

túan (los twistores reciben su nombre del verbo inglés *twist*, “retorcer”, debido a la forma que adoptan las relaciones causales en torno a una partícula con espín —véase la figura—). En su lugar, lo que fluctúa es la posición espacial y temporal de un suceso. Sin embargo, los expertos en twistores no consiguieron llegar muy lejos con esta idea; al menos, hasta que los teóricos de cuerdas hicieron la observación de que un evento con una posición espaciotemporal deslocalizada viene a ser, en cierto modo, una cuerda.

Por su parte, los expertos en la teoría de cuerdas ya tenían sus propias ideas sobre las partículas, la gravedad y el espaciotiempo. En 1997, Juan Maldacena propuso una correspondencia matemática precisa entre cierta teoría de partículas (sin gravedad) en cuatro dimensiones y una teoría de cuerdas (con gravedad) en un espaciotiempo de diez dimensiones (con cinco dimensiones no compactas —“normales”— y cinco compactas —“enrolladas” o “escondidas”—) [véase “El espacio, ¿una ilusión?”, por J. Maldacena; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, enero de 2006]. Al igual que un holograma codifica en dos dimensiones información tridimensional, las cuerdas y la gravedad surgirían a partir de la información codificada por la física de partículas en un espaciotiempo de dimensión menor. La formulación de Witten de la teoría de cuerdas en el espacio de twistores es similar a la de Maldacena, ya que también describe cierto régimen de las interacciones entre par-

tículas en términos de una teoría de cuerdas equivalente.

Es por ello por lo que, independientemente de su éxito a la hora de redefinir la noción de espaciotiempo, la teoría de cuerdas y los twistores han conseguido llamar la atención de los físicos de partículas. Muy a menudo, los cálculos asociados incluso a las colisiones más sencillas de partículas pueden llegar a ser tremendamente laboriosos. Para llevarlos a cabo se emplea una estrategia, ideada por Richard Feynman en el decenio de los cuarenta, que consiste en ordenar el cálculo en una serie de pasos que pueden representarse gráficamente con un conjunto de diagramas. En ocasiones, una gran cantidad de términos acaban por cancelarse unos a otros, pero no puede saberse con antelación cuáles se cancelarán y cuáles no, por lo que hay que calcular trabajosamente todos ellos.

Al relacionar las cuerdas, los twistores y la física de partículas, la formulación de Witten hace explícitas ciertas simetrías que no se aprecian en la expansión tradicional en diagramas de Feynman. Esas simetrías implican automáticamente las cancelaciones antes mencionadas, por lo que evitan desde el principio numerosas complejidades matemáticas innecesarias. Cálculos que antiguamente resultaban demasiado complejos incluso para los principales expertos en la materia pueden resolverse ahora en un par de semanas. “Estoy bastante seguro de que a Feynman le gustaría ver lo que podemos hacer”, afirma Zvi Bern, de la Universidad de California en Los Angeles.

¿Qué queda de las implicaciones de la teoría? La posibilidad de que el espaciotiempo sea un concepto derivado no es novedosa. Andrew Hodges, de Oxford, señala que no percibimos directamente el espaciotiempo, sino que deducimos que los sucesos ocurren en lugares específicos y en momentos concretos a partir de la información que recibimos. Insiste en que la idea de que los puntos del espaciotiempo son objetos primarios es artificial. En cualquier caso, lo que sí es cierto es que el concepto de posiciones y tiempos diferenciados no casa bien con la idea de una mecánica cuántica en el espaciotiempo curvo que describe la relatividad general.

Esta curiosa teoría del espaciotiempo está todavía en sus comienzos. Su extraordinaria complejidad matemática es tal que incluso los implicados directamente en su desarrollo admiten que les cuesta seguir los avances. Además, nadie ha conseguido explicar por qué el espaciotiempo nos parece tan real si, a la postre, se trata sólo de una estructura secundaria. ¿De dónde surgen entonces las nociones de tiempo y espacio tal y como nos es dado percibir las? Es lícito pensar que, cualquiera que sea el proceso, no tendría por qué limitarse a las escalas subatómicas, ya que lo que ha de emerger es el mismo concepto de tamaño. Quizá debería manifestarse a cualquier escala y en cualquier lugar en torno a nosotros... siempre y cuando sepamos dónde buscarlo.

George Musser

La hipótesis del gradiente de estrés

O cómo varían las interacciones entre las plantas a lo largo de gradientes ambientales

Pese a tener constancia desde hace casi cien años de la existencia de interacciones positivas o de facilitación entre plantas —que tienen lugar cuando individuos de una especie favorecen el establecimiento, crecimiento o desarrollo de individuos de la misma o de otras especies—, sólo desde hace unos veinte años son objeto de verdadera atención por parte de los ecólogos vegetales. Los numerosos estudios realizados durante este tiempo han demostrado que dichas interacciones son ubicuas en la mayoría de

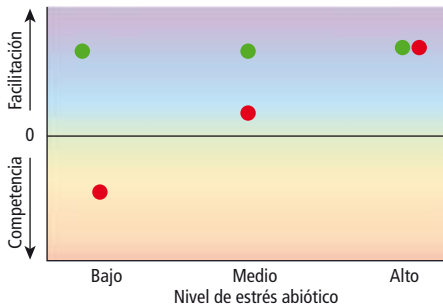
los ecosistemas terrestres, y que resultan especialmente frecuentes en ambientes sometidos a condiciones ambientales estresantes, como las zonas semiáridas y de alta montaña. Las investigaciones han puesto también de manifiesto que la facilitación desempeña una importante función en el mantenimiento de la estructura y diversidad de los ecosistemas terrestres, en su restauración cuando se degradan y en los procesos de invasión por parte de especies exóticas, entre otros aspectos.

Es evidente que las plantas próximas entre sí, cuyas raíces y copas se hallan en contacto íntimo, compiten por los recursos como el agua, los nutrientes y la luz. No obstante, la presencia de plantas vecinas puede disminuir los efectos negativos de las condiciones ambientales extremas que encontramos en ciertos ecosistemas, en los semiáridos por ejemplo, mediante el sombreado, la acumulación de nutrientes, o la protección frente al viento o los herbívoros. La facilitación, pues, desempeña también una

VERSION REVISADA DE LA HIPOTESIS

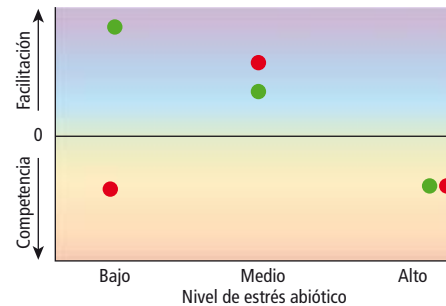
La relación entre el efecto de las interacciones vegetales y el grado de estrés abiótico se describe mediante la hipótesis del gradiente de estrés. Estudios recientes proponen una versión revisada de este modelo, más compleja, que tiene en cuenta dos nuevos aspectos: el tipo de gradiente de estrés, que puede estar promovido por un recurso (agua, por ejemplo) u otro factor (temperatura), y la naturaleza de las especies que interactúan, que pueden ser tolerantes al estrés o competitivas. Las gráficas muestran las relaciones entre el nivel de estrés abiótico y el resultado de una interacción planta-planta, según se considere o no el efecto de los animales herbívoros.

ESTRES ABIOTICO = NO PROMOVIDO POR UN RECURSO
 ESPECIE NODRIZA = TOLERANTE AL ESTRES
 ESPECIE PROTEGIDA = COMPETITIVA



- **En ausencia de herbívoros**, la facilitación se acentúa conforme lo hace el estrés ambiental. La especie nodriza favorece a la protegida, porque mitiga en ella el efecto del estrés (aumenta la temperatura en zonas de alta montaña o disminuye el efecto desecante del viento, por ejemplo).
- **En presencia de herbívoros**, la facilitación predomina a lo largo de todo el gradiente de estrés. Con un bajo nivel de estrés, las plantas que crecen junto a las nodrizas son más difícilmente consumidas por los herbívoros, sobre todo si estas últimas resultan poco apetecibles.

ESTRES ABIOTICO = PROMOVIDO POR UN RECURSO (AGUA)
 ESPECIE NODRIZA = COMPETITIVA
 ESPECIE PROTEGIDA = COMPETITIVA



- **En ausencia de herbívoros**, la interacción entre plantas es negativa a niveles elevados y bajos de estrés, y positiva (facilitación) a niveles intermedios. Cuando el estrés es elevado, las mejores condiciones microclimáticas y el aumento de nutrientes que proporciona la especie nodriza a la protegida no compensan el efecto negativo derivado de la absorción de agua por la nodriza, que hace disminuir este recurso respecto a zonas adyacentes sin vegetación. Cuando el estrés es bajo, la disponibilidad de agua en estas zonas permite el desarrollo vegetal, por lo que aumenta la competencia entre ambas plantas por este recurso.
- **En presencia de herbívoros**, la nodriza puede utilizar el exceso de recursos como el nitrógeno para sintetizar alcaloides que la defienden, a ella y a las especies protegidas, de ser consumidas por los animales. La producción de estos compuestos disminuye conforme crece el estrés, con el consiguiente aumento de la presión por los herbívoros. Ello, unido a la menor disponibilidad de recursos, hace que las plantas protegidas no experimenten ninguna ventaja al asociarse a una nodriza.

función potencialmente importante en la mitigación de los impactos del cambio climático en las especies vegetales de esos lugares.

En las zonas semiáridas de la península Ibérica, se prevé que el clima futuro estará caracterizado por una menor precipitación y un aumento de la temperatura, condiciones que elevarán el grado de estrés ambiental al que se hallan sometidos sus ecosistemas. De ahí que el análisis de la relación entre el efecto de las interacciones entre plantas vasculares y el grado de estrés abiótico resulte básico para conocer y predecir las implicaciones del cambio climático en la estructura y dinámica de las comunidades vegetales.

La relación entre las interacciones vegetales y el estrés ha sido el objeto de distintos modelos conceptuales. El más conocido e influyente corresponde a la hipótesis del gradiente de estrés (HGS, de aquí en adelante), propuesta por Mark Bertness, de la Universidad de Brown, y Ragan M. Callaway, de la Universidad de Montana, en 1994. Este modelo pre-

dice que la frecuencia relativa de la facilitación y la competencia variará de forma inversa a lo largo de gradientes de estrés ambiental o de herbivoría. Según la HGS, la facilitación debería ser particularmente común en comunidades que se desarrollan bajo un estrés abiótico elevado, presión por parte de los herbívoros o ambas cosas; cuando las condiciones ambientales son más benignas o esa presión disminuye, en cambio, las interacciones competitivas deberían dominar.

Desde la publicación de la HGS, se han llevado a cabo numerosos estudios para validar sus predicciones. Los resultados obtenidos hasta la fecha son contradictorios, ya que mientras muchos trabajos las apoyan, un número creciente de ellos no lo hacen. Buena parte de esta aparente contradicción puede deberse a los factores que no tiene en cuenta la HGS y al hecho de que la mayoría de los estudios realizados para comprobar la hipótesis sólo han evaluado la interacción entre un único par de especies, o unos pocos pares como mucho, lo que impide

de establecer generalizaciones sobre la frecuencia de las interacciones positivas.

Así, algunas investigaciones recientes han demostrado que los resultados obtenidos en un mismo ecosistema pueden variar en función de la aproximación experimental utilizada, que la facilitación puede no ser aparente bajo condiciones de estrés ambiental extremo, que la magnitud y dirección de las interacciones planta-planta puede cambiar a lo largo de la vida de las especies y que la transición entre las interacciones competitivas o facilitativas se ve afectada por las características de las especies, la naturaleza del estrés ambiental que se considere e incluso las variables utilizadas para medir la respuesta de las plantas.

Las discrepancias encontradas ponen de manifiesto la necesidad de desarrollar nuevos marcos conceptuales con una mayor capacidad predictiva que la HGS. A tal fin, en los últimos años se han propuesto distintas modificaciones de la hipótesis que incorporan los avances realizados desde su formulación. Entre ellas, las más importantes derivan de dos

trabajos publicados en *Journal of Ecology* en 2009. En el primero de ellos, elaborado por el autor, Ragan M. Callaway, Fernando Valladares, del Centro de Ciencias Medioambientales del CSIC, y Chris Lortie de la Universidad de York (Canadá), se plantea una nueva versión de la HGS, la “HGS revisada”, para predecir la magnitud y dirección de las interacciones entre pares de especies a lo largo de gradientes de estrés abiótico. La principal novedad de este trabajo reside en la consideración explícita del tipo de estrés abiótico (provocado por la escasez de un recurso, como el agua, y por factores que no representan un recurso para las plantas, como la temperatura) y de los atributos de las plantas que están interactuando (la tolerancia al estrés y la capacidad competitiva).

Esa consideración hace que las interacciones no varíen siempre igual ante los incrementos del nivel de estrés. Así, el patrón general previsto por la HGS se cumpliría cuando la especie “facilitadora” o “nodriza” fuera tolerante al estrés y la “facilitada” o “protegida”, competitiva. Por el contrario, cuando las dos especies que interactúan posean características simila-



ESPARTAL TÍPICO SEMIARIDO en los alrededores de Ontígola (Madrid). En este ecosistema se ha documentando la prevalencia de interacciones positivas entre plantas.

res (por ejemplo, ambas sean tolerantes al estrés o sean fundamentalmente competitivas) y el principal factor de estrés represente un recurso (como el agua), el resultado de una interacción dada será en su mayoría negativo, tanto a niveles bajos como altos de estrés ambiental.

La segunda aportación digna de mención ha sido realizada hace poco por el grupo de Chris Smit, de la Universidad de Utrecht, al evaluar el efecto de los herbívoros sobre las predicciones de la HGS revisada. Así, en presencia de animales herbívoros, algunas de las predicciones de la hipótesis se ven alteradas notablemente.

Las modificaciones propuestas de la HGS no son definitivas, pero suponen

una contribución importante al marco teórico de las interacciones planta-planta y abren la puerta a la elaboración de modelos teóricos y analíticos más realistas y complejos. Asimismo, los modelos conceptuales como los revisados en el presente artículo constituyen un gran estímulo a la investigación en este campo. Suponen un avance en la evaluación de los efectos del cambio climático sobre las interacciones planta-planta y sobre el mantenimiento de la estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales.

Fernando Tomás Maestre Gil

*Departamento de Biología y Geología
Área de Biodiversidad y Conservación
Universidad Rey Juan Carlos, Madrid*