todo a los colores físicos, es decir, aquellos que no se originan por pigmentos sino por fenómenos de reflexión y refracción de la luz, como los brillos metálicos de escamas y plumas. Otro cambio espectral importante es el empobrecimiento en radiación ultravioleta de la luz del sotobosque, lo cual modifica la visión que tienen numerosos insectos de las flores y los frutos (3, 6).

Por otro lado, la luz solar directa tiene un fuerte componente direccional y genera sombras nítidas y contrastadas. Por el contrario, la luz reflejada en las nubes y el cielo es multidireccional (también llamada indirecta o difusa por este motivo) y genera sombras vagas e imprecisas. Ambos tipos son im-

portantes en el sotobosque, pero sobre todo la luz difusa (7). Las plantas evitan el sombreado mutuo para capturar la escasa luz que penetra entre el follaje, lo cual demuestra que perciben la dirección predominante y orientan las hojas hacia las regiones más luminosas de su entorno. La luz polarizada es importante precisamente por su notable direccionalidad y los insectos la aprovechan de múltiples maneras, para orientarse, dispersarse, alimentarse y elegir pareja o huésped (6). La luz polarizada es proporcionalmente más importante al amanecer y al atardecer, si bien tienden a atenuar la factores como la nubosidad, el humo o la presencia de cristales de hielo en la atmósfera.

En la doble página anterior, varios haces de luz rompen la penumbra interior de un hayedo asturiano durante el otoño (foto: Antonio Cortizo). A la izquierda, un hayedo del Pirineo navarro sumido en la niebla, fenómeno que atenúa la radiación que llega al bosque. Curiosamente, en estas condiciones el sotobosque es menos oscuro que en días despejados (foto: Fernando Valladares). Debajo, luz roja del atardecer al pie de unos castaños (foto: Manuel Quintana).

Finalmente, la luz del sotobosque es muy variable en el tiempo y en el espacio, lo que multiplica los nichos disponibles y permite la coexistencia de especies que se encuentran activas en distintos momentos u ocupan diferentes microhábitats (4, 8). La variabilidad temporal tiene muy distintas escalas, desde meses hasta horas, pasando por minutos o incluso segundos. Además, no es lo mismo que una misma cantidad de luz llegue por la mañana o por la tarde, pues produce distintos colores, se asocia con distintas temperaturas y alcanza a los organismos en distintos estados fisiológicos. La radiación que llega al sotobosque es particularmente variable a lo largo del día debido al movimiento aparente del sol y a la distribución de las aperturas, grandes o pequeñas, que salpican el dosel y por las que puede penetrar radiación solar directa generando lo que se conoce como *sunflecks* o destellos de sol (9). La intensidad de estos destellos varía mucho según la apertura del dosel. Si es lo suficientemente grande como para que se vea el disco solar completo, la intensidad será la misma que a cielo abierto. Cuando es más pequeña, en cuyo caso la intensidad también se reduce, será proporcional al área del disco solar visible desde el sotobosque debido al efecto penumbra. El viento, al agitar el follaje, permite que llegue más luz al sotobosque, pero también hace que los destellos sean más cortos y numerosos, generando una luz aún más dinámica.

En cualquier caso, son muchas las incertidumbres sobre las implicaciones ecológicas y evolutivas de la luz que llega al sotobosque (1). Una de ellas es si la sombra facilita el asentamiento de otros vegetales en situaciones de aridez. Tradicionalmente se ha considerado que sí, pero hay evidencias de que la competencia por el agua entre las plantas del sotobosque y los árboles del dosel pueden dar lugar a una sombra muy seca, donde tanto la luz como el agua sean factores limitantes (10). En general, no sólo se conocen mal sus efectos, sino la propia luz de nuestros bosques.

Cada dosel tiene su sombra

Es bien sabido que la sombra de un nogal o de un tejo es particularmente oscura, a diferencia, por ejemplo, de la de muchos pinos. Aunque la interven-





ción humana, las perturbaciones, el grado de desarrollo y las características concretas de cada localidad afectan a la densidad y la estructura del dosel del bosque y, por lo tanto, a su capacidad para absorber la radiación incidente, es posible establecer un valor típico promedio para la intensidad de la luz que llega al sotobosque de cualquier formación vegetal (8). En una reciente recopilación de nuestros propios datos, hemos podido ordenar veinte ecosistemas forestales ibéricos en función de la radiación que el dosel dejaba pasar hasta el sotobosque (Figura 1). Estas formaciones abarcaron desde matorrales de salvia de tan solo medio metro de altura hasta hayedos de más

de veinticinco. Tal diversidad fisonómica generó un rango de radiaciones en el sotobosque que osciló entre menos del 5% en el caso de los hayedos y más del 50% en el de los retamares. Los valores de radiación global que llega al sotobosque fueron obtenidos mediante fotografía hemisférica del dosel, un método indirecto que tiene la ventaja de poder integrar y promediar las estimas para períodos temporales largos y, por lo tanto, dar resultados más realistas que medidas puntuales realizadas con sensores (2).

Aparte de la intensidad promedio, son muy escasos los datos sobre el resto de las características de la luz que llega hasta nuestros sotobosques. Por

◀ Los destellos de sol, o sunflecks en terminología científica, juegan un importante papel en la fotosíntesis de las plantas y en el balance energético de los insectos y los reptiles que viven en el sotobosque (foto: Carlos Sanz).



▲ La gestión forestal afecta profundamente a las características de la luz que llega hasta el sotobosque. En sistemas adeshados, como este melojar del puerto de Canencia (Madrid), el sotobosque se hace en promedio más luminoso, pero también más heterogéneo, con puntos umbrosos o soleados muy próximos entre sí. Tales contrastes podrían permitir la coexistencia de un mayor número de especies, tanto animales como vegetales, que en un sotobosque de luz más uniforme (foto: Fernando Valladares).

ejemplo, hay muy poca información sobre el espectro de dicha luz, a pesar de que podría tener rasgos particulares en zonas mediterráneas secas. Una característica de la radiación en el sotobosque de las dehesas mediterráneas, con cielos habitualmente despejados, es su enriquecimiento en luz azul, lo cual no sólo modifica la percepción del color de flores y frutos por parte de los animales, sino que afecta al desarrollo vegetal, ya que las plantas son sensibles a la radiación azul. Otro posible rasgo espectral característico del sotobosque mediterráneo podría venir determinado por las ramas y troncos secos acumulados en el dosel, los cuales

no afectan a la proporción entre rojo y rojo lejano como lo hacen las hojas vivas. Estos bosques podrían generar una luz menos verdosa que sus equivalentes de otras latitudes o de zonas más lluviosas, con las consiguientes implicaciones para las plantas del sotobosque, que no "verían" la presencia de competidores.

La vegetación, causa y consecuencia de la heterogeneidad lumínica

Por regla general, la propia vegetación es la principal causa de heterogeneidad lumínica y, al mismo tiempo, la más afectada (11, 12, 13). La apertura de claros en el dosel del bosque, por ejemplo, supone uno de los cambios lumínicos más bruscos y uno de los principales agentes dinamizadores de las poblaciones y comunidades de animales y plantas. Estos claros tienden a cerrarse rápidamente gracias al creci-

miento lateral de las ramas de los árboles que permanecen en pie, pero el desarrollo más espectacular suele darse en el sotobosque, donde especies de crecimiento rápido son capaces de aprovechar la mayor disponibilidad de luz y ocupar el espacio libre en poco tiempo.

La gestión del bosque afecta directamente a la radiación que absorbe el dosel y, en consecuencia, a las características de la luz que llega hasta el sotobosque. Por ejemplo, aunque el dosel de un encinar matorral, bien conservado y con pocas restricciones hídricas, puede llegar a absorber más del 95% de la radiación, casi como un hayedo, no es lo habitual en nuestro país, donde los encinares absorben en torno al 80% debido en buena parte a la intervención humana y a las prácticas silvícolas. En los sistemas forestales muy aclarados, la luz solar directa llega durante largas horas a muchos puntos del sotobosque y puede generar estrés por exceso de radiación (fotoinhibición) en las plantas menos resistentes (14). En los bosques adeshados o aclarados, el sotobosque se hace en general más luminoso, pero se incrementa también el contraste y la heterogeneidad espacial, con puntos umbrosos y soleados muy próximos entre sí (15). En encinares adeshados con un abundante estrato arbustivo de jaras, la radiación que llega en promedio al sotobosque ronda el 50% de la que recibe el dosel, pero lo más destacable es que en pocos metros se pasa de menos del 20% a más del 80%.

Según la teoría ecológica, estos contrastes permiten la coexistencia de un mayor número de especies vegetales y animales que en un sotobosque donde la luz sea más uniforme (4). Sin embargo, no se ha alcanzado todavía un consenso científico sobre la importancia real de la heterogeneidad lumínica debido a la influencia que ejercen otros muchos factores (dispersión, historia, sequía, perturbaciones) en el ensamblaje de las especies que forman una comunidad determinada. En la actualidad, el papel ecológico de la heterogeneidad lumínica es objeto de numerosos estudios (12, 13, 15), particularmente prometedores en zonas medi-



terráneas donde nunca antes se habían abordado a pesar de que aquí dicha heterogeneidad es muy característica.

El sotobosque de muchos pinares de repoblación densos es particularmente oscuro. La radiación principal llega al sotobosque al amanecer o al atardecer y afecta fundamentalmente a los bordes de la masa. Esta radiación rica en tonos naranjas y rojizos es de baja intensidad y corta duración, por lo que apenas puede ser aprovechada por las plantas para la fotosíntesis y es muy dudoso que tenga algún efecto significativo sobre las comunidades animales. El umbroso sotobosque de estas formaciones artificiales es muy pobre en especies y resulta, además, poco transitable y atractivo para actividades recreativas. Dado que es poco productivo (debido a la sombra que proyectan los árboles) y está muy expuesto a los incendios (por la acumulación de biomasa seca), es recomendable evitar este tipo de repoblaciones y favorecer en lo posible formaciones menos densas y más heterogéneas.

La sombra mediterránea, una gran desconocida

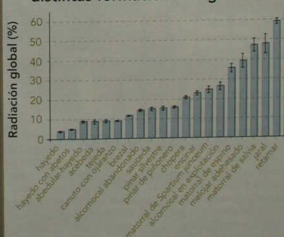
Resulta sorprendente la poca información que tenemos sobre la luz de nuestros sotobosques y la tácita aceptación de hipótesis y modelos de dinámica forestal y sucesión vegetal procedentes de zonas templadas y tropicales sin limitaciones hídricas. La dinámica de apertura y cierre de los claros en el dosel y los procesos de sucesión y reemplazo de especies que siguen a una perturbación, no se ajustan a los mismos patrones ni la luz representa el mismo papel que en los bosques templados de Europa central, que han servido de modelo a la aún poco desarro-

llada ecología forestal mediterránea (4). Además, tanto la gestión forestal como el tipo de intervención en los procesos naturales de dinámica y regeneración son muy diferentes en los bosques mediterráneos y otras formaciones de regiones templadas (16), lo que acentúa también las diferencias en cuanto a las características y la importancia ecológica de la luz que llega al sotobosque.

Las plantas de muchos biomas han sido estudiadas y ordenadas en función de su tolerancia a la sombra, su capacidad para resistir radiaciones intensas y su plasticidad a la hora de adecuarse a distintas intensidades de luz (plasticidad fenotípica). Pero este tipo de información apenas existe para la flora mediterránea. Algunos estudios indican que ciertas especies leñosas mediterráneas, como encinas y coscojas, no responden con agilidad a la luz cuando se las compara con sus equivalentes tropicales, lo que encaja en una estrategia conservadora que les permite sobrevivir a múltiples condiciones adversas, como la sequía y las temperaturas extremas (17, 18). La regeneración natural de muchas especies mediterráneas, que en principio encuen-

▲ La escasa luz que penetra en el sotobosque de los pinares de repoblación densos sólo baña los bordes de la masa al amanecer o al atardecer. Esta radiación, rica en tonos naranjas y rojizos, genera un intrincado patrón de luces y sombras, pero debido a su baja intensidad y corta duración apenas resulta útil para plantas y animales (foto: Fernando Valladares).

Figura 1:
Intensidad de la radiación solar en distintas formaciones vegetales



Radiación global que llega al sotobosque de veinte formaciones vegetales ibéricas. Los datos se expresan como porcentaje respecto a la radiación que incide sobre el dosel forestal y han sido estimados mediante fotografía hemisférica. Las barras que coronan cada columna representan el rango de error estándar.

trán mejores condiciones a la sombra del sotobosque, podría verse comprometida por limitaciones hídricas que pueden llegar a ser particularmente intensas debido a la competencia con los árboles del dosel (10).

El papel de los destellos de sol (*sunflecks*), tan importantes para la supervivencia y el desarrollo vegetal en bosques tropicales y templados húmedos (9, 19), apenas se ha estudiado en las formaciones mediterráneas. Algunas investigaciones actualmente en curso sobre alcornoques de Cádiz y encinares de Madrid demuestran que los destellos de sol aportan aproximadamente la mitad de la radiación disponible en el sotobosque. Por otro lado, la comparación entre alcornoques sometidos a distintos grados de explotación indica que el abandono contribuye a que la luz se vuelva más escasa en el sotobosque. Los destellos de sol



▲ Bellotas germinadas de roble carballo (*Quercus robur*) en un sotobosque de gallego (foto: Antonio Cortizo).



El autor inmerso en el sotobosque de un alcornoque gaditano.

Agradecimientos
A todos aquellos que me han acompañado a estudiar,

medir y disfrutar de la luz del sotobosque, en especial a Teodoro Marañón, Miguel A. Zavala, Juan Arriaga, Regino Zamora, José María Gómez, David Riaño, Emilio Chaveco, Adrián Escudero, Federico Castillo, Bosco Imbert, Lucía Ramírez, Alba Valladares, Beatriz Guzmán-Asenjo y Libertad González.

Dirección de contacto: Centro de Ciencias Medioambientales (CSIC) - C/ Serrano, 115 dpdo. - 28006 Madrid. Correo electrónico: valladares@ccma.csic.es

son más breves, aunque más numerosos y proporcionalmente más importantes, para la flora y la fauna del sotobosque. Si el proceso de abandono continúa, el dosel se va cerrando y empieza a disminuir la heterogeneidad espacial de la luz. Pero aún no es posible estimar los efectos de estos cambios lumínicos sobre la diversidad y la funcionalidad del ecosistema, especialmente inciertos en un escenario de cambio climático donde las plantas mediterráneas han de estar sometidas a mayores sequías y calores (4).

Así, un bajo grado de intervención en alcornoques y encinares podría tener efectos más favorables para el mantenimiento de la biodiversidad que la conservación estricta sin ningún tipo de actuación en el bosque. Entre otros efectos, este tipo de gestión podría asegurar una alta heterogeneidad lumínica y aliviar el estrés hídrico de las comunidades del

La hemeroteca de **Quercus**
Artículos complementarios publicados en *Quercus*

Quercus 136 (junio 1997)

Ref. 5301136 / 3º 90

La importancia de las herbáceas en la colonización del suelo y los recursos hídricos
Joaquín Guerrero.

Quercus 149 (julio 1998)

Ref. 5301149 / 3º 90

¿Cómo debemos plantar las frondosas? Debate
de los arbustos. J.L. Delteil y otros autores.

Quercus 166 (diciembre 1999)

Ref. 5301166 / 3º 90

Aves y eclipses solares: algunos apuntes tomados el pasado 11 de agosto. Angel Hernández.

Quercus 180 (febrero 2001)

Ref. 5301180 / 3º 90

Las dehesas de retama en el sureste seco.
F.I. Pugnaire y otros autores.

Insertamos un boletín de pedidos en la página 76.

sotobosque, pues habría una menor competencia por el agua.

Dado que amplias extensiones de bosque mediterráneo se encuentran protegidas y que es evidente el interés de conservarlo, cada vez cobra mayor importancia investigar aspectos tales como los efectos de la interacción del cambio climático con la luz que llega hasta el sotobosque, así como la forma más adecuada de incorporar dicha luz a la gestión forestal. ☼

Bibliografía

- (1) Valladares, F. (2001). Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia*, 303: 73-79.
- (2) Hogan, K.P. y Machado, J.L. (2002). La luz solar: consecuencias biológicas y su medición. En *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. M.R. Guariguata y G.H. Kattan (eds.). Libro Universitario Regional, EULAC-GEZ. Cartago (Costa Rica).
- (3) Kohen, E.; Santus, R. e Hirschberg, J.G. (1995). *Photobiology*. Academic Press, London.
- (4) Valladares, F. (2003). Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In *Progress in Botany*, 439-471. K. Esser y otros editores. Springer Verlag, Heidelberg.
- (5) Endler, J.A. (1953). The colour of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, 61: 1-27.
- (6) Barbosa, P. y Wagner, M.R. (1989). *Introduction to forest and shade tree insects*. Academic Press, San Diego.
- (7) Canham, C.D. y otros autores (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 620-631.
- (8) Canham, C.D. y otros autores (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests - interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 337-349.
- (9) Chazdon, R.L. y Pearcy, R.W. (1991). The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, 41: 760-766.
- (10) Valladares, F. y Pearcy, R.W. (2002). Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant Cell and Environment*, 25: 749-759.
- (11) Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L. e Iriarte,

- S.V.B. (1999). Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80: 1909-1926.
- (12) Montgomerie, R.A. y Chazdon, R.L. (2001). Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology*, 82: 2-7-7-18.
- (13) Beckage, B. y Clark, J.S. (2003). Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology*, 84: 1849-1861.
- (14) Valladares, F. (2001). Características mediterráneas de la conversión fotoquímica de la luz en biomasa: de órgano a organismo. En *Efectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos*. R. Zamora y F.I. Pugnaire (eds.). CSIC-AET, Granada.
- (15) Valladares, F. y Guzmán-Asenjo, B. (2003). Canopy structure and spatial heterogeneity of light in two understory layers of a Holm oak forest. *Forest Ecology and Management* (en prensa).
- (16) Zavala, M.A. y Oria, J.A. (1995). Preserving biological diversity in managed forests: a meeting point for ecology and forestry. *Landscape and Urban Planning*, 31: 363-378.
- (17) Valladares, F. y otros autores (2002). Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist*, 156: 457-467.
- (18) Valladares, F. y otros autores (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congenic shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 81: 1925-1936.
- (19) Pearcy, R.W. (1990). Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41: 421-453.

AUTOR

Fernando Valladares Ros

Científico titular del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), actualmente está adscrito al Centro de Ciencias Medioambientales. Su principal línea de investigación se centra en la luz como factor

ecológico y ha dedicado varios años a estudiar las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las plantas a distintos ambientes lumínicos en ecosistemas tropicales y mediterráneos. Su principal interés es profundizar en las implicaciones funcionales que acarrea la diversidad de ambientes lumínicos en la península Ibérica, para lo que ha establecido fórmulas de colaboración con otros grupos de investigadores españoles en el seno de redes temáticas como GLOBIMED (www.globimed.net).