

ARTICULOS

Las dunas como ecosistemas: experiencias en Europa, Arabia y Africa

Dunes as ecosystems: Experiences in Europe, Arabia and Africa

C.D.O.: 116.8

KLAUS MÜLLER-HOHENSTEIN

Lehrstuhl Biogeographie, Universität Bayreuth, Postfach 101251, D-8580 Bayreuth, Alemania

SUMMARY

Dunes are very variable formations. They constitute particular ecosystems in all geographic areas of the earth. Continental or inland dunes are found in dry and uncovered areas whereas littoral dunes exist along the coastal marine fringe. Also, fossile marine dunes can be found in humid areas. Within these variations, important relations and differences are found. On the one hand, their ecological situation (removal and accretion of substrate, erosion mechanics, relations of humidity and temperature and floristic composition) while on the other, their historical development in relation to the time factor. Different and numerous sucesional stages which influence their biocenosis can be found. A classification of the dune system is, in itself, quite difficult. However, regional examples that can be defined better exist. At present and in many places, dunes have been greatly modified by the influence of humans (use of land, tourism, etc.). The efforts being made to protect them are aimed at stabilizing their ecosystems. Examples of dunes in Europe, Arabia and Africa are given. Also, impressions concerning the relief of dunes, their importance as specific living areas and problems of their conservation and recuperation are discussed.

RESUMEN

Las dunas son formaciones muy variables. En todas las zonas geográficas de la tierra constituyen ecosistemas particulares. En áreas secas y descubiertas se diferencian dunas interiores o continentales y, a lo largo de la franja costera marina, dunas litorales. Igualmente, pueden localizarse dunas fósiles, en áreas húmedas. En su variabilidad, hay relaciones y diferencias, por un lado, en su situación ecológica (remoción y acreción de sustrato, mecánica de la erosión, relaciones de temperatura y humedad, y composición florística) y, por otro, está su desarrollo histórico, en relación con el factor tiempo. En ellas pueden encontrarse numerosos y diferentes estados sucesionales, que influyen en la biocenosis que portan. Una clasificación de los sistemas dunarios, por sí mismos, es difícil. Sin embargo, existen ejemplos regionales, que pueden ser mejor caracterizados. Actualmente, en muchos lugares, las dunas son profundamente modificadas por influencia humana (uso del terreno, turismo, etc.). Los esfuerzos para su protección están destinados a su estabilización como ecosistemas. Se entregan ejemplos de dunas en Europa, Arabia y Africa. Igualmente, se discutirán impresiones de los relieves de dunas, su significado como sitios específicos de vida, y problemas en su conservación y recuperación.

INTRODUCCION

Las dunas son ecosistemas muy dinámicos y variables. Su variabilidad se debe a las diferentes condiciones de sitio. Ellas se presentan en climas continentales, áridos y semiáridos, como dunas continentales, y también, como un cinturón, relativamente angosto, de dunas litorales, en casi todas

las zonas climáticas. Relieve y sustrato, pero sobre todo las comunidades de vida, son la base de la gran diferenciación de los ecosistemas dunarios. En su variación espacial también influye una dinámica temporal.

La dinámica de los ecosistemas dunarios se explica, antes que nada, por la interrelación entre arenas móviles, vientos constantes y regulares, y

las mareas, creando una gran cantidad de formas estructurales que pueden ser reunidas como sucesiones. También el hombre, hoy en día, coopera con la alteración de las dunas, transformándolas en ecosistemas en peligro. Una mejor comprensión de la flora y vegetación de las dunas se podrá obtener sólo con el conocimiento de las relaciones entre el lugar de vida y la planta.

De estas afirmaciones surge una serie de preguntas y también la estructura de esta conferencia. ¿Cómo pueden describirse las condiciones abióticas de dunas litorales y continentales? y ¿qué consecuencias tienen para las comunidades de estos ecosistemas?, ¿cómo deben adaptarse plantas y animales a ellas? Estas preguntas se tratarán en los dos primeros capítulos. En el tercer capítulo se presentarán ejemplos tomados en Europa, Arabia y Africa, sobre la distribución espacial (zonación) y la secuencia temporal (sucesión) de las biocenosis en dunas litorales y continentales. En el cuarto y último capítulo hablaremos sobre problemas prácticos en la estabilización y protección de los ecosistemas dunarios. Siempre pondremos énfasis en las diferencias y similitudes entre dunas costeras y continentales.

CONDICIONES ABIOTICAS DE DUNAS LITORALES Y CONTINENTALES

Dunas litorales y continentales se diferencian marcadamente, ya en su relieve. Las primeras se presentan, por lo general, como largas franjas paralelas a la orilla, cuya abundancia, altura y ancho, están condicionadas por el sustrato y el clima. Ellas están representadas en las costas de clima equilibrado y seco de los trópicos y subtrópicos, y también en las zonas templadas. Pequeñas extensiones se encuentran en el trópico húmedo y en las costas subpolares.

Las dunas continentales son muy variadas en su forma, pueden aparecer aisladas en regiones rocosas o en campos dunarios de gran extensión, como dunas delgadas que siguen el relieve bajo ellas. Estas pueden, sin embargo, alcanzar varios metros de espesor. Las dunas aisladas (Barjanas), permanentemente trasladadas por el viento, pueden avanzar varios metros en un año, son muy secas y, por ello, no aptas para la vegetación. Pueden presentarse como dunas monticulares formadas por acumulaciones de arena, irregularmente ordenadas (Rhourd) o como dunas longitudinales, donde in-

cluso bajo vientos permanentes el aprovisionamiento de agua es favorable para las plantas. También hay que mencionar las dunas llamadas Nebkkas, en cuya formación tienen importante rol plantas acumuladoras de arena.

También desde el punto de vista climático es posible diferenciar dunas litorales y continentales. Las primeras se encuentran en casi todas las zonas climáticas. Esto significa, bajo diferentes condiciones de precipitación, tanto en cantidad como en distribución estacional, y de duración del período vegetativo, y también con una mayor amplitud térmica, la que, en todo caso, en climas oceánicos es siempre menor.

Precisamente, las grandes oscilaciones térmicas son el primer factor climático que dificulta la vida en los ecosistemas dunarios continentales de zonas secas. Hay que pensar en condiciones térmicas sobre 40°C y variaciones térmicas anuales, entre 25 y 30°C. Aquí, las condiciones son especialmente extremas en la superficie del suelo. Lo mismo es válido para valores de humedad relativa que, sobre el suelo, alcanzan hasta un 5%, pero ya a profundidades de 20-30 cm, muestran valores de 50% y más. Aquí, entonces, las condiciones para la vida animal y vegetal son sorprendentemente buenas, incluso con precipitaciones esporádicas, ya que las favorables condiciones de acumulación de agua de la arena entregan una provisión hídrica suficiente para las plantas. En las capas profundas de la arena el agua está retenida con potenciales que alcanzan hasta 5.000 mm y más, por lo cual, no puede ser extraída por la evaporación. Incluso en lugares desérticos extremos las dunas presentan condiciones hídricas relativamente favorables, como lo atestiguan muchos oasis. Las capas profundas de grandes campos dunarios contienen hasta un 3-5% de agua, la cual por la composición granular de la arena también está disponible para las plantas.

Un factor climático de especial significación y muy efectivo en todos los ecosistemas de dunas es el fuerte viento, que se presenta en forma regular en todas las estaciones del año. Es el factor más importante para las condiciones geológicas de las dunas, porque trae, deposita y retira material, con el cual cubre y descubre las plantas. Además, tiene una acción desecante -reforzada con el transporte de sal y arena- y un efecto mecánico que dificulta la vida animal y vegetal. Por lo tanto, la vida en los ecosistemas dunarios debe estar, en primer lugar, adaptada a los efectos del viento.

También la nutrición de las plantas en regiones de dunas es muy distinta, dependiendo del sustrato y de los nutrientes aportados. Sobre formación de suelo, en sentido estricto, puede hablarse solamente de dunas cubiertas por vegetación durante largo tiempo y, por lo tanto, estables, las cuales en el caso de las dunas litorales se presentan tierra adentro, o para dunas continentales, en lugares con cerca de 200 mm de precipitación anual, o más. El sustrato de las dunas litorales es a menudo muy heterogéneo en lo que se refiere al material de origen y frecuentemente, cerca del mar, relativamente rico en cal y nutrientes, debido a la presencia de conchales o de materiales arrojados por el mar a la playa. En zonas templadas pueden producirse enriquecimientos salinos, debido a la aspersión provocada por el viento. La falta de agua es raramente un problema. Hacia el interior del continente disminuye el contenido de nutrientes, el suelo se vuelve ácido (hasta pH 4), el calcio y las sales son lixiviadas, y los contenidos en nitrógeno y fósforo disminuyen (Wilmanns, 1989). Sólo las dunas grises y pardas, más viejas, contienen pequeñas cantidades de humus y cuando tienen vegetación permiten reconocer los inicios de una génesis de suelo hacia tierras pardas oligotróficas.

Tomando como base el color, se puede inferir también la edad de dunas continentales, sin embargo hay muchas excepciones. Así las arenas rojas se consideran como fuertemente meteorizadas, algo enriquecidas con arcillas y eventualmente con humus, cuando están cubiertas por vegetación. La provisión de nutrientes es raramente problemática, siempre que haya suficiente oferta hídrica. Según datos de Walter y Breckle (1984) en dunas continentales desnudas del desierto de Thar, el agua disponible para las plantas en una profundidad de 1 m es de cerca de 40 mm, y a 2 m, de 100 mm. Por el contrario, en dunas con cubierta vegetal sólo existía un tercio de esta cantidad. La limitada productividad de los serosemes formados allí se debe a la deficiencia hídrica. Las sales tienen importancia sólo en regiones de transición hacia quebradas secas.

Las condiciones bosquejadas aquí *grosso modo*, pueden traer como consecuencia la formación de gradientes ecológicos, como Thannheiser (1988) lo comprobó recientemente en dunas costeras de Islandia. Una representación de esos gradientes permite una mejor comprensión espacial de los ecosistemas de dunas.

Sin duda, el gradiente más importante en los reducidos espacios de dunas litorales tiene una dirección perpendicular a la línea costera, en la cual la graduación de los factores que se nombrarán no sigue una escala lineal. Por otra parte, estos factores no tienen influencia en la zona costera (playa), sino sólo cuando comienzan las dunas primarias. Así aumentan desde la línea costera hacia el interior los siguientes factores:

- Acumulación de arena
- Consolidación de la arena
- Lixiviación de sales
- Formación de suelo y simultánea acidificación
- Número de especies de plantas perennes
- Cubierta vegetal
- Altura de la cubierta vegetal.

En cambio, disminuyen en el mismo sentido:

- Duración y frecuencia de la inundación periódica
- Inundaciones episódicas por marejadas
- Acreción de arenas
- Aporte de nutrientes
- Contenido de calcio
- Efecto generalizado del viento
- Contenido de sal y arena en el aire
- Daños mecánicos en las plantas por efecto del viento
- Número de especies de plantas nitrófilas anuales
- Número de especies de halófitas.

En todo caso, no todos los factores tienen una clara ordenación lineal. Esto lo comprobó Tischler (1990), en un transecto donde midió el contenido de materia orgánica en la arena de dunas.

Es extremadamente difícil esquematizar modelos semejantes para las relaciones de los biótopos en dunas continentales. En condiciones climáticas secas y cálidas, ellas son muy heterogéneas en pequeños espacios y más intensamente influidas por los biótopos vecinos. Sin embargo, se pueden establecer algunas regularidades, dependiendo de la forma y exposición de la duna (frente al viento predominante y a la radiación). Esto es válido para dunas cubiertas con escasa vegetación y, por lo tanto, muy móviles. En grandes campos dunarios, como los del oriente y occidente del Gran Erg y en el Desierto Árabe, se pueden obtener relaciones entre los biótopos de laderas y valles dunarios. Desde el valle dunario, caracterizado por gran es-

tabilidad y acumulación de material grueso hacia la ladera, aumentan los siguientes factores:

- Velocidad del viento
- Transporte de arena
- Acción mecánica sobre las plantas.

Por el contrario, en la misma dirección disminuyen:

- Agua disponible para las plantas
- Contenido en nutrientes
- Contenido en humus
- Contenido en sales.

A pesar de todas las diferencias abióticas entre dunas litorales y continentales hay que destacar que, de todos los procesos que se realizan y de las influencias que reciben los ecosistemas, poseen en común viento constante y transporte de arena, condiciones a las cuales deben adaptarse los organismos.

ADAPTACIONES DE PLANTAS Y ANIMALES A LAS CONDICIONES DE VIDA DE LOS ECOSISTEMAS DUNARIOS

Las condiciones abióticas descritas, tanto para dunas litorales como continentales, demuestran que sólo pocos especialistas vegetales y animales pueden vivir allí y perdurar. Para ello deben de tener distintas adaptaciones. Observemos primero las plantas. Su principal problema reside en que están sometidas a un permanente cambio, de acreción y erosión de arena, traída o retirada por el viento, y para soportarlo tienen que poseer una gran capacidad de regeneración y rápido crecimiento. Se necesitan, para ello, adaptaciones morfológicas y ecofisiológicas, de las cuales sólo veremos las más importantes.

En dunas litorales cerca del mar pueden crecer sólo especies tolerantes a la sal y nitrófilas, ya que deben soportar el ser lavadas y cubiertas por el agua (por ejemplo, diversas especies de *Cakile*). En zonas con muy alta remoción de arena las plantas deben adaptarse al estrés mecánico del constante golpe de los granos, como también al despeje de sus raíces. Una cierta resistencia a la sequía, en este ambiente de alta evaporación, representa una ventaja. Por eso, la mayoría de las especies que pueden vivir allí son esclerófilas y también, en parte, su-

culentas. Muy bien adaptados está una gran cantidad de pastos, que forman rizomas y estolones, que tienen crecimiento intercalar y pueden, por ello, arraigar y perdurar. El más importante, hoy también distribuida en el holoártico, es la "Avena de arena" (*Ammophila arenaria*). Ella soporta muy bien el cubrimiento con arena y puede retenerla mediante su fuerte rizoma. Además forma raíces en los nudos. Sus rígidos culmos soportan el golpe de la arena y favorecen su depósito. *Agropyron pungens* y *Agropyron junciforme*, tolerantes a la salinidad y con resistentes estolones, acompañan a Anmófila en Europa occidental, junto con el buen fijador de arenas *Elymus arenarius*. A las especies leñosas, bien adaptadas a las dunas más viejas del interior, pertenece el Espino de las dunas (*Hippophae rhamnoides*). Walter (1968) presenta muchas especies importantes en su comportamiento fijador de arenas móviles.

En el Mediterráneo, *Poa bulbosa* encontró una forma de adaptación diferente. La base foliar, provista de productos de reserva, es dispersada por el viento y está en condiciones de formar una nueva planta. Igualmente, tiene distribución mediterránea la especie *Sporobulus arenarius*. Varias especies con estolones de este género son importantes fijadores de arena, tolerantes a la sal y pioneras en dunas de costas tropicales y subtropicales, como por ejemplo *S. virginicus* y *S. spicatus*. En esos lugares también tienen éxito algunas Ciperáceas, por ejemplo *Cyperus capitatus*, *C. rotundus* y, especialmente, *C. conglomeratus*. Entre las plantas herbáceas con flores se deben nombrar en primer lugar la ampliamente distribuida liana *Ipomea pes-caprae*, e *I. stolonifera*, cuyos largos tallos reptan sobre la arena, fijándola.

En dunas continentales, además de las difíciles condiciones para el crecimiento vegetal, hay que considerar la especial dificultad en la economía hídrica. En lugares con poca precipitación y largos períodos de sequía es posible encontrar, todavía, dunas que disponen de biótopos en los cuales puede surgir la vida vegetal aun en condiciones desérticas extremas. El papel de fijadores y acumuladores de arena lo ocupan aquí, en primer lugar, los pastos (sin embargo, pocas dunas pueden ser estabilizadas con precipitaciones menores a 200 mm). En la región Saharo-Arábica es muy importante *Aristida pungens*, que ocupa el mismo rol dominante de *Ammophila arenaria* en la zona litoral europea. Otros géneros importantes son *Panicum* y *Lasiurus*, además, las ya nombra-

das especies de Ciperáceas. Las especies de las dunas continentales poseen, por lo general, un sistema radical muy desarrollado, con el cual no sólo alcanzan la profundidad, sino que también, con una ramificación horizontal y superficial, en forma de red, ayudan a sujetar mecánicamente su lugar de vida. Para proteger las raíces de la sequía aparecen las llamadas vainas radicales, cortezas muertas, impregnadas con arena, que rodean el cilindro conductor central de la raíz.

Entre las especies perennes de dunas continentales existe también una gran cantidad de arbustos, de los géneros *Ephedra*, *Retama* y *Calligonum*, todos con una superficie transpiratoria reducida y, además, una cutícula reforzada para protegerse de la transpiración. En todas las especies nombradas, de lugares secos, la fitomasa subterránea supera varias veces la aérea.

Después de una copiosa precipitación queda claro que plantas de dunas continentales tienen también otras estrategias de sobrevivencia. Entonces, aparece muy rápidamente el desierto florido, una flora pluvial de hierbas anuales, tales como *Schismus barbatus*, *Plantago ciliata*, *Anastatica hirochuntica* y otras. Estas especies efímeras eluden la sequía mediante el uso del corto período favorable para completar su ciclo de vida.

Los ejemplos nombrados permiten reconocer que los representantes de algunas familias usan muy bien el biótomo dunario. En primer lugar, se pueden nombrar Poáceas y Ciperáceas; entre las especies herbáceas figuran representantes de las familias Convolvuláceas y Cariofiláceas (comparar con Doing, 1985). Entre las leñosas tienen un papel importante Fabáceas, Poligonáceas, Efedráceas y Quenopodiáceas. Llamen la atención muchas especies vicariantes, cuyos géneros colonizan todos los ecosistemas dunarios en el mundo. Muchas de estas especies dominantes deben considerarse cosmopolitas o subcosmopolitas.

En regiones de dunas continentales, especialmente en las márgenes de los grandes desiertos del viejo mundo, se puede demostrar con muchos ejemplos que las plantas mismas mejoran su biótomo dando origen a complejas biocenosis. Se trata aquí de las dunas denominadas Nebkas, las cuales iniciándose con un individuo vegetal alcanzan tamaños de varios metros de largo y ancho. Sobre todo *Ziziphus lotus*, pero también muchas pequeñas especies leñosas (*Calligonum comosum*, *Haloxylon salicornicum*, y otras), pueden iniciar un proceso semejante.

También organismos animales necesitan algunas adaptaciones cuando escogen los ecosistemas de dunas como lugar de vida. En todo caso se debe decidir, en primer lugar, si ellos eluden parcialmente condiciones como radiación, alta temperatura, sequía, viento, y otros más, o si están adaptados a un nicho ecológico pobre en competencia. Los animales soportan grandes amplitudes térmicas, o son activos en la noche y durante el día viven bajo tierra. Lo mismo vale para aquellos que son sensibles a la luz o que necesitan un determinado grado de humedad.

La fauna psamófila de dunas continentales ha desarrollado formas especiales de adaptación. Muchos de los insectos que viven allí, sobre todo los omnívoros Tenebriónidos, aseguran su provisión hídrica a partir de agua metabólica que se forma al oxidar hidratos de carbono en la respiración. Predadores de estos escarabajos son, por ejemplo, arañas nocturnas. Entre los grandes carnívoros figuran varios reptiles que han desarrollado diferentes maneras para eludir las altas temperaturas diurnas (Vial y Vial, 1974). Como formas especialmente exitosas en la adaptación de los reptiles están aquellos cuyo nombre francés "Poisson de sable" significa literalmente que pueden nadar en la arena.

También la fauna determina parcialmente las siguientes descripciones de secuencias ordenadas de comunidades vegetales de regiones de dunas. Tischler (1990) sostiene que cada zona de dunas litorales posee su propia ave que anida en ella. En el norte de Europa anidan los silbadores de arena y marinos, así como también la Golondrina Marina Enana, que anida en dunas borderas, pobremente colonizadas por vegetación. La Golondrina de las Rompientes vive en dunas primarias; la Gaviota Plateada y el Pato Real, por el contrario, en dunas altas secundarias y terciarias.

COMUNIDADES VEGETALES DE DUNAS LITORALES Y CONTINENTALES: EJEMPLOS DE EUROPA, ARABIA Y AFRICA

Las comunidades vegetales bien diferenciadas y ordenadas en forma regular, en el litoral, fueron tempranamente reconocidas y representadas como modelo. Las primeras descripciones se hicieron en base a formaciones y permitían una visión sinóptica muy amplia. Posteriores bosquejos de la secuencia de comunidades vegetales, trabajados con métodos

fitosociológicos, entregan una visión más profunda y permiten reconocer las interrelaciones ecológicas. Los primeros sintaxa superiores de las comunidades de dunas, por ejemplo *Ammophiletalia* fueron descritos por Braun Blanquet, ya en 1921, y la asociación de ese orden, *Agropyretum boreo-atlanticum* (Br.-Bl. et de Leeuw.) Tx. 1937, fue descrita hace ya más de 50 años, como la comunidad característica de las dunas primarias en playas de arenas europeas.

No es sorprendente que siempre se presente la misma secuencia de comunidades en el gradiente bosquejado anteriormente, desde la costa hacia el interior, lo que ha permitido describir perfiles, transectos, catenas, con el significado de secuencias ecológicas. Este pensamiento fue acuñado en un pasado ya lejano por la sociología sigmatista. Gehu (1977, 1986a, 1986b), Gehu *et al.* (1987) y Doing (1981, 1985) realizaron grandes avances metodológicos así como también colecta de material sobre el particular. La representación de asociaciones de dunas litorales con geosigmetas es aquí muy útil. Pero sin embargo no se debe perder de vista que, con estos métodos, no sólo se describen gradientes ecológicos, sino también estadios de desarrollo de los distintos componentes de la serie y también estadios de la sucesión. Esto es válido, sobre todo, cuando se investiga y representan cambios antropogénicos en la zonación litoral. En los estadios de sucesión se puede tratar tanto de degradación como de regeneración. Ahora se remarcará la especial complejidad de los ecosistemas de dunas en su desarrollo tanto espacial como temporal.

Se presentarán primero modelos geosigmatistas de las costas europeas, para lo cual avanzaremos de norte a sur. Después se bosquejarán las costas tropicales y subtropicales de Arabia. Dunas continentales no han sido estudiadas como para que sirvan de modelo. Esto se debe a que sus gradientes son poco marcados y a la gran inestabilidad de estos ecosistemas. Sin embargo, también se darán ejemplos de lugares de Arabia y del Sahara Central, bastante alejados del mar.

a) *Dunas litorales de Europa y Norte de Africa.* Las asociaciones vegetales de las dunas litorales son extraordinariamente variadas, sin embargo hay algunas leyes básicas en su composición y distribución. Las comunidades aisladas son monoestratificadas, pobres en especies y forman, en primer lugar, estados pioneros abiertos dominados por

pastos. Sólo en lugares alejados de la costa se instalan plantas leñosas. En el caso de dunas terciarias estables la vegetación puede ser pluriestratificada. Casi todas las asociaciones se caracterizan por la presencia de una o dos especies dominantes.

La zonación desde la costa hacia el interior siempre es la misma, especialmente las formas de vida de los distintos estadios, así se pueden diferenciar: zona de playa, dunas primarias (también borderas o embrionarias), dunas secundarias (también blancas), dunas terciarias (grises y pardas), donde casi siempre se reemplazan las mismas especies. La vicarianza tiene aquí un rol preponderante (Heykena, 1975). Doing (1985) publicó un esquema de la sucesión de asociaciones vegetales en las dunas de la costa francesa del Canal de la Mancha, que sirve como modelo para toda la región de Europa Occidental. El esquema se inicia con una zona de playa con aspersion de agua, rica en nutrientes, con la planta cosmopolita que tolera salinidad *Cakile maritima*, a la cual se agregan *Salsola kali* y distintos ecotipos psamófilos de especies como *Polygonum aviculare*. Estas comunidades se incluyen en la clase *Kakiletea*, las siguientes en la *Ammophyletea*. Las dunas verdaderas (dunas primarias) son colonizadas por *Agropyron junceum*, con frecuencia acompañado de *Honkenya peploides*. Esta comunidad, aún pobre en especies, pertenece a la alianza del *Agropyro-Honkenyon*. Ellas son desplazadas en las dunas secundarias más altas, pobres en sal y con aguas freáticas profundas, por pastos en champa, de rápido crecimiento, como son *Ammophila arenaria* y *Elymus arenaria*, los grandes formadores de dunas. En este *Ammophilion borealis* puede encontrarse también *Festuca rubra* ssp., *arenaria* muy bien adaptada.

Asociaciones vegetales mucho más ricas, florísticamente hablando, en las cuales abundan las especies leñosas y donde también pueden aparecer musgos y líquenes, pertenecen a la vegetación de las dunas terciarias, más estables y, en las cuales, como los nombres de dunas grises y pardas lo indican, se presentan los primeros indicios de una formación de suelo. *Calluna vulgaris* y *Empetrum nigrum* son especies muy importantes de las comunidades pertenecientes al *Empetrium borealis*, mientras que *Salix repens* e *Hyppophae rhamnoides*, en aquellas del *Salicion arenariae*. Entre los musgos más importantes tenemos a *Tortula rurales* y *Rhacomitrium canescens*. Los

líquenes pertenecen, principalmente, a los géneros *Cladonia* y *Cetraria*.

En el norte de Europa se encuentra el límite del crecimiento de Anmófila, por reducción del período vegetativo. Allí las comunidades del *Ammophiletea* son reemplazadas por aquellas del *Honkenyo-Elymetea* (Thannheiser 1976). Más ricas en especies y florísticamente mejor diferenciadas, son las asociaciones de dunas litorales del sur de Europa y del Mediterráneo. Comunidades relativamente ricas en especies y rodales mejor estructurados pueden formarse allí, por la existencia de períodos vegetativos más largos, altas temperaturas o por la mayor sequía, pero también por una menor lixiviación del sustrato. Ejemplos de esto se pueden encontrar en Gehu (1986a) y Knapp (1973). Entre las especies más importantes de las dunas primarias, junto a los representantes más conocidos de ellas, *Sporobulus virginicus* y *Elymus farctus*, figura la ssp. *mediterranea* de *Agropyron junceum*. En el Mediterráneo suroriental helado, más allá del límite de distribución de *Ammophila arenaria*, dominan especies importantes en dunas continentales, por ejemplo *Aristida pungens*, otras especies de *Aristida* y *Cyperus conglomeratus*. Entre las hierbas más frecuentes se encuentran *Euphorbia paralias*, *Medicago marina* y *Lotus creticus*.

En las dunas secundarias domina nuevamente *Ammophila arenaria*, con su variedad *arundinacea*. Importantes acompañantes son *Cyperus capitatus*, *Eryngium maritimum*, *Silene succulenta* y *Convolvulus soldanella*. En las dunas terciarias estabilizadas siguen comunidades de arbustos enanos, de arbustos rutáceos y, por último, bosques mediterráneos. En los céspedes camefíticos dominan, a menudo, *Crucianella marítima*, además de *Teucrium polium* var. *maritimum*, *Artemisia campestris*, *Helianthemum maritimum*, y *Helichrysum stoechas*. Los arbustos rutáceos más importantes son: *Retama raetam*, con diversas subespecies, *Retama monosperma* y *Ephedra fragilis*, ssp. *desfontainei*. En los bosques formados más al interior, junto a *Juniperus oxycedrus* ssp. *macrocarpa*, aparecen también encinas siempreverdes (*Quercus ilex*, *Q. suber*) y otros arbustos mediterráneos esclerófilos.

b) *Dunas litorales de Africa Oriental y Arabia*. En el trópico perhúmedo rara vez se desarrollan dunas litorales. Allí se transporta poca arena y debido a las condiciones climáticas favorables ella es rápidamente fijada por la vegetación. Por el

contrario, en el trópico seco y en el subtropical temperado los cinturones de dunas litorales son frecuentes. Las asociaciones vegetales de estas dunas han sido poco estudiadas y, por ello, una discusión sintaxonómica no es posible. Sin embargo, está claro que la secuencia de asociaciones vegetales bosquejada para Europa occidental no siempre se da. Las asociaciones se entremezclan frecuentemente. Un papel muy importante juegan las diferencias ecológicas entre laderas y valles dunarios, que alteran el gradiente desde la costa hacia el interior. En todo caso, estas asociaciones son mucho más ricas en especies que aquellas de las zonas templadas, pero también como éstas son dominadas por una o dos especies.

En la costa occidental africana, por ejemplo en Senegal o en Guinea-Bissau, se encuentra la siguiente zonación: el cinturón de playa con aspersión es colonizado solamente por *Sesuvium portulacastrum*. Los verdaderos formadores de dunas son nuevamente pastos, especialmente *Sporobulus virginicus* y lianas como *Ipomea pes-caprae* e *I. stolonifera*. Estas especies son acompañadas por: *Canavalia rosea*, *Alternanthera maritima* var. *africana* y *Vigna marina*. Más al interior dominan Ciperáceas, arbustos rutáceos, como por ejemplo, *Leptadenia pyrotechnica* y árboles de *Tamarix senegalensis*. Bajo condiciones muy áridas se encuentran en los valles dunarios plantas muy tolerantes a la sal, como Quenopodiáceas y pastos, por ej. *Aeloropus lagopoides*.

En los años 80 se lograron reunir algunas observaciones sobre la vegetación de las dunas de la península arábiga. En la costa Tihamah del Yemen siguen, a una delgada franja de manglares, un cinturón, de ancho variable, de campos dunarios y planicies arcillosas salinas casi libres de vegetación, que unen la costa con las dunas continentales (fig. 1). Las laderas de dunas móviles son colonizadas por pastos, como *Panicum turgidum*, *Lasiurus hirsutus*, y por arbustos enanos decumbentes, tales como, *Indigofera spinosa* y *Salsola spinescens*. Localmente, se distribuyen arbustos áfilos, entre ellos *Leptadenia pyrotechnica* y *Capparis decidua*, fijadores y acumuladores de arena. En los valles dunarios se desarrollan asociaciones muy ricas en especies, donde dominan grandes arbustos como *Cadaba rotundifolia*, *C. glandulosa* o *Aerva javanica*, y especies suculentas del género *Cissus*, *Euphorbia triaculeata* y *E. fractiflexa*. En depresiones fuertemente salinizadas son frecuentes los pastos *Odysssea mucronata* y

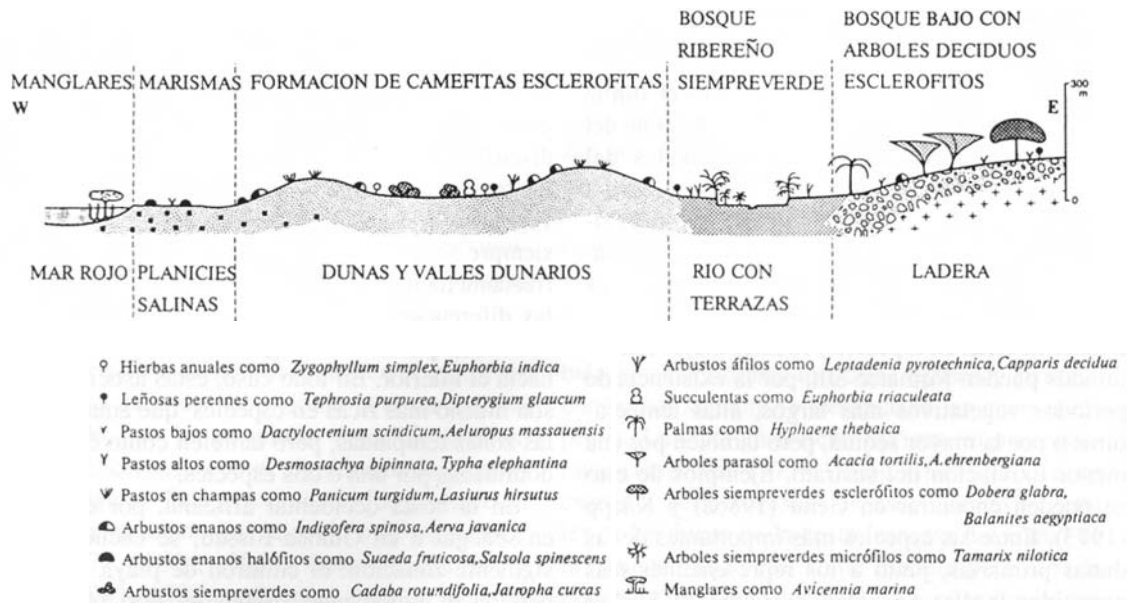


Fig. 1. Ecosistemas dunarios en Yemen y su vegetación natural.
Dunes ecosystems in Yemen and his natural vegetation.

Aeluropus lagopoides (Deil y Müller-Hohenstein, 1985).

Después de fuertes lluvias episódicas se desarrolla rápidamente una cubierta cerrada de especies anuales, en la cual son frecuentes *Dipterygium glaucum*, *Tribulus terrestris*, *Zygophyllum simplex*, *Euphorbia indica*, *Tephrosia purpurea*, *Fagonia indica* y *Corchorus depressus*. La mayoría de estas especies tienen su centro de dispersión en el Paleotrópico.

Importante especie formadora de dunas en la costa de los emiratos del golfo árabe, es *Haloxyrum mucronatum*, un pasto perenne con un sistema radical retenedor de arena muy desarrollado (Fig. 2). En esas dunas es acompañado por *Sporobolus arabicus*, *Launaea nudicaulis*, y por la especie de amplia distribución *Zygophyllum catarense*. Con gran influencia salina pasan a dominar especies tolerantes tales como, *Limonium axillare*, *Salsola vermiculata* y *Halopeplis perfoliata*. Estas formaciones derivan hacia asociaciones halófilas de las planicies salinas arcillosas, que portan grandes campos dunarios, entre las dunas litorales y las continentales, desarrolladas más al interior.

c) *Dunas continentales de Arabia y Norte de Africa*. La separación de dunas costeras y continentales mediante las planicies salinas arcillosas no siempre se presenta en los emiratos. Hay muchas

situaciones intermedias que deben solucionarse en forma pragmática. El especial relieve y las condiciones climáticas de la península árabe permiten esquematizar un perfil, también mucho más hacia el noroeste y sudeste. Esto no es posible en las regiones de dunas continentales, porque el gradiente litoral -tierras interiores-, con sus relaciones diferenciales arriba destacadas-, no tiene aquí mucha influencia. Más importantes son la naturaleza, profundidad y el grado de estabilidad del sustrato, aunque también son marcadas diferencias del relieve entre laderas y valles dunarios.

Un perfil vegetacional a través del paisaje dunario de los emiratos puede describirse de la siguiente manera. A las llanuras salinas arcillosas se unen campos dunarios bajos y regularmente conformados (fig. 2). Se trata solamente de acumulaciones de arena sobre sustrato arcilloso o pedregoso. El mosaico vegetacional es aquí muy complejo, porque biótotos salinos y glicófilos pueden estar muy juntos. Por lo tanto, a menudo las asociaciones halófitas se encuentran dispersas. En las zonas libres de sal y con arenas móviles se puede nombrar a *Panicum turgidum*, *Pennisetum divisum* y *Cyperus conglomeratus*. En los lugares estables y salinos, en cambio, se encuentran arbustos enanos como *Moltkiopsis ciliata*, *Limonium axillare* y *Heliotropium bacciferum*.

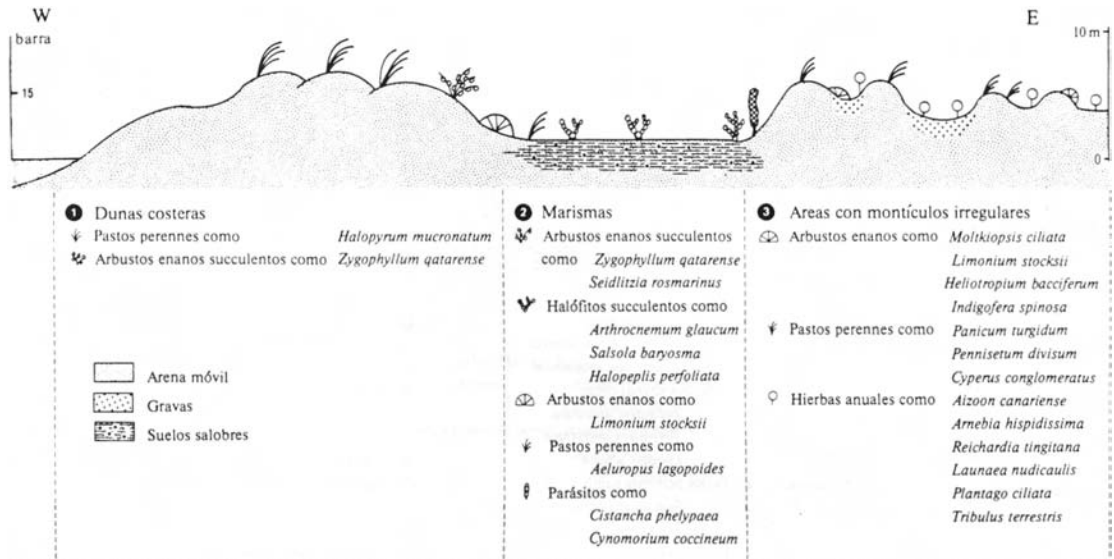


Fig. 2: Los paisajes litorales de Dubai.
Dubai's littoral landscapes.

Mientras que estos campos dunarios bajos tienen aún muchas características del paisaje dunario litoral, hacia el interior se ubican verdaderas dunas continentales (fig. 3). Se trata de franjas paralelas de 5 a 20 m de alto, separadas por valles y quebradas con sustrato rocoso. Las dunas móviles pueden ser colonizadas solamente por plantas como pastos fijadores de arena, tales como *Panicum turgidum*, *Lasiurus hirsutus* y *Cyperus conglomeratus*. Sólo muy pocos individuos de *Moltkiopsis ciliata*, *Zygophyllum qatarense* y *Calligonum comosum* pueden establecerse entre ellos. Esto es válido también para dunas que se han formado sobre sustratos rocosos a los pies de las montañas de Omán (fig. 4).

La vegetación de los valles dunarios es marcadamente cambiante en especies. En lugares rocosos, cementados en la parte inferior, crece una asociación de arbustos enanos con *Rhanterium epapposum*, *Aerva javanica*, *Indigofera articulata*, *Taverniera aegyptiaca* y pequeños pastos como *Stipagrostis obtusa* y *S. plumosa*. En valles dunarios, con arenas consolidadas, pueden encontrarse bosques abiertos de *Prosopis cinerea*, especialmente en los emiratos. Ellos usan la relativa buena disponibilidad de agua en lugares donde la precipitación anual no llega a 50 mm. Junto a ellos se encuentran arbustos como *Lycium shawii*, *Lepthadenia pyrotechnica*, *Calligonum comosum* y los arbustos enanos anteriormente nombrados,

todos concentrados en las laderas inferiores de las dunas. Las plantas anuales -con 2.000 plántulas por m²- se desarrollan muy rápido después de una copiosa lluvia y pueden en muy corto tiempo lograr una cobertura superior al 50%.

En el desierto arábigo se encuentran, en espacios muy reducidos, elementos mediterráneos, saharo-arábigos, saharo-síndicos y sudánicos. Una ordenación de biótupos más extratropicales (emiratos) y más tropicales (Yemen) es posible, pero no obligadamente demostrada (Müller-Hohenstein, 1987, 1988).

En el Sahara, al cual nos queremos dedicar ahora brevemente, se pueden establecer claras separaciones debido a la gran distribución de dunas continentales. Ellas fueron representadas ya en una carta sinóptica por Knapp (1973). En el norte de esta región florística dominan especies saharo-síndicas y mediterráneo-saháricas, y en el sur especies saelo-saharo-síndicas. En la estepa seca del Norte de África, caracterizada por la presencia de *Stipa tenasissima* (Müller-Hohenstein, 1976), se encuentran, en forma aislada, dunas con importantes especies psamófilas del Sahara. La especie mejor adaptada a todas las dunas móviles del norte seco de África es *Aristida pungens* que, en zonas con precipitaciones de hasta 300 mm anuales, se asocia con otras especies psamófilas como *Aristida coerulea*, *Danthonia forskalii* y arbustos como *Ephedra altissima*, *Retama raetam* y *R.*

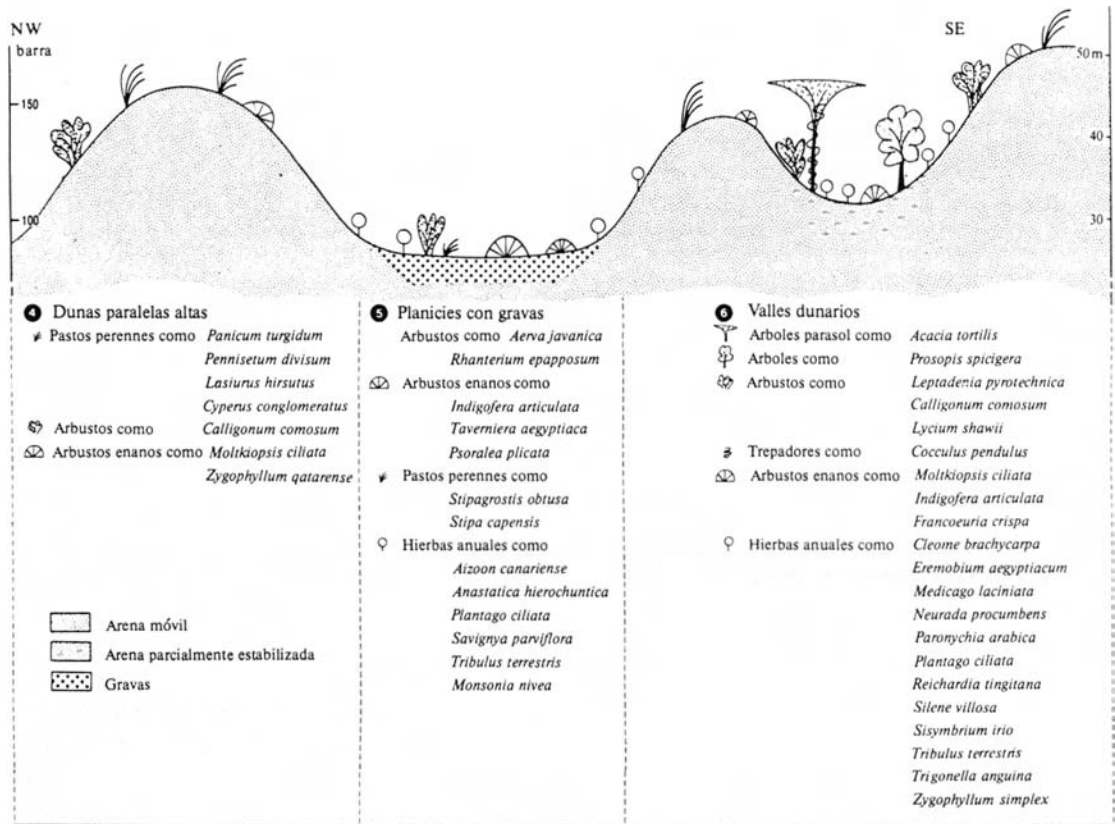


Fig. 3: Los paisajes interiores dunarios de Dubai.
Dubai's inner dunes landscapes.

sphaeroscarpa. En regiones con precipitaciones menores de 100 mm anuales, por ejemplo en el Sahara oriental egipcio, dominan arbustos rutáceos como *Calligonum comosum*, *Ephedra alata*, *Retama raetam* y *Genista saharae*, y entre los pastos, nuevamente las ya nombradas especies de *Aristida*. La flora de arenas móviles en todo el desierto del Sahara no se diferencia mucho, porque las asociaciones de *Aristida pungens* se desarrollan muy bien, tanto en el norte como en el sur. En dunas poco profundas dominan Quenopodiáceas, tales como *Cornulaca monacantha*, acompañada por varias especies de *Indigofera*, *Monsonia nivea* y, como especie fijadora de dunas, *Cyperus conglomneratus*. En los valles dunarios, así como también en las quebradas de los grandes campos dunarios del norte mediterráneo, después de lluvias, son frecuentes terófitos del sur y de las márgenes tropicales. En el norte aparecen, por ejemplo, *Astragalus gombo*, *Moltkia callosa*, *Malcolmia aegyptiaca* y *Dipcadi serotina*, y en el sur diversas especies de

Indigofera y *Fagonia*. Entre los arbustos rutáceos del sur del Sahara es frecuente *Leptadenia pyrotechnica*.

En resumen, hay que destacar que solamente pocos especialistas pueden vivir en estos ecosistemas de dunas continentales, por lo que las diferencias florísticas y sociológicas entre ellos no son importantes. También aquí deben considerarse, en primer lugar, las formas de vida, y las adaptaciones morfológicas y ecofisiológicas de las plantas, de las cuales las últimas son aún poco conocidas.

ESTABILIZACION Y PROTECCION DE ECOSISTEMAS DUNARIOS

Los ecosistemas dunarios son usados por el hombre desde muy antiguo. Ellos han sido alterados y frecuentemente destruidos. El uso de las dunas está en estrecha relación con su disponibilidad de

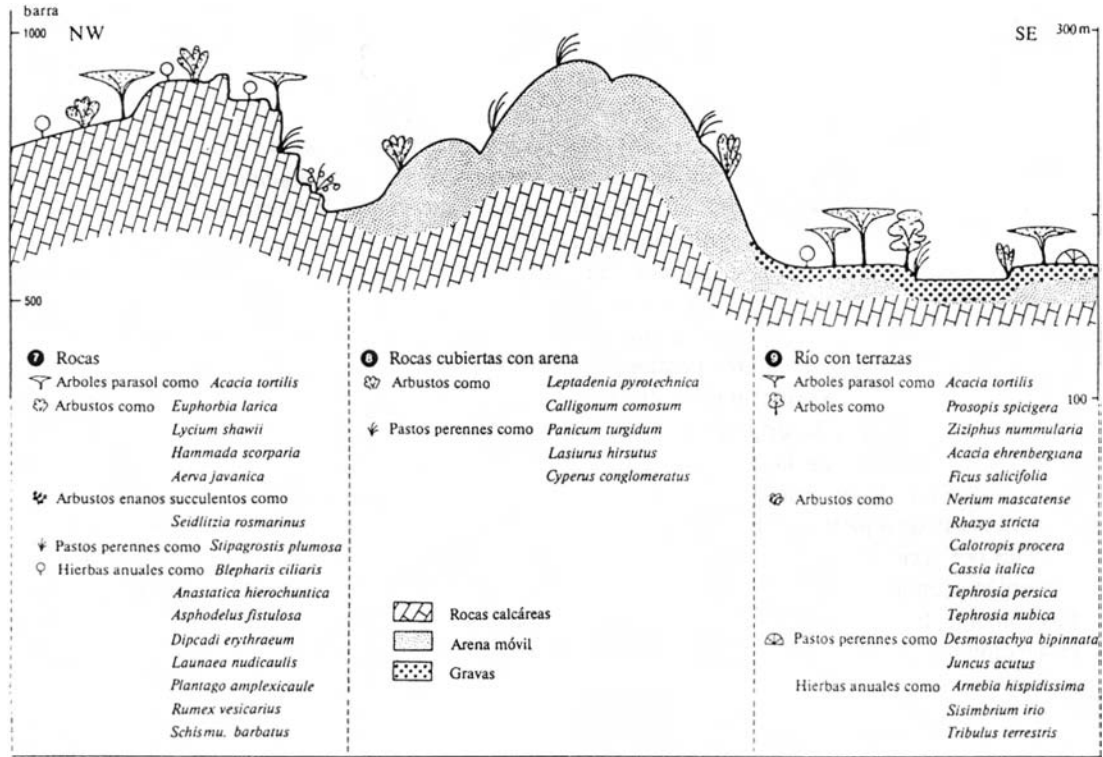


Fig. 4: Los paisajes montañosos de Dubai, parcialmente cubiertos con arena.
 The mountain landscapes of Dubai, partially covered with sand.

agua, en comparación con los terrenos adyacentes. Esto ha llevado a realizar en ellas el tradicional uso agrícola de la tierra. Así, por ejemplo, después de fuertes precipitaciones episódicas en las dunas litorales de Tihamah en el Yemen, se cultivan especies de sorgo y frejoles, resistentes a la sequía, las que después de 5 a 6 semanas de sembradas entregan una cosecha modesta pero segura. En oasis del desierto de Algeria, con fuentes de aguas freáticas profundas, se plantan palmeras datileras, que alcanzan fácilmente esa agua disponible. Estos son ejemplos de una agricultura adaptada a regiones secas por siglos.

En las últimas décadas, en muchas regiones, las dunas secas continentales, ya estabilizadas con plantas, se han vuelto nuevamente móviles. Responsable de esto es, en primer lugar, una fuerte y creciente presión de pastoreo y, en parte también, la obtención de leña. La reactivación de dunas fósiles ha dado origen a la formación de jóvenes campos de Nebka, en el borde del desierto. Ellos son indicadores de un avance en la desertificación, observable en casi todos los desiertos del viejo mundo (Menching e Ibrahim, 1977).

Los ecosistemas de dunas litorales son alterados y destruidos de una manera más fuerte y más variada. Aquí también son responsables las formas de uso de la tierra, tales como pastoreo intensivo, el cual puede provocar una eutroficación de ellas, o el desplazamiento de bosques costeros naturales y su reemplazo por forestaciones con especies introducidas. Son muy impresionantes las alteraciones debidas al turismo, la nivelación de arena de playas y la obtención de áridos para construcción. Seguramente dunas sin vegetación, actualmente móviles, son testigos de este desarrollo. Además, ecosistemas vecinos, como por ejemplo dunas grises, son puestos en peligro por la amenaza de las arenas móviles. Por último, también han contribuido a grandes daños en las dunas litorales las catástrofes petroleras. Por muchas razones tenemos que preocuparnos hoy día de proteger los ecosistemas dunarios. Esto es válido, sobre todo, para los cerca de 20.000 km² de dunas litorales en el mundo (Hagedorn, 1976). Ellas, al igual que los cerca de 5.000 millones de km² de dunas continentales, tienen una gran significación como lugares de vida únicos, con flora y fauna especial-

mente adaptadas. Además, las regiones con dunas litorales son importantes lugares de esparcimiento humano, como también zonas de protección contra marejadas. Dunas continentales de zonas áridas pueden tener gran significación como reservorios de agua. Sin embargo, la protección de estos ecosistemas no puede ser la misma que la de dunas litorales, que pueden ser muy importantes para instalar poblaciones, agricultura y caminos. Hay que tener claro que la protección de dunas en regiones áridas significa alterar procesos naturales y, por lo tanto, requiere de un apoyo permanente. En cambio, ecosistemas dunarios litorales alterados pueden recuperar su estado original después de una efectiva protección con las medidas adecuadas. La protección de los ecosistemas dunarios, especialmente la de aquellos naturales, es necesaria no sólo por consideraciones de tipo ecológico sino también económicas.

Básicamente, hay que diferenciar entre medidas de protección mecánico-técnicas y biológicas. Las primeras, barreras, cercos de plástico o de plantas muertas y también productos químicos fijadores de arena (petróleo), son, a menudo, preparaciones previas y necesarias para medidas biológicas posteriores. Ellas mejoran, a sotavento, las posibilidades de crecimiento de las plantas. En dunas continentales móviles la desviación de ellas puede ser una medida cara, pero efectiva. En todo caso no es recomendable usar plantas vivas en dunas con el propósito posterior de obtener provecho directo de ellas, como ocasionalmente sucede, porque después de un corto tiempo y de un reducido éxito local se provocan graves daños al paisaje regional. Junto a técnicas mecánicas de fijación de dunas es necesario pensar en una fijación biológica permanente. Sus ventajas se ven a simple vista: plantas vivas sirven no sólo para una mejor protección, sino que al mismo tiempo son la base para aumentar la diversidad de nuevas comunidades bióticas. En todo caso, la siembra, cuidado y protección de estas plantaciones es, a menudo, cara y no siempre de mucho éxito. Es importante una buena elección de la planta mejor adaptada a las condiciones locales. Debe preferirse especies de la flora nativa, en caso contrario, usar aquellas de amplia valencia ecológica que han tenido éxito en muchos otros casos. Esto presupone una cuidadosa investigación de las condiciones microclimáticas y pedológicas del lugar.

Para la fijación de dunas litorales se ha usado desde hace siglos en Europa la avena de arena

(*Ammophila arenaria*), por ser independiente del agua freática y resistente al cubrimiento con arena. Hoy en día se usa, incluso, más allá de Europa como pionera. Junto con los pastos son también útiles las lianas (*Ipomea* ssp.). Más al interior se han usado con éxito muchas especies leñosas. En la región atlántica de Marruecos se mezclan especies exóticas y nativas. En el Senegal tropical se usan *Parkinsonia aculeata*, *Prosopis juliflora* y *Casuarina equisetifolia*.

La fijación de dunas continentales en zonas áridas se ha demostrado como dificultosa. En el Sahara se han usado, con éxito, arbustos, como diversas especies de *Retama*, *Leptademia pyrotechnica*, *Genista saharae*, *Ochradenus baccatus*, y diversas especies de *Atriplex* y *Calligonum*. Entre los árboles pueden nombrarse tamarindos, eucalipto y acacias, así como también, *Salvadora persica* y *Prosopis juliflora*. Entre los pastos, *Aristida pungens* tiene el mismo rol de *Ammophila arenaria* en las zonas templadas. La FAO reúne permanentemente datos de experiencias mundiales con muchas especies usadas en proyectos de fijación de dunas.

Las plantas vivas son objetos ideales para la fijación permanente de dunas. Para la ejecución de proyectos concretos se necesita una comprensión global de las relaciones ecológicas entre la planta y el biótomo. Aquí es más importante la forma de vida, antes que la posición sistemática de la planta. Los conocimientos necesarios para este control se pueden obtener especialmente de estudios fitosociológicos, entre los cuales las relaciones espaciales de la sociología sigmatista son las de mayor aplicación.

BIBLIOGRAFIA

- BRAUN-BLANQUET, J. 1921. "Prinzipien einer Systematic der Pflanzengesellschaften auf floristische Grundlage", *Jb. St. Gallischer Naturw. Ges.* 57: 305-351.
- CASTILLO, S.; POPMA, J. y MORENO-CASALOLA, P. 1991. "Coastal-sand dune Vegetation of Tabasco and Mexico", *Journal of Vegetation Science* 2: 73-88.
- DEIL, U. y MÜLLER-HOHENSTEIN, K. 1985. "Beiträge zur Vegetation des Jemen I. Pflanzengesellschaften und Ökotopgefüge der Gebirgstihamah am Beispiel des Beckens von At Tur (J.A.R.)", *Phytosociologica* 13: 1-102.
- DOING, H. 1981. "A comparative scheme of dry coastal sand dune habitats, with examples from the eastern

- United States and some other temperate regions", *Veröff. Geob. Inst., ETH Zürich, Rübel* 77: 41-72.
- DOING, H. 1985. "Coastal foredune zonation and succession in various parts of the world", *Vegetatio* 61: 65-75.
- ELLENBERG, H. 1978. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart.* 981 pp.
- GEHU, J. M. 1977. "Le concept de sigmaassociation et son application a l'étude du paysage végétal des falaises atlantiques françaises", *Vegetatio* 34: 112-125.
- GEHU, J. M. 1986a. "La végétation côtière. Faits de géosynvariance atlantico-méditerranéenne", *Bull. Ecol.* 17: 179-187.
- GEHU, J. M. 1986b. "Des complexes de groupements végétaux a la phytosociologie paysagère contemporaine", *Inf. Bot. Italiano* 18: 53-83.
- GEHU, J. M.; BIONDI, E.; COSTA, M. y GEHU-FRANCK, J. 1987. "Les systèmes végétaux des contacts, sédimentaires terre-mer (dunes et vases salées) de l'Europe méditerranéenne", *Bull. Ecol.* 18: 189-199.
- HAGEDORN, H. 1977. *Dune Stabilization.* Würzburg, 247 pp.
- HEYKENA, A. 1975. "Vegetationstypen der Küstendünen der östlichen und südlichen Nordsee", *Mitt. Agr. Flor. Schleswig-Holstein* 13: 1-135.
- KNAPP, R. 1973. *Die Vegetation von Afrika.* G. Fischer, Stuttgart. 669pp
- MENSCHING, H. y IBRAHIM, F. 1977. "The problem of desertification in and around arid lands", *Applied Sciences and Development* 10: 7-43.
- MÜLLER-HOHENSTEIN, K. 1976. "Die ostmarokkanischen Hochplateaus. Ein Beitrag zur Regionalforschung und zur Biogeographie eines nordafrikanischen Trockensteppenraumes", *Erlanger Geogr. Arb. Sonderband* 7: 1-185 pp.
- MÜLLER-HOHENSTEIN, K. 1987. The Natural Landscapes. En: F. GABRIEL (ed.), *The Dubai Handbook*, Ahrensburg, 1-15.
- MÜLLER-HOHENSTEIN, K. 1988. "Zur Arealkunde der Arabischen Halbinsel", *Die Erde* 119: 65-74.
- THANNHEISER, D. 1978. "Pflanzensoziologische Beobachtungen an ostkanadischen Küsten-Dünengebieten", *Hoppea* 37: 307-379.
- THANNHEISER, D. 1988. "Pflanzengesellschaften der isländischen Küstendünen", *NORDEN*, H6: 1-12.
- TISCHLER, W. 1990. *Ökologie der Lebensräume.* Stuttgart, 622 pp.
- TÜXEN, R. 1970. "Pflanzensoziologische Beobachtungen an isländischen Düngengesellschaften", *Vegetatio* 20: 251-278.
- TÜXEN, R. 1974. *Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Lehre*, 432 pp.
- TÜXEN, R. 1979. "Sigmetum und Geosigmetum, ihre Ordnung und ihre Bedeutung für Wissenschaft, Naturschutz und Planung", *Biogeographica*, 16: 79-91.
- VIAL, J. y VIAL, M. 1974. *Sahara-milieu vivant.* Paris, xcd., 322 pp.
- WALTER, H. 1968. *Die Vegetation der Erde. Band 1.* Jena. 748 pp.
- WALTER, H. 1976. Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre). G. Fischer, Stuttgart. 347 pp.
- WALTER, H. y BRECKLE, S. W. 1983. *Ökologie der Erde. Band 1.* G. Fischer, Stuttgart. 743 pp.
- WHITE, I. D. 1984. *Environmental Systems.* London, 523 pp.
- WILMANN, O. 1989. *Ökologische Pflanzensoziologie.* 4. Aufl. Heidelberg, Wiesbaden, 288 pp.