

**REGENERACIÓN DE *Celtis tala* Gill ex Planch EN EL NORESTE DE LA
PROVINCIA DE BUENOS AIRES**

Marcelo Fabian Arturi

Director: Dr. Jorge Luis Frangi

Codirector: Dr. Alejandro Diego Brown

**TESIS DOCTORAL
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**

1997

REGENERACIÓN DE *Celtis tala* Gill ex Planch EN EL NORESTE DE LA
PROVINCIA DE BUENOS AIRES

por: Marcelo Fabian Arturi

Trabajo de tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales, Orientación
Ecología y Conservación de los Recursos Naturales Renovables.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata

CONTENIDO

RESUMEN	viii
AGRADECIMIENTOS	xiv
INTRODUCCIÓN	10
 CAPÍTULO I. EFECTO DE LA TOPOGRAFÍA, LA COBERTURA HERBÁCEA Y ARBÓREA SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DEL BOSQUE Y LOS RENOVALES DE <i>Celtis tala</i>	
INTRODUCCIÓN	10
HIPÓTESIS	12
OBJETIVOS	12
MATERIALES Y MÉTODOS	
RENOVALES	14
DENSIDAD DE PLÁNTULAS	16
CLAROS Y PASTIZALES SOBRE CORDONES	17
RESULTADOS	
RELACIÓN ENTRE LA TOPOGRAFÍA Y LA VEGETACIÓN	18
DENSIDAD DE RENOVALES	21
COBERTURA HERBÁCEA Y ARBÓREA	23

PASTOREO	26
DENSIDAD DE PLÁNTULAS.....	28
CLAROS Y PASTIZALES EN CORDONES.....	29
DISCUSIÓN	30

CAPÍTULO II. COLONIZACIÓN

INTRODUCCIÓN.....	35
HIPÓTESIS	36
OBJETIVOS.	36
MATERIALES Y MÉTODOS	
PLANTACIONES	37
ALAMBRADOS.....	38
BORDES DE CANALES	38
CANTERAS ABANDONADAS.....	39
CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE EDADES.....	39
RESULTADOS	
PLANTACIONES	42
ALAMBRADOS	45
CANTERAS	47
CANALES	49
COMPARACIÓN DE LAS DITRIBUCIONES DE TAMAÑO ENTRE SITUACIONES.....	51
CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE EDADES	52
DISCUSIÓN	56

CAPÍTULO III. DENSIDAD DE SEMILLAS Y PLANTULAS

INTRODUCCIÓN	63
HIPÓTESIS	65
OBJETIVOS	66
MATERIALES Y MÉTODOS	
DENSIDAD DE SEMILLAS	67
GERMINACIÓN	68
DENSIDAD DE PLÁNTULAS	70
RESULTADOS	
DENSIDAD DE SEMILLAS	71
EVALUACIÓN DE INHIBIDORES DE GERMINACIÓN	73
DENSIDAD DE PLÁNTULAS	74
DISCUSIÓN	76

CAPÍTULO IV. MECANISMOS DE INHIBICIÓN DE LA REGENERACIÓN EN EL BOSQUE NATIVO

INTRODUCCIÓN.....	80
HIPÓTESIS	82
OBJETIVOS	83
MATERIALES Y MÉTODOS	
ALELOPATÍA	84
DISPONIBILIDAD DE LUZ	86
OCUPACIÓN DEL SITIO	87
DISPONIBILIDAD DE AGUA	88
RESULTADOS	
ALELOPATÍA	91
DISPONIBILIDAD DE LUZ	95

OCUPACIÓN DEL SITIO	98
DETERMINACIÓN DEL PUNTO DE MARCHITEZ PERMANENTE PARA LOS RENOVALES DE <i>C. TALA</i>	103
DETERMINACIONES A CAMPO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA.....	103
DISCUSIÓN	
DISPONIBILIDAD DE LUZ	108
OCUPACIÓN DEL SITIO.	109
DISPONIBILIDAD DE AGUA	111

**CAPÍTULO V. EFECTO DE LA REMOCION DEL SUELO, LA DISPONIBILIDAD
AGUA Y LUZ SOBRE LA GERMINACIÓN, EL CRECIMIENTO Y LA MORTALIDAD
DE LAS PLÁNTULAS**

INTRODUCCION.....	114
HIPÓTESIS.	115
OBJETIVOS	115
MATERIALES Y METODOS	116
RESULTADOS	
RECLUTAMIENTO Y MORTALIDAD.	119
TAMAÑO Y CRECIMIENTO.	123
DISCUSION	127

**CAPÍTULO VI INTERACCIONES ENTRE *Celtis tala* Y *Scutia buxifolia* Y
VARIACIONES ESPACIALES DE LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE**

INTRODUCCION	130
HIPÓTESIS.	133

OBJETIVOS	133
MATERIALES Y MÉTODOS	134
RESULTADOS	135
DISCUSIÓN	139

CAPÍTULO VII. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

DISCUSIÓN

LIMITANTES DE LA REGENERACIÓN DE <i>C. tala</i>	144
MANEJO Y CONSERVACIÓN DE LOS TALARES.....	148
LOS TALARES Y LA VEGETACIÓN PAMPEANA	150
CONCLUSIONES	152

BIBLIOGRAFÍA

.....	153
-------	-----

RESUMEN

Los pastizales de la pampa oriental limitan al NE con una pequeña superficie de bosques naturales en el área costera de los ríos Paraná y de la Plata. Algunas de esas comunidades están asociadas funcionalmente con el aporte hídrico de los ríos como los bosques ribereños y las selvas marginales. Los bosques xéricos dominados por *Celtis tala* Gill ex Planch (talares) constituyen la principal comunidad boscosa de la región. Los talares se encuentran fuera del área de inundación de los ríos y se desarrollan sobre suelos más sueltos y permeables que los suelos zonales en los que se encuentran los pastizales pampeanos.

La heterogeneidad ambiental del área estudiada determina fuertes variaciones de la composición de la vegetación. La comunidad de los talares se encuentra sobre los cordones mientras que en los intercordones se desarrolla la pradera salada en suelos anegables con alto contenido de sodio y la pradera húmeda en suelos hidromórficos no alcalinos. Los bosques pueden estar dominados por *C. tala*, por *Scutia buxifolia* Reiss o presentar codominancia de ambas especies (Goya et al. 1992). Además de las especies dominantes pueden hallarse *Jodina rhombifolia*, *Schinus longifolius*, *Sambucus australis* y *Phytolacca dioica* como especies acompañantes.

Tanto en los bosques dominados por *C. tala* como por *S. buxifolia* existe una densidad muy baja de individuos menores de 10 cm de DAP (Goya et al. 1992). Esa distribución evidencia una baja regeneración dentro del bosque. Tampoco se observa regeneración en claros ni en cordones desmontados pero *C. tala* coloniza plantaciones forestales y suelo removido en canteras, alambrados en bordes de caminos y bordes de canales.

Como hipótesis del presente trabajo se planteó que la vegetación preexistente reduce el crecimiento de las plántulas de *C. tala* y el déficit hídrico determina su mortalidad. En el bosque nativo los árboles adultos determinarían una baja disponibilidad de luz y agua debido a la alta cobertura y biomasa de raíces. El

aumento de la disponibilidad de luz en los claros no podría estimular la regeneración debido al aumento de la desecación. La respuesta a este factor sólo sería posible una vez que se hubiera superado la limitación impuesta por la ocupación subterránea y la disponibilidad de agua. La remoción del suelo y la consiguiente reducción de la vegetación, permitiría un mayor desarrollo radical y una mayor captación de agua a las plántulas de *C. tala*. Este proceso permitiría a la especie colonizar sitios con suelo removido como alambrados, bordes de canales, y canteras. En el marco de esas ideas, la colonización de las plantaciones por *C. tala*, sería posible debido a una menor biomasa de raíces respecto del bosque nativo.

El trabajo se llevó a cabo en un sector de cordones de conchilla ubicado a unos 20 km al SE de la localidad de Magdalena (35° 11' S, 57° 17' O).

Se analizó la relación entre la topografía y los cambios fisonómicos (bosque-pastizal) la distribución de la regeneración entre el interior del bosque y el ecotono bosque-pastizal. Se determinó la densidad de plántulas (individuos recientemente germinados, aún con cotiledones) y renovales (menores de 3 cm de DAP sin incluir la clase anterior) en el bosque y en el ecotono bosque-pastizal.

Los cordones de conchilla se extienden desde 800 a 2700 m de la costa del río. Las mediciones del nivel topográfico indicaron la existencia de un desnivel de 1,8 m entre los cordones más alejados y los más cercanos a la costa. En los cordones más altos y alejados de la costa la napa freática se encontró a 4,30 m de profundidad y a 3,5 en los más cercanos a la costa. Las raíces arbóreas podrían tener acceso al nivel freático ya que las mismas fueron comunes hasta 2 m de profundidad y escasas hasta 3,5.

Se observó una clara delimitación entre las áreas de bosque y pastizal en relación a la topografía. El bosque se desarrolla sobre las áreas de relieve positivo (cordones) independientemente de la altura de los mismos. Los pastizales están asociados a los intercordones pero también pueden ocupar pequeñas superficies sobre los cordones.

En el borde del bosque existe una baja densidad de individuos menores de 3 cm de DAP (renovales) (0.03 ± 0.007 ind/m²) sin incluir los que aún presentan cotiledones y es nula en el interior del bosque y en el pastizal. El 70 % de los renovales fueron menores de 50 cm de altura. La densidad y altura media de los renovales no difirió entre sitios pastoreados y no pastoreados. Se observó una asociación negativa entre la ocurrencia de renovales y la cobertura de la propia especie. El 98 % de los individuos se hallaron bajo cobertura de otra especie arbórea presente (*Scutia buxifolia* Reiss) y presentaron una tendencia poco marcada a ocurrir en sitios con menor cobertura de gramíneas. La densidad de plántulas fue menor bajo *C. tala* (3.0 ± 0.3 ind/m²) que bajo *S. buxifolia* (8.1 ± 1.2 ind/m²). No hubo diferencias significativas entre el interior del bosque, el borde y el pastizal. No se encontró asociación con la cobertura herbácea. Las diferencias en la densidad de renovales entre el bosque, el borde y el pastizal son debidas a diferencias en la mortalidad de plántulas y no pueden explicarse por diferencias en la disponibilidad de semillas y germinación. La alta mortalidad de plántulas en el pastizal estaría determinada por un efecto combinado de las condiciones edáficas adversas (suelos arcillosos y anegables) y con la alta ocupación por parte de las gramíneas. En el interior del bosque la mortalidad podría ser atribuida a la escasez de recursos derivada de la ocupación del sitio por parte de los árboles adultos. Debido a la escasa regeneración en el ecotono, puede considerarse que el límite entre el bosque y el pastizal es estable a escala de tiempo ecológico.

Se determinó la densidad de renovales en sitios en vías de colonización por *C. tala*. Todos los sitios muestreados partieron de una situación inicial en la que no se encontraban presentes individuos adultos de *C. tala*. En algunos casos el bosque fue eliminado, como en las plantaciones, canteras y alambrados sobre cordones. En otros, las condiciones creadas por diferentes disturbios, han permitido la instalación de *C. tala* en situaciones nuevas (alambrados en bajos y bordes de canales). Todos estos sitios experimentaron un incremento en la densidad de individuos respecto de la situación inicial. En las plantaciones se observó una tendencia de los renovales a ocurrir en sitios con baja cobertura herbácea. Los alambrados presentaron mayor frecuencia de montículos que el pastizal adyacente. Los renovales estuvieron

asociados a los montículos debajo de los alambrados y en los bordes de canales. En todos los sitios con suelo removido se observó una menor cobertura de gramíneas que en el pastizal sin disturbio. El crecimiento en altura y diámetro fue mayor en las plantaciones y canteras que en el bosque nativo.

La densidad de semillas fue hasta 100 veces superior en el bosque nativo que en los sitios donde la especie coloniza y esta relación es aún mayor para las plántulas. Las diferencias de regeneración en el bosque nativo respecto de las plantaciones, canteras y pastizales bajo alambrados no puede ser debida a disponibilidad de semillas y plántulas.

Los sitios que son colonizados por *C. tala* presentan baja ocupación del suelo por raíces de arbóreas y por herbáceas. La biomasa de raíces de arbóreas fue mayor en el bosque nativo que en el borde y las plantaciones. La biomasa de herbáceas en los pastizales fue mucho mayor que en los montículos bajo alambrados y en las canteras.

Los sitios con menor ocupación presentaron mayor disponibilidad de agua durante el verano que aquellos con mayor biomasa de herbáceas y raíces de arbóreas. La mayor disponibilidad de agua se registró en las plantaciones y en el suelo removido en canteras.

En el bosque nativo los renovales presentaron una marcada tendencia a ocurrir en sitios poco iluminados. Esta tendencia fue inversa en las plantaciones. La mayor disponibilidad de luz puede aumentar la probabilidad de instalación solamente en sitios con baja ocupación.

Mediante un ensayo a campo se determinó que la remoción del suelo y el agregado de agua aumenta la germinación, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas. Se observó un débil efecto del agregado de agua en las plántulas sobre suelo sin remoción.

Los diferentes factores que influyen en la regeneración de *C. tala* están interrelacionados y presentan relaciones jerárquicas. El déficit hídrico sería la causa principal de mortalidad de las plántulas y el rápido desarrollo de las mismas puede constituir la vía de escape a ese factor. El desarrollo radicular permite a las plantas explorar un mayor volumen de suelo incrementando la cantidad de agua potencialmente disponible.

El contraste ambiental entre sitios con alta o baja ocupación se debe a la ocurrencia conjunta de condiciones adversas en unos y favorables en los otros. En los sitios ocupados hay una mayor probabilidad de ocurrencia de déficit y las plántulas están en malas condiciones para tolerarlos. En los sitios menos ocupados la ocurrencia de déficit es menos frecuente y las plántulas están en mejores condiciones para tolerarlos.

Los pastizales y el bosque nativo representan los sitios con mayores limitaciones para la regeneración por la alta ocupación del suelo. En el bosque también existen limitaciones de disponibilidad de luz. Sin embargo, el aumento de la radiación aumenta la transpiración disminuyendo la supervivencia de las plántulas en sitios con alta ocupación y baja disponibilidad hídrica como los claros en el bosque nativo y los pastizales. En las plantaciones, donde existe una menor biomasa de raíces y mayor disponibilidad de agua, la regeneración es claramente estimulada por el aumento en la disponibilidad de luz. De esta manera la ocupación del suelo, y la consiguiente escasez de agua, constituyen las principales limitantes y la respuesta a la luz queda subordinada a esos factores.

Las interacciones descritas determinan una baja renovación por reproducción sexual dentro del bosque y una importante regeneración en sitios disturbados. La baja renovación del bosque por reproducción sexual y la alta capacidad de rebrote de cepa, indican que su persistencia depende de la supervivencia de los ejemplares adultos. La supervivencia de los individuos reproductivos permitiría disponer de

semillas que podrían tener éxito si la heterogeneidad espacial y temporal determinan la existencia de un sitio favorable en un momento determinado.

AGRADECIMIENTOS

Para la realización de este trabajo se contó con el apoyo de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires mediante becas de estudio y perfeccionamiento entre el 4/93 y el 9/97 con lugar de trabajo en el Laboratorio de Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales (LISEA) en la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales UNLP.

Deseo agradecer el apoyo científico y humano brindado por Jorge Frangi y Alejandro Brown. A Rosalía y Douglas Enrshaw, propietarios de la Ea. San Isidro y a la Fundación Elsa Shaw de Pearson. A todas las personas que colaboraron con las tareas de campo: Marcos Juárez, Gustavo Tito, Marcelo Perdomo, Sabrina Vaccaro, Manuel Cellini, Lujan Luna y Gabriela Luna. A mis compañeros de trabajo Juan Goya, Marcelo Barrera, Pablo Yapura, Juanjo Ferrando porque con ellos el trabajo cotidiano fue muy agradable, y porque colaboraron de muchas formas con esta tesis. A Guillermo Placci por las largas discusiones sobre el tema de este trabajo, a Guillermo Bianchi por su colaboración con la realización del balance hidrológico. El especial agradecimiento a mis padres por haberme apoyado siempre incondicionalmente.

INTRODUCCIÓN

Los pastizales de la pampa oriental limitan al NE con una pequeña superficie de bosques naturales en el área costera de los ríos Paraná y de la Plata. Algunas de esas comunidades están asociadas funcionalmente con el aporte hídrico de los ríos como los bosques ribereños y las selvas marginales (Cabrera 1976, Cabrera y Zardini 1978, Cabrera y Willink 1980, Dascanio et al. 1994). Los bosques xéricos dominados por *Celtis tala* Gill ex Planch (talares) constituyen la principal comunidad boscosa de la región (Fig. 1). Los talares se encuentran fuera del área de inundación de los ríos y se desarrollan sobre suelos más sueltos y permeables que los suelos zonales en los que se encuentran los pastizales pampeanos (Cabrera 1939, Parodi 1940, Vervoort 1967).

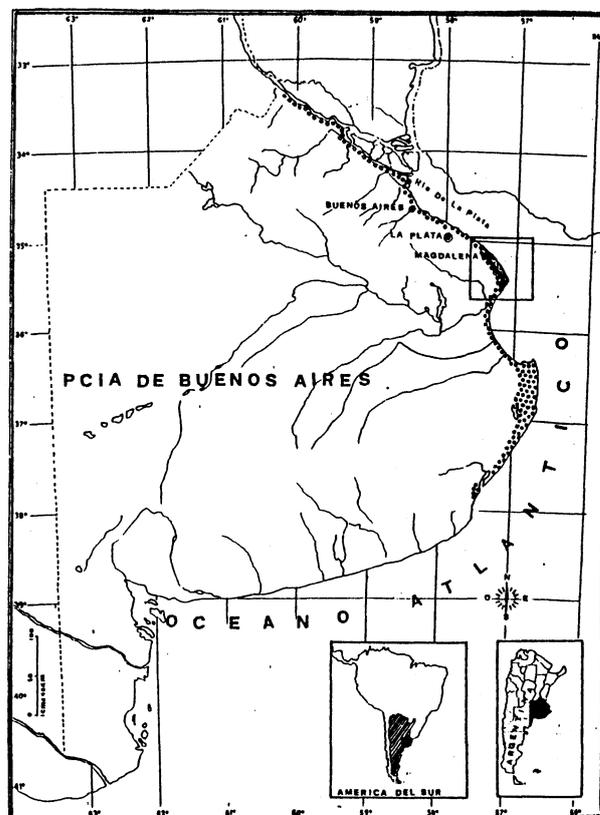


Fig. 1. Distribución de los bosques de *C. tala* en la Provincia de Buenos Aires (punteado). El recuadro indica el área de estudio. (Fuente?)

X

La distribución de estos bosques abarca una faja costera desde la ribera del Paraná hasta el N del litoral Atlántico en las cercanías de la localidad de Mar Chiquita. *C. tala* es la especie arbórea más ampliamente distribuida en la pampa oriental. Pequeños grupos e individuos aislados de *C. tala* se encuentran ^{en} localidades más interiores de la pampa oriental alcanzando entre 59° y 60° O en los partidos de Lobos, 25 de Mayo, Azul y Tandil. En todos esos sitios se encuentra asociado a relieves positivos formados por depósitos eólicos arenosos (Cabrera 1939, Parodi 1940, León *et al.* 1979, Burkart *et al.* 1992) y es la única especie arbórea que alterna con la extensa matriz de pastizal de la Pampa Deprimida. Esta característica motivó la elección de *C. tala* como objeto de estudio en este trabajo.

C. tala constituye un elemento arbóreo del Chaco y el Espinal alcanzando el NE de la provincia de Buenos Aires como límite austral. Los talares de Buenos Aires fueron considerados parte del Espinal (Cabrera 1976) o como una comunidad edáfica dentro de la provincia fitogeográfica de la Pampa (Vervoorst 1967, Cabrera y Willink 1980).

Los talares han sufrido un proceso de degradación muy importante desde principios de siglo debido a la expansión de las fronteras urbanas y agropecuarias y la utilización de su madera como leña (Parodi 1940). Este proceso fue particularmente intenso en el sector N de su distribución en la provincia y actualmente existen individuos aislados, o pequeños grupos, en los sitios antes ocupados por talares. Los bosques del SE de la localidad de Magdalena constituyen la porción remanente mejor conservada (Parodi 1940). En esa zona, los bosques ocupan las áreas de relieve positivo (Vervoorst 1967, León *et al.* 1979) constituidas por depósitos calcáreos (conchilla) (Fidalgo *et al.* 1973). Estos depósitos forman cordones paralelos a la costa y alternan con áreas de relieve negativo (intercordones) cubiertas por pastizales anegables. Las principales actividades económicas desarrolladas en esa región son la ganadería y la explotación de los materiales calcáreos del subsuelo. En 1984 se declaró Reserva de Biosfera (Mab-UNESCO) a una faja costera de 26000 ha entre las

localidades de Magdalena y Pipinas. La mayor parte de esa superficie corresponde a propiedades privadas y no existe una regulación de las actividades productivas. El funcionamiento del área como reserva sólo sería efectivo si existiese una administración que integrara los intereses económicos y de conservación. La implementación de tal administración requeriría información sobre el funcionamiento de los sistemas naturales. La determinación de las causas que regulan la regeneración de los talaes constituye información utilizable en la recuperación de áreas deforestadas, el manejo de los mismos en sistemas silvopastoriles y la conservación del paisaje.

La heterogeneidad ambiental del área estudiada determina fuertes variaciones de la composición de la vegetación. Las diferentes comunidades fueron descritas por Vervoorst (1967), Cabrera (1968) y por León *et al.* (1979) y se corresponden con diferencias geomorfológicas y edáficas (Cavallotto 1995). La comunidad de los talaes se encuentra sobre los cordones mientras que en los intercordones se desarrollan la pradera salada en suelos con alto contenido de sodio (natracualfes) y la pradera húmeda en suelos hidromórficos no alcalinos (argialboles). Los bosques pueden estar dominados por *C. tala*, por *Scutia buxifolia* Reiss o presentar codominancia de ambas especies (Goya *et al.* 1992). Además de las especies dominantes pueden hallarse *Jodina rhombifolia*, *Schinus longifolius*, *Sambucus australis* y *Phytolacca dioica* como especies acompañantes. Tanto en los bosques dominados por *C. tala* como por *S. buxifolia* existe una densidad muy baja de individuos menores de 10 cm de DAP (Goya *et al.* 1992). Esa distribución evidencia una baja regeneración dentro del bosque. La información obtenida por Rep *et al.* (datos no publicados) indican que la germinación ocurre durante el verano alcanzando altas densidades de plántulas bajo el dosel. Según ese trabajo existe una alta mortalidad durante el período de germinación probablemente asociada al déficit hídrico producido durante el verano. No se observa regeneración en claros ni en cordones desmontados pero *C. tala* coloniza plantaciones forestales y suelo removido en canteras, alambrados en bordes de caminos y bordes de canales.

Sobre la base de la información previa se plantea como hipótesis del presente trabajo que la vegetación preexistente reduce el crecimiento de las plántulas de *C. tala* y el déficit hídrico determina su mortalidad. En el bosque nativo los árboles adultos determinarían una baja disponibilidad de luz y agua debido a la alta cobertura y biomasa de raíces. El aumento de la disponibilidad de luz en los claros no podría estimular la regeneración debido al aumento de la desecación. La respuesta a este factor sólo sería posible una vez que se hubiera superado la limitación impuesta por la ocupación subterránea y la disponibilidad de agua. La remoción del suelo y la consiguiente reducción de la vegetación, permitiría un mayor desarrollo radical y una mayor captación de agua a las plántulas de *C. tala*. Este proceso permitiría a la especie colonizar sitios con suelo removido como alambrados, bordes de canales, y canteras. En el marco de esas ideas, la colonización de las plantaciones por *C. tala*, sería posible debido a una menor biomasa de raíces respecto del bosque nativo.

En el capítulo I se analiza la densidad de plántulas y renovales, su distribución y su relación con el pastoreo, la cobertura arbórea y herbácea en el bosque nativo y el ecotono con el pastizal de los intercordones. En el capítulo II se presenta la densidad de individuos de *C. tala* sus distribuciones de tamaño y crecimiento en situaciones desprovistas de bosque donde la especie coloniza y se las compara con el bosque nativo. En el capítulo III se indican las densidades de semillas en el suelo en distintas situaciones y se analiza el porcentaje y velocidad de germinación de las semillas dispersadas por aves y con otros tratamientos. En el capítulo IV analizan diferentes mecanismos posibles de inhibición de la regeneración como la existencia de sustancias alelopáticas, la ocurrencia de déficit hídrico y la ocupación del sitio por plantas herbáceas y raíces arbóreas. En el capítulo V se pone a prueba experimentalmente el efecto de la ocupación, la disponibilidad de agua y luz sobre el crecimiento y mortalidad de las plántulas. El capítulo VI analizan las relaciones entre *C. tala* y *S. buxifolia*, su repercusión en la estructura del bosque y su distribución respecto de la distancia a la costa del río.

CARACTERÍSTICAS CLIMÁTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO

El NE de la provincia de Buenos Aires se encuentra en la faja latitudinal templada de la tierra (Burgos 1968). La cercanía del Río de La Plata y el Océano Atlántico confieren características oceánicas al clima de esa región con bajas amplitudes térmicas diarias y estacionales. La circulación de los vientos está regulada por la acción del anticiclón del atlántico sur y por la del anticiclón del sur del pacífico. Estos dos centros emisores de vientos determinan que la circulación del aire tenga una dirección predominante NE-SO con vientos cálidos del Atlántico durante el verano y vientos fríos del Pacífico durante el invierno. Los registros climáticos de La Plata y Punta Indio son muy semejantes indicando una homogeneidad climática de la región estudiada. La temperatura media anual se encuentra entre 15° y 17 ° C. El mes más cálido es enero con una media de 22° a 24° C y el más frío es julio con 9° a 11° C de promedio. Los valores anuales de precipitación varían entre 850 y 1065 mm con máximos de ocurrencia durante el otoño y la primavera (Fig. 2). La evapotranspiración potencial es de 750 a 800 mm anuales por lo que, en promedio, existe un exceso de agua en el balance anual. Si embargo, el aumento de la evapotranspiración durante el verano produce una disminución del almacenaje y pueden existir períodos de déficit (Burgos 1968, Vervoorst 1967). Existe una alternancia entre períodos húmedos en los que se producen inundaciones y períodos de fuertes sequías (Sala 1975, Barbagallo 1983). Estas variaciones se producen periódicamente (entre 4 y 7 años) y repercuten fuertemente en las actividades agropecuarias de la Pampa Deprimida.

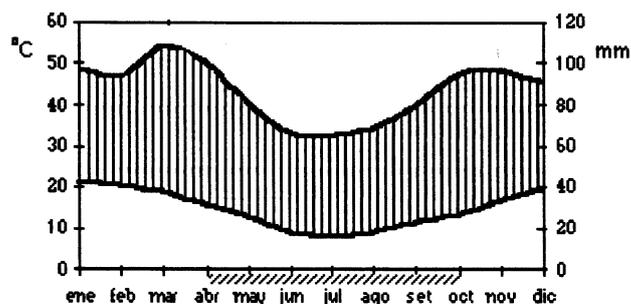


Fig. 2. Climatograma para La Plata (1909-1996), datos del Servicio Meteorológico Nacional.

Burgos (1968) señala la incongruencia entre el tipo de vegetación predicho por los modelos de Koppen y Holdridge y el observado para gran parte de la provincia de Buenos Aires. Dichos modelos prevén la existencia de bosques en un amplio sector del NE de la provincia donde existe exceso de agua. Burgos (1968) indica que la incongruencia se debe a que los valores de evapotranspiración real son mayores que los estimados a partir de la temperatura media anual y que, por ese motivo, el clima de la región pampeana es más árido que lo esperado.

GEOMORFOLOGÍA Y SUELOS

En el NE de la provincia de Buenos Aires se produce la transición entre la Pampa Ondulada y la Pampa Deprimida. Esta última se caracteriza por su escasa pendiente y es atravesada por cursos de agua que desembocan en el Río de La Plata, la Bahía Samborombón y en el Atlántico. La región estudiada se encuentra en la unidad geomorfológica "Llanura baja" que constituye un ambiente de depósitos marinos. Esta unidad se encuentra claramente diferenciada de la llanura alta constituida por limos continentales preholocenos, en la que se desarrollan los pastizales pampeanos climáticos. Ambas unidades están separadas por una diferencia de nivel (acantilado) cuya

mayor expresión topográfica puede observarse en la ciudad de Buenos Aires (10 m en Parque Lezama) y Magdalena (5 m). Los cordones de conchilla se extienden desde la localidad de Los Talas, Partido de Berisso, hasta las cercanías de Mar Chiquita y se encuentran separados de la Llanura alta en la mayor parte de su extensión. Los mismos están formados por depósitos de valvas de moluscos marinos y alternan con áreas deprimidas (intercordones) en los que predominan materiales finos en superficie. Estos depósitos, de 2 a 4 m de espesor, sobreyacen a los limos continentales preholocenos (Formación Ensenada) y se originaron durante ingresiones marinas cuaternarias. La depositación tuvo lugar en un ambiente de fuerte oleaje del SE, con un nivel marino en progresivo descenso, entre 8000 y 2000 años AP (Cavallotto 1995). El área de cordones e intercordones constituye una subunidad geomorfológica denominada llanura con cordones de playa (Cavallotto 1995) que coincide con lo que León et al. (1979) denominaron, a nivel de subunidad fisiográfica, "cordones de conchilla poco consolidada". Geológicamente, los cordones constituyen la Formación C° de La Gloria y pueden reconocerse cuatro sistemas con diferente expresión topográfica y localizados a diferentes distancias de la costa del río. En el área estudiada, el sistema I se encuentra a unos 2500 m de la costa y alcanza la cota de 5 msnm mientras que el sistema IV está a 500 m de la costa y se encuentra sobre la cota de 1 msnm (Cavallotto 1995). Los cordones presentan un ancho de alrededor de 50 m, pueden alcanzar longitudes de hasta 5000 m y su elevación respecto de los intercordones es de 1 a 2 m.

Los suelos del área fueron estudiados por Sánchez *et al.* (1976) y por Hurtado y Ferrer (1988). Existen características edáficas contrastantes entre los suelos desarrollados sobre los cordones y aquellos de los intercordones. Los primeros fueron clasificados como *Rendoles* y presentan un perfil A1, AC, C. El horizonte A1 tiene 20 cm de profundidad, es de textura franca y presenta fragmentos gruesos de conchilla en su masa. El AC es de 18 cm de espesor y está conformado principalmente por fragmentos gruesos de conchilla al igual que el C. Los materiales gruesos confieren a estos suelos un buen drenaje y

aireación que favorece la actividad biológica y la humificación de la materia orgánica que alcanza al 12 % en el horizonte superficial (Sánchez et al. 1976).

Los suelos de los intercordones están desarrollados sobre materiales finos y presentan drenaje muy lento, frecuente anegamiento y caracteres hidromórficos como la presencia de moteados. Existen cutanes de tensión (*slikensides*) que indican movimientos de expansión y contracción de las arcillas. Pueden presentar $\text{pH} > 9$ y alto contenido de sodio (*Natracualf*). Estas últimas características no se presentan en las posiciones más bajas y con mayor frecuencia de anegamiento (*Argialboles*).

Capítulo I

**Efecto de la topografía, la cobertura herbácea y
arbórea sobre la distribución del bosque y los
renovales de *Celtis tala***

Introducción

La alternancia entre bosque y pastizal asociada a los cambios topográficos refleja la incidencia del sustrato en los cambios de la vegetación. Debido a que existe una estrecha relación entre la topografía y las características de los suelos (Sánchez et al. 1976, Ferrer y Hurtado 1988, Cavallotto 1995), el cambio fisonómico podría estar principalmente controlado por las condiciones edáficas. En los intercordones los suelos arcillosos y anegables podrían determinar la ausencia de bosque ya que esas características inhiben el desarrollo de las especies arbóreas (Tang y Koslowski 1982, Nambiar y Sands 1992, 1993). Además, la cobertura herbácea y el pastoreo influyen en la colonización de pastizales por especies leñosas (Parodi 1940, Morello 1970, Facelli y León 1986, De Steven 1991) y podrían contribuir a la determinación del límite del bosque.

Los bosques del área pueden presentar dominancia de *C. tala* o de *Scutia buxifolia* Reiss. Los bosques dominados por *C. tala* se ubican principalmente en cordones alejados de la costa, los dominados por *S. buxifolia* se encuentran en los más cercanos y aquellos con codominancia de ambas especies se ubican en posiciones intermedias (Goya et al. 1992). En todas esas estructuras existe una densidad muy baja de individuos entre 3 y 5 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho) indicando que la regeneración es muy escasa (Goya et al. 1992). Ribichich (1996) halló diferencias texturales y químicas en el horizonte A1 de los cordones más alejados y los más cercanos a la costa. En ese trabajo se encontró que el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de *C. tala* en invernáculo, fueron ligeramente mayores en el suelo proveniente de los cordones más cercanos a la costa, con bosques dominados por *S. buxifolia*. Sin embargo, la regeneración de *C. tala* es muy baja en bosques con dominancia de una u otra especie. Debido a que las condiciones físicas de esos sitios no representaron limitantes para el desarrollo del bosque, es probable que actualmente, la regeneración esté principalmente afectada por factores biológicos.

La germinación de *C. tala* en los talares de Magdalena ocurre entre noviembre y marzo y la densidad de plántulas puede alcanzar valores de entre 5 y 10 ind/m² durante enero y febrero (Rep com. pers.). Estas observaciones sugieren que la disponibilidad de semillas y la germinación no constituyen una limitante para la regeneración bajo el bosque. Los factores que determinan la baja regeneración deberían actuar a nivel de la mortalidad de plántulas.

El efecto de la cobertura del dosel sobre la regeneración ha sido muy estudiado en diferentes tipos de bosque. La cobertura arbórea puede inhibir la germinación y el crecimiento de las plántulas de modo que la regeneración se produce frecuentemente en claros formados por caída de árboles (Bray 1956, Brokaw 1985, Marquis et al. 1986, Liebermann et al. 1989, Whitmore 1989, Ellison et al. 1993). La cobertura arbórea de diferentes especies puede determinar la probabilidad de instalación de las plántulas dentro del bosque al modificar las condiciones físicas, así como la composición y la cobertura del estrato herbáceo (Maguire y Forman 1983, Borchert et al. 1989). Las diferencias en la composición del estrato herbáceo podrían representar diferencias en las condiciones del sitio para la regeneración. La cobertura de gramíneas podría constituir una limitante mayor que la de dicotiledóneas para la instalación de las plántulas debido a la explotación más intensiva del agua por parte de las primeras (Bazzaz 1979).

En algunos cordones el bosque ha sido removido para la abertura de áreas de pastoreo que constituye una de las principales actividades económicas del área. En esos sitios se han desarrollado pastizales espontáneos y no se observa regeneración de *C. tala* aún en las inmediaciones de parches de bosque remanente. La regeneración en estos pastizales podría estar inhibida por la alta cobertura herbácea y la presencia del ganado ya que ambos factores pueden influir sobre la instalación de los renovales de especies arbóreas (Parodi 1940, Morello 1970, Facelli y León 1986, De Steven 1991).

HIPÓTESIS.

Las limitaciones de la regeneración no están relacionadas con la baja disponibilidad de semillas y plántulas.

Existe una asociación negativa entre la ocurrencia de renovales y la cobertura de herbáceas.

La luz constituye un factor limitante dentro del bosque y la regeneración puede ser estimulada por abertura del dosel.

Existe una relación negativa entre la ocurrencia de renovales de *C. tala* y la cobertura de los ejemplares adultos de la misma especie.

OBJETIVOS.

Relevar las características topográficas y freaticométricas y evaluar su relación con los cambios fisonómicos del paisaje (pastizal-bosque).

Determinar la densidad de plántulas en el bosque y los pastizales de intercordones adyacentes y su relación con la cobertura arbórea y herbácea.

Determinar la densidad y distribución de tamaños de los renovales de *C. tala* en el bosque, pastizales de intercordón adyacentes, claros producidos por caída de árboles y pastizales en cordones desmontados.

Determinar la distribución de los renovales en relación a la cobertura arbórea (*C.tala-S.buxifolia*) y el porcentaje de cobertura herbácea.

Comparar la densidad y distribución de tamaños entre sitios de bosque nativo con y sin pastoreo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Topografía

Se realizaron mediciones del nivel topográfico con un nivel óptico a lo largo de 5 transectas transversales a los cordones. Una de las mismas abarcó una distancia de 1700 m desde los cordones más cercanos a la costa del río hasta los más alejados hacia el SO (Fig. I.1). A lo largo de las transectas se determinaron puntos con un espaciamiento variable en los que se registró el nivel topográfico y el tipo de vegetación (bosque-pastizal). El espaciamiento de los puntos varió de acuerdo a la pendiente de cada situación. Los mayores espaciamientos fueron de 25 m en los pastizales y los menores de 1 m en el borde de los cordones.

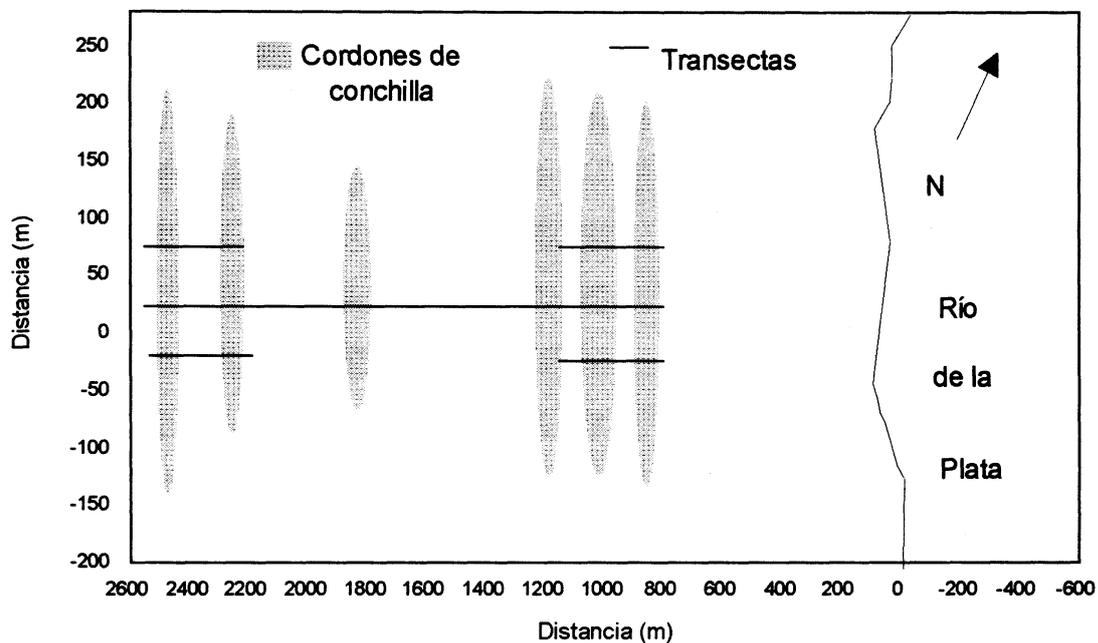


Fig. I.1. Ubicación de las transectas del levantamiento topográfico. Se indica la distancia a la costa del Río de La Plata.

Se realizaron cuatro perforaciones para determinar la profundidad de la napa freática. Dos de las determinaciones se realizaron en el extremo proximal al río de

la transecta mayor ubicando una sobre uno de los cordones y la otra en el intercordón. Otro par de perforaciones cordón- intercordón se realizó en el extremo más alejado del río de la transecta mayor.

Renovales.

Se determinó la densidad de individuos de *C. tala* menores de 3 cm de DAP en 22 sitios de bosque abarcando un gradiente de dominancia de *C. tala*. Se excluyeron los individuos recientemente germinados que aún no habían perdido sus cotiledones (plántulas). El muestreo de las plántulas se detalla más abajo. La especie presenta una gran capacidad de rebrote (Goya et al. 1992) pero en el muestreo no se incluyeron individuos originados por rebrote de cepa. Para evaluar el efecto del pastoreo se mostraron cinco sitios dentro de una clausura que permaneció libre de ganado por más de doce años mientras que los restantes mantuvieron un régimen de pastoreo permanente durante más de 40 años. Ambas situaciones difirieron marcadamente en su aspecto debido a la mayor altura de los pastizales no pastoreados. Se utilizaron parcelas de 5 m x 5 m distribuidas de forma contigua a lo largo de una línea paralela al límite entre el bosque y el pastizal (Fig. 1 2). En cada sitio se estableció una serie de diez parcelas sobre el pastizal abarcando cinco metros desde el límite del bosque y otras dos abarcando intervalos de 5 m desde el límite pastizal-bosque hacia el interior del bosque (borde e interior).

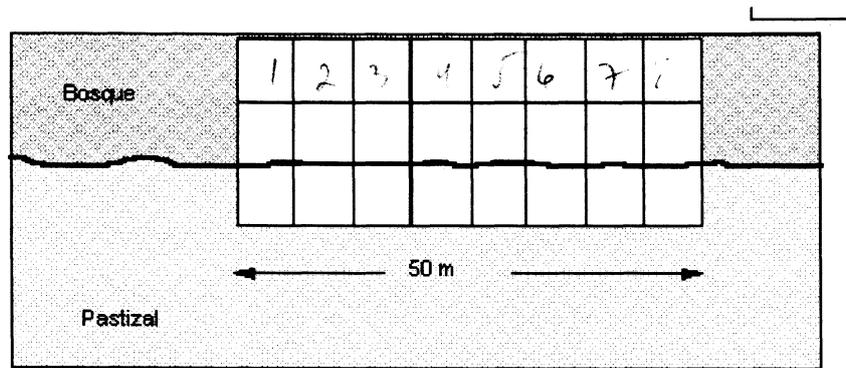


Fig. 1. 2. Ubicación de las parcelas del muestreo de renovales.

Se analizó el patrón de distribución espacial comparando las frecuencias de parcelas con distinto número de individuos con las esperadas para una distribución al azar obtenidas mediante la distribución de Poisson. Las diferencias en la distribución de frecuencias fueron evaluadas mediante la prueba de Chi-cuadrado (Steel y Torrie 1992).

De cada individuo se registró la altura total (punto más alto de la copa), la distancia al pastizal tomada perpendicularmente al borde del bosque, la especie del dosel ubicada por encima, y la cobertura herbácea en un radio de 20 cm alrededor del individuo muestreado. Se registró separadamente la cobertura de gramíneas y dicotiledóneas utilizando la escala de clases porcentuales de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois y Elleberg 1974).

Se comparó la distribución de frecuencias de renovales para distintas clases de cobertura de herbácea y de cobertura arbórea (*C. tala* y *S. buxifolia*) con las

registradas para una serie de puntos distribuidos cada 2,5 m a lo largo de la línea media de las parcelas. Esta comparación se efectuó con la finalidad de detectar tendencias en la distribución de los renovales respecto de esas variables. Las frecuencias se compararon a través de la prueba de Chi-cuadrado para los renovales que ocurrieron bajo la cobertura arbórea de *C. tala* y *S. buxifolia* por separado. Para evaluar específicamente, la tendencia respecto de los sitios con máxima cobertura se calculó un coeficiente de asociación Phi (Siegel 1988) comparando en tablas de contingencia de 2 x 2, las frecuencias de renovales y puntos para dos clases de cobertura herbácea (mayor y menor al 75%).

Debido a que los puntos se distribuyeron sistemáticamente se realizó un análisis de autocorrelación para evaluar la existencia de regularidad en la distribución espacial de la cobertura herbácea (Turner y Gardner 1990). Tal regularidad podría interferir en la utilización de los puntos como una estimación no selectiva de las distribuciones de frecuencias (Turner y Gardner 1990). Con posterioridad a este análisis se compararon las frecuencias obtenidas con todos los puntos con las calculadas a partir de los puntos que presentaron independencia espacial mediante la prueba de Chi-cuadrado.

Se analizó la relación entre la densidad de renovales y la dominancia de *C. tala* en cada sitio mediante análisis de regresión. La dominancia se estimó como el cociente entre el número de puntos con cobertura arbórea de *C. tala* sobre el total de puntos. Se calculó un coeficiente de correlación por rangos (Siegel 1988) para evaluar la relación entre el tamaño de los renovales y la distancia al pastizal.

Densidad de plántulas.

Se determinó la densidad de plántulas en siete sitios de bosque pastoreados con codominancia de *C. tala* y *S. buxifolia*. Se utilizaron parcelas de 2 x 1 m con el lado mayor paralelo al borde del bosque. En cada sitio dispusieron dos series de siete

parcelas distanciadas a 1,5 m abarcando desde dos metros por fuera del bosque hacia el interior. Se estableció una serie de parcelas bajo *C. tala* y otra bajo *S. buxifolia* en cada sitio. En cada parcela se registró el número de plántulas con cotiledones y el porcentaje de cobertura de gramíneas y dicotiledóneas. Se obtuvo un valor promedio de cobertura herbácea estimado en subparcelas de 50 x 100 cm. Este muestreo se realizó durante el mes de febrero de 1993 ya que la emergencia de plántulas ocurre durante el verano y las mayores densidades de plántulas se registran entre enero y marzo (Rep et al. en prep.). Se realizó un análisis de varianza de dos vías para un diseño factorial en bloques con la finalidad de evaluar el efecto del tipo de cobertura arbórea (*C. tala*-*S. buxifolia*) y de la posición respecto del límite del bosque sobre la densidad de plántulas. El factor "Posición" tuvo tres tratamientos ya que las parcelas fueron clasificadas como correspondientes al interior del bosque, el borde o el pastizal según su distancia al límite entre el bosque y el pastizal. Las parcelas ubicadas en el pastizal no presentaron cobertura arbórea pero fueron adyacentes a la copa de la especie arbórea de la serie correspondiente. En el análisis se les asignó el mismo tratamiento respecto de la cobertura arbórea que a las restantes parcelas de la serie. Se utilizó la transformación raíz cuadrada para aproximar el conjunto de datos a una distribución normal y homogeneizar las varianzas (Sokal y Rohlf 1981).

Se analizaron las diferencias de cobertura herbácea entre el interior del bosque, el borde y el pastizal mediante un análisis de varianza de dos vías para un diseño en bloques completos (7 sitios). Los datos se transformaron mediante: $\ln(x + 0.5)$. Se evaluó la relación entre la cobertura herbácea y la densidad de plántulas mediante un análisis de regresión del número de plántulas por parcela sobre el porcentaje de cobertura de gramíneas y dicotiledóneas separadamente.

Claros y pastizales sobre cordones.

Se muestrearon 30 claros en el bosque nativo para determinar la densidad de individuos menores de 3 cm de DAP. Todos los claros se encontraron sobre los cordones sin incluir áreas de borde y fueron originados por la caída de árboles o ramas

grandes produciendo una abertura de tamaño variable. En el muestreo se incluyó toda el área de los claros y una faja periférica a la misma de 2 metros de ancho bajo el dosel del bosque. Los tamaños abarcaron desde 20 m² (aproximadamente 3 m de diámetro) hasta 60 m² (aproximadamente 9 m de diámetro). No se hallaron claros mayores pero se incluyeron 10 pastizales sobre cordones desmontados adyacentes al bosque. En estos sitios se muestreó mediante una parcela rectangular de 10 m x 20 por sitio con su lado menor ubicado en el borde del bosque.

Resultados

Relación entre la topografía y la vegetación.

La pendiente general del terreno presentó un valor promedio de 1 m por Km (0,1%) siendo más pronunciada en los 400 m más cercanos a la costa con un desnivel de 2 m de altura en 400 m de distancia (5%) (Fig. I. 3). Los cordones más cercanos a la costa presentaron una diferencia de cota de casi 3 m respecto de los más alejados. La diferencia de altura de los cordones respecto del intercordón adyacente varió entre 0,7 y 2,1 m con los valores más bajos localizados en el extremo más cercano a la costa (NE). En el extremo SO la napa freática se encontró a una profundidad de 4,3 m sobre el cordón y 2,45 m en el intercordón. En el extremo NE las profundidades fueron de 3,5 y 2,2 para el cordón y el intercordón respectivamente (Fig. 3). Las raíces arbóreas pueden tener acceso a la napa freática ya que en las canteras de extracción de conchilla se observó la existencia de raíces arbóreas comunes hasta 2 m de profundidad y escasas hasta 3,5 m.

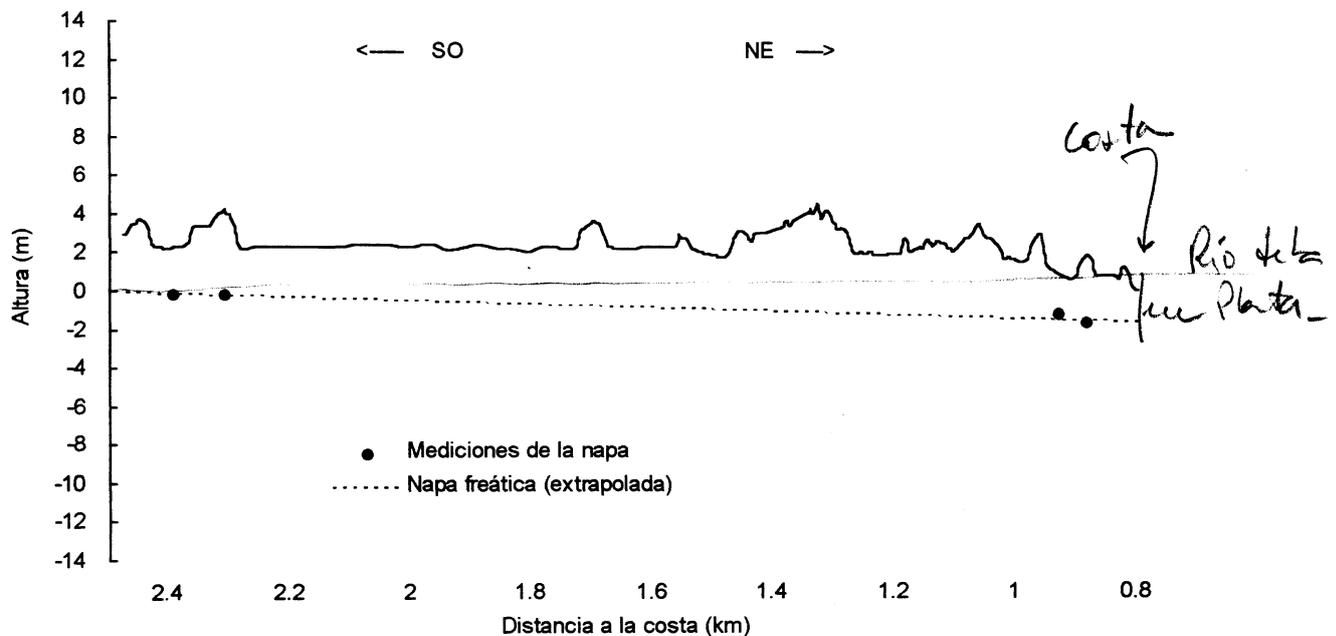


Fig. I. 3. Perfil topográfico perpendicular a la costa del Río de la Plata.

Se observó una clara delimitación entre las áreas de bosque y pastizal relacionada con la topografía (Fig. I. 4). El bosque de *C. tala* y *S. buxifolia* estuvo restringido a las posiciones de relieve positivo (cordones) independientemente de la altura del sitio. El límite entre el bosque y el pastizal estuvo asociado al límite de los cordones. En el borde del bosque el dosel se extendió unos 3 m sobre el intercordón. Los pastizales ocuparon áreas deprimidas (intercordones) aunque en algunos sitios se observaron áreas reducidas de pastizal sobre los cordones.

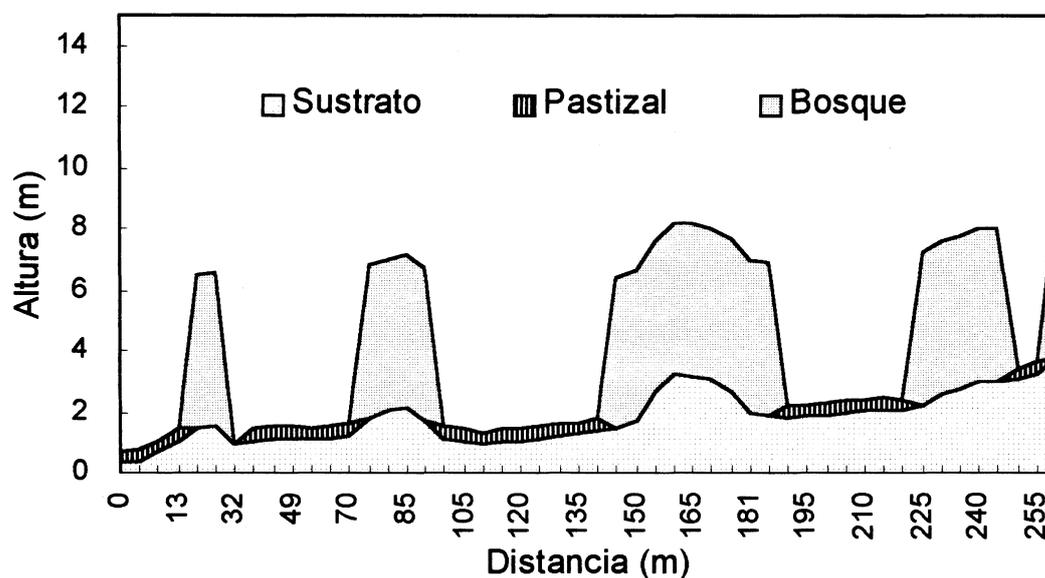


Fig. I. 4. Relación entre la topografía y la vegetación. Se indica la altura respecto de un cero arbitrario y la distancia al comienzo de la transecta.

Densidad de renovales.

Se hallaron 189 individuos en las parcelas de borde con una media de $0,035 \pm 0,007$ ind/m² mientras que en el interior del bosque se hallaron 4 renovales con una media que no difirió de cero ($t=0,29$, $p>0,3$) Más del 85 % de los 193 individuos muestreados se encontraron a menos de tres metros del límite entre el bosque y el pastizal (Fig. I. 5). No se registraron renovales en el pastizal de los intercordones.

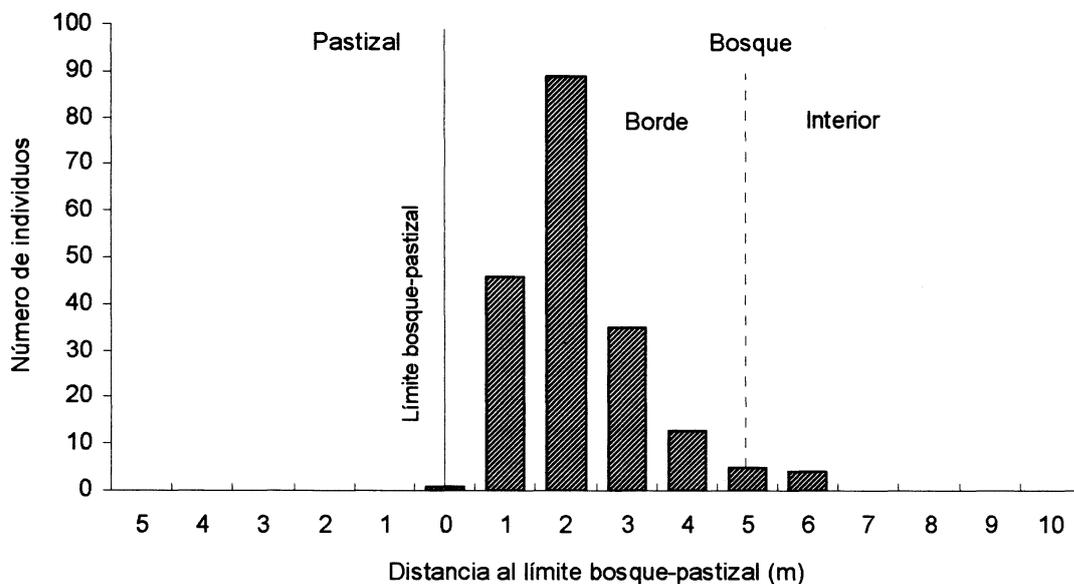


Fig. I. 5. Distribución respecto de la distancia al límite entre el bosque y el pastizal del total de renovales de *C.tala* de 22 sitios muestreados.

La distribución de los renovales difirió significativamente de lo esperado para un arreglo al azar (Chi-cuadrado: 122,3, $p=0,0000$). La frecuencia de parcelas vacías y con más de tres individuos fueron mayores que las esperadas para la distribución de Poisson indicando un patrón de distribución espacial agregado.

Se observó una alta concentración de individuos en los tamaños pequeños. Más del 70 % fueron menores de 50 cm de altura y sólo el 10 % superó el metro de altura (Fig. I. 6). La altura de los renovales presentó una correlación negativa con la distancia al pastizal (Fig. I. 7). Se halló una regresión negativa entre la dominancia de *C. taia* en cada sitio y la densidad de renovales (Fig. I. 8).

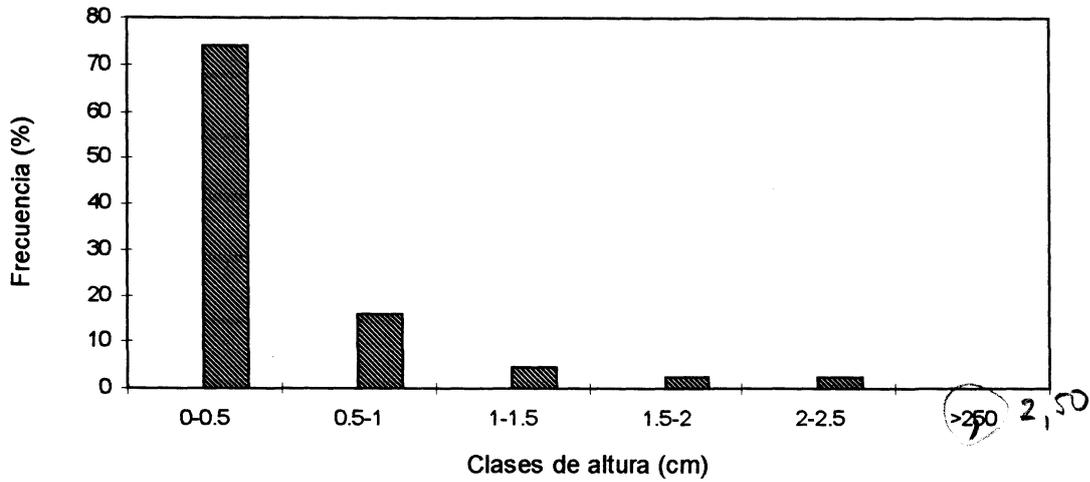


Fig. I. 6. Distribución de los renovales de *C. taia* por clases de altura.

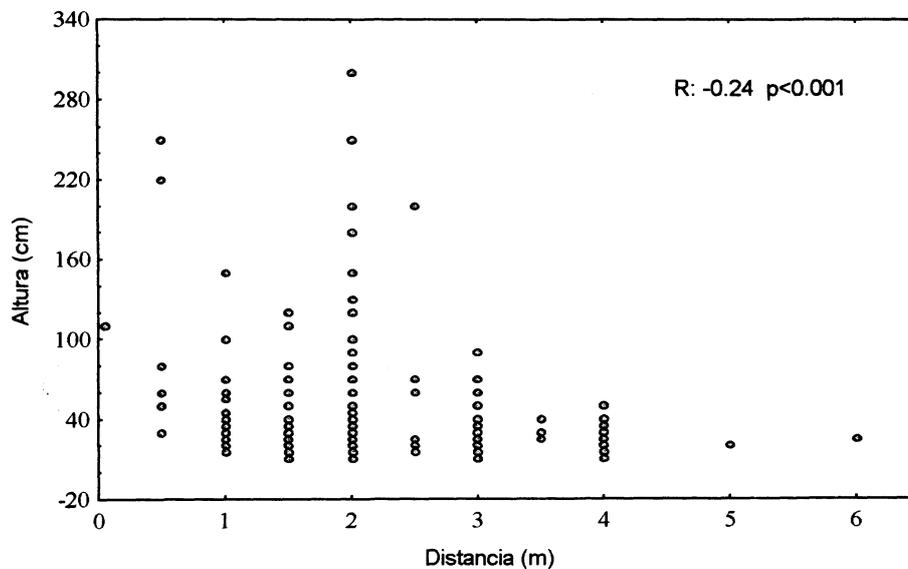


Fig. I. 7. Relación entre la altura de los renovales de *C. taia* y la distancia al límite entre el bosque y el pastizal. R: coeficiente de correlación por rangos de Spearman.

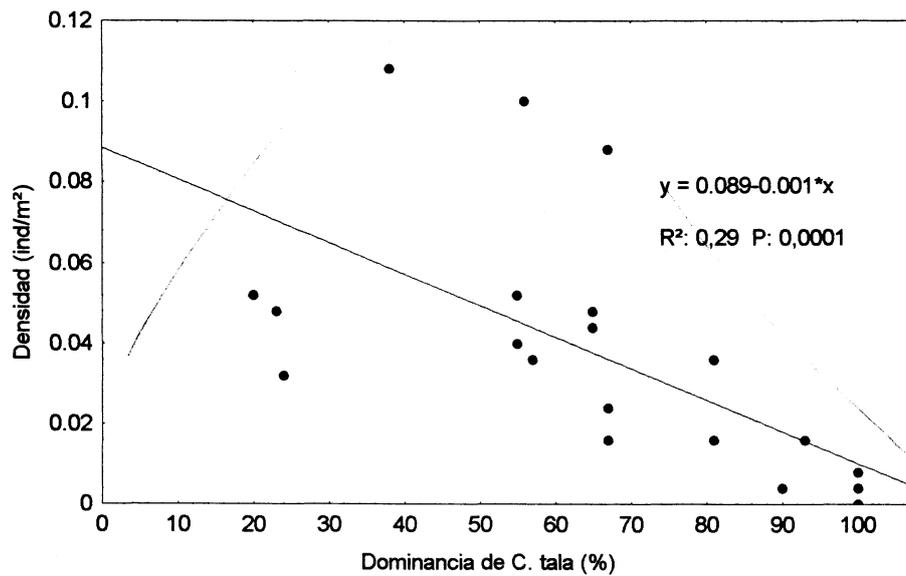


Fig. I. 8. Relación entre la densidad de renovales y la dominancia de *C. tala* en 22 sitios de muestreo.

Cobertura herbácea y arbórea.

La cobertura herbácea presentó autocorrelación significativa en 10 de los 22 sitios ($P < 0,05$). En 8 de esos 10 sitios la autocorrelación se observó solamente para puntos distanciados por 2,5 m indicando similitud de valores entre puntos separados por esa distancia. En los otros dos sitios la autocorrelación prevaleció hasta un espaciamiento de 5 m. Los restantes 12 sitios no presentaron autocorrelación indicando que la cobertura herbácea de puntos distanciados por 2,5 m constituyeron medidas independientes. La cobertura arbórea presentó autocorrelación significativa entre puntos a 2,5 m en 15 sitios de los cuales 4, también presentaron valores significativos aún con un espaciamiento de 5 m. Estos sitios fueron los que presentaron mayor dominancia de *C. tala* o *S. buxifolia* y en los cuales una gran proporción de puntos ocurrieron bajo la misma cobertura arbórea.

Se encontró una gran homogeneidad entre las distribuciones de frecuencias calculadas con espaciamentos de 5 m y 2,5 m (cobertura herbácea Chi-cuadrado: 0.72, $p > 0,8$, cobertura arbórea: Chi-cuadrado: 0.21 $p > 0,9$). Por este motivo se utilizaron todos los puntos para la comparación con los renovales.

La ocurrencia de renovales bajo cobertura de *S. buxifolia* fue más frecuente que la esperada sobre la base del muestreo de puntos y menos frecuente bajo cobertura de *C. tala* (Chi-cuadrado: 128.2 G.L.:1, $P:0.0000$). Más del 95 % de los renovales se encontraron bajo cobertura de *S. buxifolia* mientras que el valor esperado fue de 51%.

La cobertura de gramíneas y dicotiledóneas varió entre 0 % y más del 75 % tanto bajo *C. tala* como bajo *S. buxifolia*. Las clases de alta cobertura fueron más frecuentes bajo *C. tala* que bajo *S. buxifolia* (Fig. I. 9).

Los renovales observados bajo cobertura de *S. buxifolia* presentaron una frecuencia menor que la esperada para la clase de mayor cobertura de gramíneas y mayor para las clases menores pero estas diferencias no resultaron significativas (Fig. I. 10). No se observaron tendencias claras en la distribución de los renovales por clases de cobertura de dicotiledóneas y tampoco se hallaron diferencias.

Cuando las comparaciones se realizaron con sólo dos clases de cobertura (mayor al 75% y menor al 75%) sólo se halló una asociación negativa con la cobertura de gramíneas ($\Phi: -0,16$, $p < 0.01$).

El número de renovales observados bajo cobertura de *C. tala* fue reducido limitando los alcances del análisis, pero su distribución respecto de la cobertura herbácea no reflejó una relación negativa en ninguna de las comparaciones.

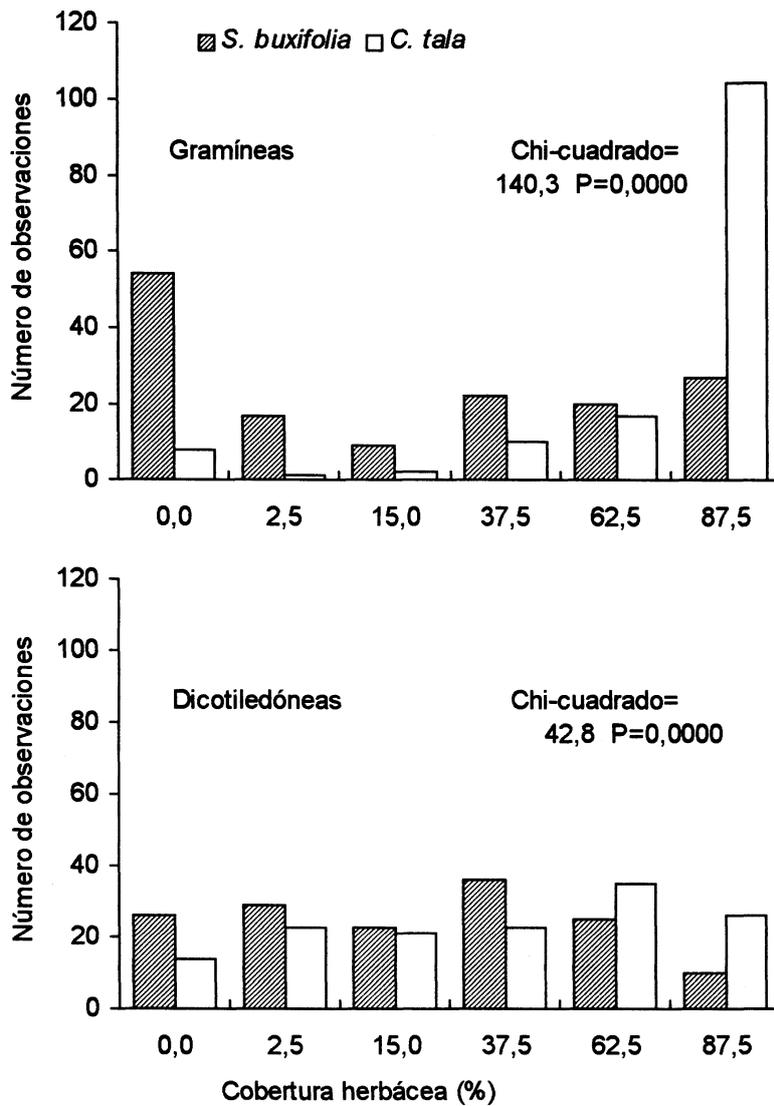


Fig. I. 9. Distribución de frecuencias de la cobertura herbácea para el muestreo de puntos bajo cobertura arbórea de *C. tala* y *S. buxifolia*.

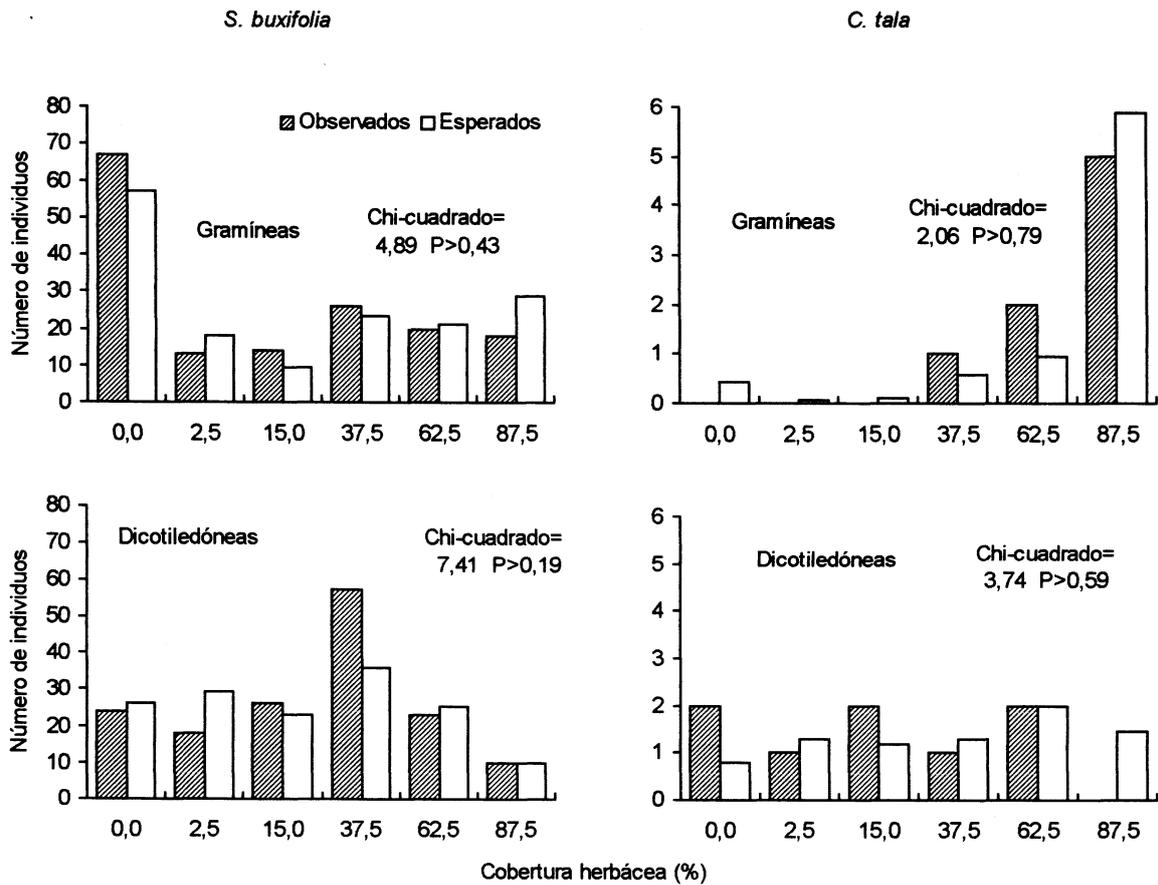


Fig. I. 10. Distribución de frecuencias de los renovales de *C. tala* por clases de cobertura herbácea bajo *C. tala* y *S. buxifolia*. Se indican los valores observados y los esperados en base al muestreo de puntos.

Pastoreo.

Los renovales hallados en sitios pastoreados y no pastoreados presentaron densidades ~~de individuos~~ muy semejantes (Tabla I. 1). Los renovales de ambos sitios no difirieron en su altura media y se ubicaron en las cercanías del límite entre el bosque y el pastizal.

Tabla I. 1. Valores medios de densidad, altura y distancia al pastizal (\pm error estándar) de los renovales de *C. tala* en sitios pastoreados y no pastoreados. n: número de observaciones , P: nivel de significancia (Mann-Whitney).

	n	Densidad (ind/m ²)	P	Altura (cm)	P	Distancia (m)	P
Pastoreado	65	0.052 \pm 0.012	>0.8	33.5 \pm 5.8	>0.6	2.8 \pm 0.6	>0.2
No pastoreado	62	0.050 \pm 0.014		35.7 \pm 5.6		2.0 \pm 0.2	

La cobertura herbácea sobre la que ocurrieron los renovales presentó promedios muy semejantes en sitios pastoreados y no pastoreados (Tabla I. 2). Lo mismo ocurrió con los registros de cobertura herbácea para los puntos.

Tabla I. 2. Valores medios de cobertura herbácea (\pm error estándar) para renovales de *C. tala* y puntos del muestreo sistemático, en sitios pastoreados y no pastoreados. n: número de observaciones , P: nivel de significancia (Mann-Whitney).

		n	Gramíneas (%)	P	Dicotiledóneas (%)	P
<i>C. tala</i>	Pastoreado	65	34.1 \pm 3.5	>0,7	31.8 \pm 2.7	>0.8
	No pastoreado	62	31.5 \pm 4.8		31.9 \pm 3.9	
Puntos	Pastoreado	105	41.6 \pm 3.5	>0,6	30.0 \pm 2.5	>0.9
	No pastoreado	105	39.6 \pm 3.3		30.9 \pm 2.8	

Densidad de plántulas.

El tipo de cobertura arbórea incidió significativamente sobre la densidad de plántulas siendo mayor bajo *S. buxifolia* ($8,1 \pm 1,2$ ind/m²) que bajo *C. tala* ($3,0 \pm 0,35$ ind/m²) (Tabla I. 3). Las densidades no difirieron entre el interior del bosque, el borde y el pastizal del intercordón ayacente (Tabla I. 3).

Tabla I. 3. Análisis de la varianza de la densidad de plántulas de *C. tala* en diferentes posiciones respecto del límite bosque-pastizal (Posición: interior del bosque, borde y pastizal) y bajo distinto tipo de cobertura arbórea (Especie: *C. tala* - *S. buxifolia*). SC: suma de cuadrados, GL: grados de libertad, CM: cuadrados medios, p: nivel de probabilidad.

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	p
Bloques	74.70	6	12.45	6.15	0.0000
Especie	28.01	1	28.01	13.84	0.0003
Posición	1.33	2	0.67	0.34	0.7204
Especie x Posición	0.54	2	0.27	0.13	0.8742
Error	174.06	86	2.02		

La cobertura herbácea presentó diferencias entre el pastizal, el borde y el interior del bosque tanto para las gramíneas ($F_{2, 33}: 173.21, p=0.0000$) como para las dicotiledóneas ($F_{2, 33}: 47.66, p=0.0000$). La mayor cobertura de gramíneas se observó en el pastizal y disminuyó hacia el interior del bosque (Fig. I. 11). La cobertura de dicotiledóneas presentó una tendencia inversa.

No se encontró una relación significativa entre la densidad de plántulas y la cobertura de gramíneas ($R^2: 0.002, n: 98, p>0.91$) ni de dicotiledóneas ($R^2: 0.016, n:98, p>0.87$).

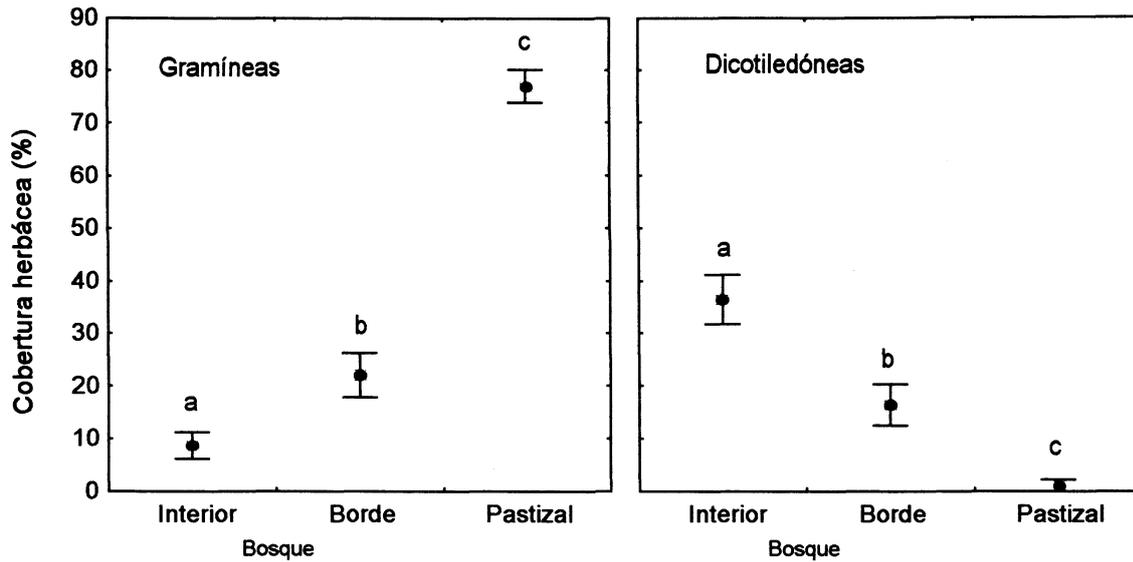


Fig. 11. Valores de cobertura herbácea en el pastizal de los intercordones, el borde y el interior del bosque. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, Tukey $P < 0,01$).

Claros y pastizales en cordones.

No se registró ningún individuo menor de 3 cm de DAP en los claros ni en los pastizales sobre cordones desmontados.

Discusión

Las características edáficas y topográficas tan contrastantes entre los cordones e intercordones determinan una clara delimitación de las áreas de bosque y pastizal. La coincidencia entre el límite del bosque y el límite de los cordones indica la existencia de una fuerte restricción para la regeneración de *C. tala* en el intercordón. El borde del bosque, en el que existe cobertura arbórea sobre el sustrato de los intercordones, constituye una situación que difiere del bosque y del pastizal. En relación con esa particularidad se observa que la ocurrencia de renovales está restringida casi exclusivamente al borde, a menos de cinco metros del límite con el pastizal. La baja densidad y el patrón de distribución agregado reflejan la coocurrencia de los renovales en sitios favorables escasos. Las condiciones desfavorables del sitio para el desarrollo de los renovales se observa en la alta concentración en los tamaños pequeños. Existe una densidad muy baja de individuos mayores de 1 m de altura (20 ind/ha) indicando que son reducidas probabilidades de alcanzar el tamaño adulto.

La falta de regeneración dentro del bosque no puede atribuirse a la influencia del ganado doméstico que utiliza el bosque como refugio. Los sitios que permanecieron 12 años sin ganado no presentan diferencias respecto de los que presentaron un régimen de pastoreo permanente. A pesar de la ausencia del ganado no se observan renovales en el interior del bosque, y la densidad y tamaño de los renovales del borde, no difiere de los sitios pastoreados. El pastoreo dentro del bosque y en el borde del mismo, no presenta un impacto suficiente para modificar el porcentaje de cobertura herbácea; su efecto en el pastizal se aprecia por la reducción de su altura que en los sitios sin pastoreo alcanza unos 60 cm y es menor de 20 cm en los pastizales con pastoreo.

Existe una relación negativa entre los renovales y la cobertura de gramíneas pero ese efecto no se observa en las plántulas. Esto indica que la cobertura herbácea no incide sobre la germinación pero que la supervivencia de plántulas es menor en la clase más alta de cobertura determinando la relación observada para

los renovales. Este efecto fue registrado en un pastizal pampeano para plántulas de *Ulmus sp.* por Facelli y León (1986). En los pastizales, este efecto debería ser mayor que el observado en el borde del bosque debido al mayor desarrollo de las gramíneas.

Los bosques dominados por *C. tala* presentan menor densidad de renovales que los dominados por *S. buxifolia* en coincidencia con lo esperado sobre la base de las diferencias edáficas halladas por Ribichich (1996). Según ese trabajo, los cordones más cercanos a la costa y con bosques dominados por *S. buxifolia*, presentan condiciones edáficas más apropiadas para el desarrollo de las plántulas de *C. tala*. Sin embargo, los renovales se ubican en el borde del bosque donde las condiciones edáficas son diferentes de las de los cordones. Por este motivo, la relación negativa entre la dominancia de *C. tala* y la densidad de renovales, no podría vincularse con las comparaciones realizadas por Ribichich (1996). Por otra parte, la relación negativa entre la densidad de plántulas y la cobertura de *C. tala* se observó aún para un mismo sitio, en bosques con codominancia. Esa relación no puede explicarse por diferencias edáficas.

La cobertura arbórea puede condicionar la cobertura herbácea y de ese modo incidir sobre la instalación de las especies arbóreas (Maguire y Forman 1983). Sin embargo la incidencia de la cobertura herbácea sobre la frecuencia de renovales fue muy baja como para explicar por sí sola el notable efecto de la cobertura arbórea. *S. buxifolia* presenta mayor biomasa foliar que *C. tala* (Goya com. pers.) y probablemente mayor intercepción de luz. El follaje más denso de esta especie podría constituir una protección contra la desecación ya que la emergencia de plántulas se produce durante el verano. El efecto protector de la cobertura puede aumentar la supervivencia de plántulas en sitios con deficiencias hídricas (Borchert *et al.* 1989).

La densidad de plántulas no resultó diferente entre el interior del bosque, el borde y el exterior. Esto indica que las diferencias en la densidad de renovales entre esos sitios no pueden explicarse por diferencias de disponibilidad de semillas

y germinación. La relación densidad de plántulas/densidad de renovales permite inferir que la mortalidad en los primeros estadíos es muy alta en todos los sitios pero menor en el borde del bosque. La cobertura de gramíneas presenta un valor máximo en el pastizal y decrece hacia el interior del bosque. Si bien esta variable puede estar relacionada con la alta mortalidad en el pastizal no puede estarlo en el interior debido a los bajos valores de cobertura.

La falta de regeneración en los claros indica que un aumento en la disponibilidad de luz no constituye una condición suficiente para aumentar la supervivencia de las plántulas. Podría ocurrir que la luz no represente una limitante o bien, más probablemente, que la luz no sea la única limitante. En el borde se observa que los renovales más altos están en las cercanías del límite del bosque. Esto puede constituir una respuesta a la mayor disponibilidad de luz debida a la incidencia lateral indicando su carácter limitante. En los claros, el incremento de la desecación producido por la remoción del dosel, podría inhibir el efecto positivo de la mayor disponibilidad de luz.

La baja ocurrencia de renovales y plántulas bajo la propia especie indicaría que las probabilidades de supervivencia son menores en las cercanías de la planta madre. Este efecto ha sido relacionado con relaciones competitivas intraespecíficas y liberación de inhibidores del crecimiento por parte de las plantas madre (Rice 1980, Connell 1984). La alta ocupación por parte de los ejemplares adultos en el interior del bosque podría dificultar el desarrollo de las plántulas debido a su mayor biomasa de raíces y a la baja disponibilidad de luz. La utilización de recursos por parte de las raíces de especies arbóreas puede inhibir el crecimiento de especies herbáceas (Belsky 1992) y probablemente de las plántulas.

Las condiciones edáficas en el borde del bosque, pueden limitar el desarrollo de los renovales hasta el tamaño adulto. Las características de los suelos de textura fina, como escaso drenaje y anegabilidad, representan limitantes para el desarrollo de las especies arbóreas (Nambiar y Sands 1992, 1993) y han sido referidas como determinantes de la escasez de árboles en la región pampeana

(Parodi 1942, Facelli y León 1986). En el pastizal adyacente, no sólo existen limitantes edáficas, sino que la cobertura de gramíneas es mucho mayor que dentro del bosque, lo que podría causar la alta mortalidad de las plántulas allí instaladas. Ambas características estarían determinando la existencia de un límite neto entre el bosque y el pastizal.

Capítulo II

COLONIZACIÓN

INTRODUCCIÓN

La baja regeneración observada en el bosque nativo contrasta con la capacidad que presenta *C. tala* para colonizar sitios no ocupados por la propia especie. En diversos sitios el bosque ha sido removido y reemplazado por plantaciones de especies exóticas (*Eucalyptus sp.*, *Pinus sp.*, *Acacia sp.*). En muchos de esos sitios puede observarse el establecimiento de individuos de *C. tala* por lo que dichas situaciones pueden considerarse en proceso de colonización. *C. tala* coloniza tanto las plantaciones como las líneas de alambrados en los pastizales sobre los cordones de conchilla desmontados o en suelos más bajos como bordes de cordones. Los alambrados se localizan frecuentemente en bordes de caminos y de canales por lo que generalmente presentan montículos de suelo removido. Esta característica podría relacionarse con la instalación de *C. tala* ya que también existe regeneración en otras situaciones en las que se produce acumulación de suelo removido. Las canteras abiertas para la extracción de material calcáreo del subsuelo presentan cúmulos de material superficial del suelo en los que se instalan renovales de *C. tala*. Una situación semejante se observa en relación al material del suelo removido para la construcción de canales de drenaje en terrenos bajos. Los canales constituyen cauces de aproximadamente 2 m de ancho por 1 m de profundidad. En el borde de los mismos se deposita el material extraído del cauce que conforma depósitos de alrededor de 0,5 m de altura y 1 m de diámetro en los que se observa el establecimiento de individuos de *C. tala*. La asociación entre el bosque y los cordones de conchilla indica que *C. tala* requiere sustratos con buen drenaje, sueltos y aireados. La remoción de tierra podría producir cambios en las condiciones físicas del sustrato que favorezcan la instalación de los renovales. También es posible que los montículos presenten diferencias de cobertura herbácea respecto del pastizal y que la disminución de la cobertura de gramíneas favorezca la instalación de *C. tala*.

HIPÓTESIS

La regeneración de *C. tala* ocurre en sitios desprovistos de ejemplares adultos de la propia especie y cesa cuando los individuos alcanzan la madurez, estableciendo las mismas limitaciones que existen en el bosque nativo.

La remoción del suelo modifica la cobertura herbácea produciendo una disminución de la cobertura respecto del pastizal sin disturbio.

La remoción del suelo facilita la instalación de los renovales de *C. tala*.

El crecimiento de los renovales es mayor en los sitios con suelo removido y en plantaciones que en el bosque nativo.

OBJETIVOS.

Determinar la densidad y distribución de tamaños de los individuos de *C. tala* en sitios inicialmente desprovistos de bosque nativo donde se observa colonización.

Evaluar la incidencia de la remoción del suelo sobre la cobertura herbácea.

Evaluar la asociación entre la remoción del suelo y la ocurrencia de renovales.

Evaluar la distribución de los renovales respecto de la cobertura herbácea.

Determinar el crecimiento de los renovales en los sitios en proceso de colonización y en el bosque nativo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se determinó la densidad de individuos de *C. tala* en plantaciones forestales de diferentes especies, a lo largo de alambrados, en bordes de canales y en canteras abandonadas. Se utilizaron parcelas de 5 m x 5 m cuya disposición en el terreno y el tamaño de las muestras se especifica para cada situación. Se registraron todos los individuos de *C. tala* discriminados en categorías de tamaño: 1: menores de 1 cm de DAP, 2: entre 1 y 5 cm de DAP, 3: entre 5 y 10 cm de DAP y 4: mayores de 10 cm de DAP. De los individuos menores de 1 cm de DAP se registró la altura y la cobertura herbácea a su alrededor en un radio de 30 cm. Para los individuos mayores a la clase 1 no se registró la cobertura herbácea debido que por su tamaño podrían haberla modificado. La distribución de los renovales respecto de la cobertura herbácea fue comparada con las frecuencias obtenidas para puntos distribuidos cada 2,5 m a lo largo de la línea media de las parcelas en todos los sitios muestreados, de la misma manera que se realizó en el bosque nativo.

Las distribuciones de individuos por clases de tamaños en las diferentes situaciones fueron comparadas mediante tablas de contingencia (Steel y Torrie 1992). El número de filas fue igual al número de clases de tamaño utilizadas y el número de columnas fue igual al número de situaciones comparadas.

Plantaciones

Se muestrearon seis plantaciones ubicadas sobre cordones de conchilla previamente desmontados. 4 plantaciones fueron de *Eucalyptus* sp., 1 de *Acacia* sp. y 1 de *Pinus* sp. En cada sitio se distribuyeron en forma contigua 12 a 20 parcelas de 5 m x 5 m.

Alambrados

Se muestrearon alambrados instalados sobre cordones desmontados y en sitios bajos como bordes de cordones e intercordones. Se utilizaron parcelas de 5 m x 5 m ubicadas a lo largo de la línea de los alambrados abarcando 2,5 m a cada lado de la línea. Se dispusieron parcelas en forma apareada a las anteriores abarcando de 2,5 m a 7,5 m desde la línea de alambrado. Estas parcelas permitieron comparar el área bajo los alambrados con el pastizal adyacente. Se registró la ocurrencia de los individuos sobre montículos estimando la altura del microrrelieve respecto del nivel general del pastizal adyacente. Las alturas fueron tomadas inicialmente con nivel óptico y luego estimadas visualmente en categorías de altura con un intervalo de 10 cm. Se comparó la frecuencia de montículos debajo del alambrado con la del pastizal adyacente y se evaluó la tendencia de la regeneración respecto del microrrelieve. Para ello se registró la altura del microrrelieve en puntos distribuidos cada 2,5 m a lo largo de la línea del alambre y sobre una línea imaginaria paralela al alambrado y ubicada a 5 m de distancia. Se compararon las distribuciones de frecuencias por categorías de altura del microrrelieve mediante la prueba de Chi-cuadrado.

Bordes de canales

Se muestrearon 3 sitios utilizando 25 parcelas de 5 x 5 m por sitio ubicadas en forma contigua a lo largo de la costa del canal abarcando cinco metros desde el borde del cauce. Se utilizaron parcelas apareadas a las anteriores para comparar la ocurrencia de regeneración en el pastizal adyacente donde no hubo acumulación de tierra. Se analizó la distribución de los individuos por clases de altura de los montículos y la cobertura herbácea de los montículos con la de las parcelas en el pastizal sin disturbio.

Canteras abandonadas

Se muestrearon tres sitios con 15 a 20 años de abandono en los que quedaron cúmulos de material superficial del suelo de 1 m a 3 m de altura. Estos depósitos presentaron un ancho de entre 5 m y 20 m y de 20 a 50 m de largo aproximadamente. En cada sitio se utilizaron 10 parcelas de 5 x 5 m dispuestas en forma contigua. Los muestreos se realizaron en sitios con manchones de bosque remanente que se encontraron entre 2 y 10 m de distancia respecto de las parcelas.

Crecimiento y distribución de edades

Se utilizaron técnicas dendrológicas para la determinación de la edad y crecimiento de renovales en distintas situaciones. Se obtuvieron secciones basales del tallo de plantas de diferentes tamaños que fueron pulidas con lijas de distinto granulometría en forma decreciente. El conteo de los anillos anuales de crecimiento se realizó mediante lupa binocular de 10 aumentos. Las plantas se colectaron en el bosque nativo, en plantaciones, y en canteras abandonadas. En cada situación se obtuvieron entre 50 y 60 individuos distribuidos en cinco clases de altura: <0,5 m, 0,5-1 m, 1-1,5 m, 1,5-2 m, 2-2,5 m, 2,5-3 m y mayores a 3 m. La colección de las plantas se realizó en 3 sitios distintos para cada situación. A partir de estas determinaciones se obtuvieron valores de crecimiento medio anual en diámetro (diámetro/edad) y en altura (altura/edad) para cada individuo. Cada uno de los tres sitios fue considerado como una repetición y se compararon los valores medios de todos los individuos provenientes de cada sitio. Así se evitó la existencia de similitudes entre individuos debidas a la proximidad espacial (pseudorréplicas) (Hurlbert 1984). Los crecimientos medios de las distintas situaciones se compararon mediante análisis de la varianza de una vía con tres repeticiones. Debido a que el crecimiento puede estar asociado al tamaño de los individuos, se utilizó el diámetro medio y la altura media, de cada repetición, como

covariable en las comparaciones de los crecimientos respectivos. De esta manera se evitó la interferencia de las diferencias de tamaños en la evaluación de las diferencias de crecimientos.

Se ajustó un modelo de crecimiento en altura y en diámetro en cada una de las situaciones. El modelo logístico ha sido aplicado al crecimiento de diferentes organismos en los que la curva de tamaño en función de la edad presenta forma sigmoide (Pielou 1969, von Bertalanffy 1976). Este modelo presenta un valor máximo de tamaño hacia el cual, el individuo, tiende asintóticamente. Cuando el tamaño del individuo se halla alejado de ese valor máximo, el modelo logístico se comporta de manera muy semejante a un modelo exponencial. A medida que aumenta el tamaño del individuo el modelo logístico presenta menores incrementos que el exponencial. Dado que los ejemplares colectados se hallan en etapas tempranas de crecimiento se utilizó un modelo exponencial: $y = a \cdot e^{b \cdot t}$ donde y es el tamaño (altura o diámetro) t es la edad en años y a y b son parámetros de la ecuación. El modelo se ajustó mediante regresión lineal simple del logaritmo del tamaño (altura y diámetro) y la edad: $\log(y) = \log(a) + b \cdot t$. En esta ecuación, que se obtiene por transformación logarítmica de la primera, $\log(y)$ depende linealmente de t . Se compararon los valores de b y a para distintas situaciones mediante análisis de covarianza (Steel y Torrie 1992) utilizando el tamaño como variable dependiente y la edad como covariable. La homogeneidad de las varianzas se evaluó en todos los casos mediante la prueba de Bartlett.

Se evaluaron las diferencias de tamaño de los individuos germinados en la misma temporada, entre el bosque nativo las plantaciones y las canteras. En marzo de 1996 se obtuvieron 20 plántulas de *C. tala* en los mismos sitios en los que se colectaron los renovales para la determinación del crecimiento. En el bosque nativo se obtuvieron plántulas del interior y del borde. Para la extracción de las plántulas se excavó con una pala alrededor de cada individuo y luego se disgregó a mano el pan de tierra evitando romper la raíz. De cada plántula se registró el número de hojas, la longitud de la porción aérea y de la raíz. Todo el material fue secado y se obtuvo el peso seco de la porción aérea y subterránea. Las

diferencias entre sitios de las variables medidas fueron evaluadas mediante análisis de la varianza de una vía. Los datos se transformaron mediante logaritmo natural y la homogeneidad de las varianzas se evaluó utilizando la prueba de Bartlett.

RESULTADOS

Plantaciones

En las plantaciones se registró una densidad media de 0,14 ind/m² (Tabla II. 1). El 70 % de los individuos registrados fueron menores de 1 cm de DAP (Fig. II. 1). La distribución en altura de dichos individuos presentó su máxima proporción entre 100 y 150 cm (43%) (Fig. II. 2).

No da
seg. ...
alt. ...
8m d

La distribución de frecuencias de los renovales respecto de la cobertura herbácea difirió respecto de los puntos al azar tanto para la gramíneas como para las dicotiledóneas. Los renovales presentaron mayores frecuencias para las clases de baja cobertura (Fig. II. 3). Esta tendencia resultó significativa tanto respecto de las gramíneas como de las dicotiledóneas.

✓ Tabla II. 1. Densidad de renovales de *C. tala* en plantaciones. ±: error estándar.

	sitio						total
	1	2	3	4	5	6	
Media (ind/parcela)	7.60	2.08	1.67	2.67	3.17	1.50	3.56
±	0.67	0.75	0.38	0.50	0.55	0.25	0.36
n	20	12	12	12	12	12	6
Densidad (ind/m ²)	0,30	0,08	0,07	0,11	0,13	0,06	0,14

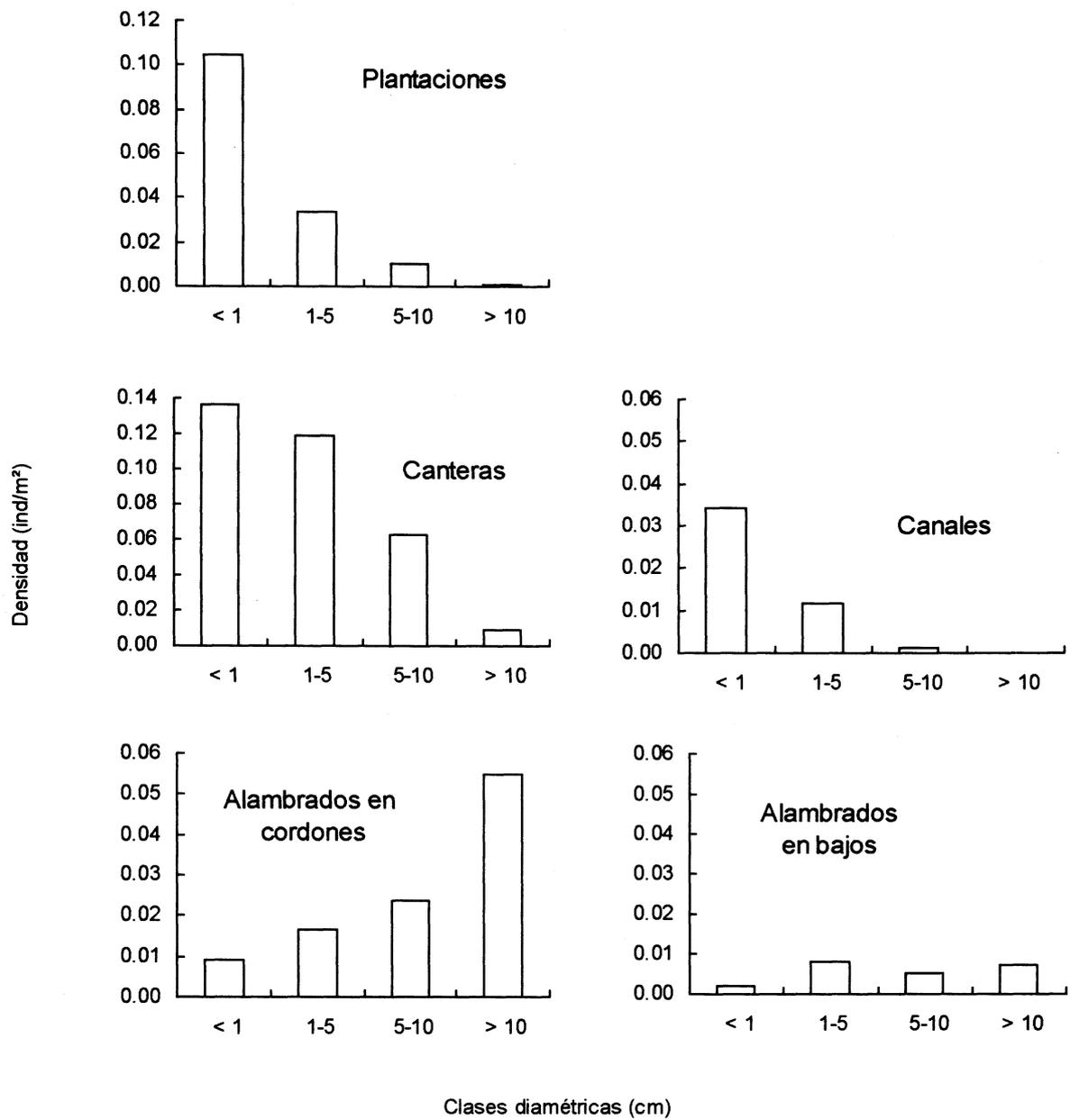


Fig. II.1. Distribución por clases diamétricas de los individuos de *C. tala* > 1 cm de DAP, en distintas situaciones.

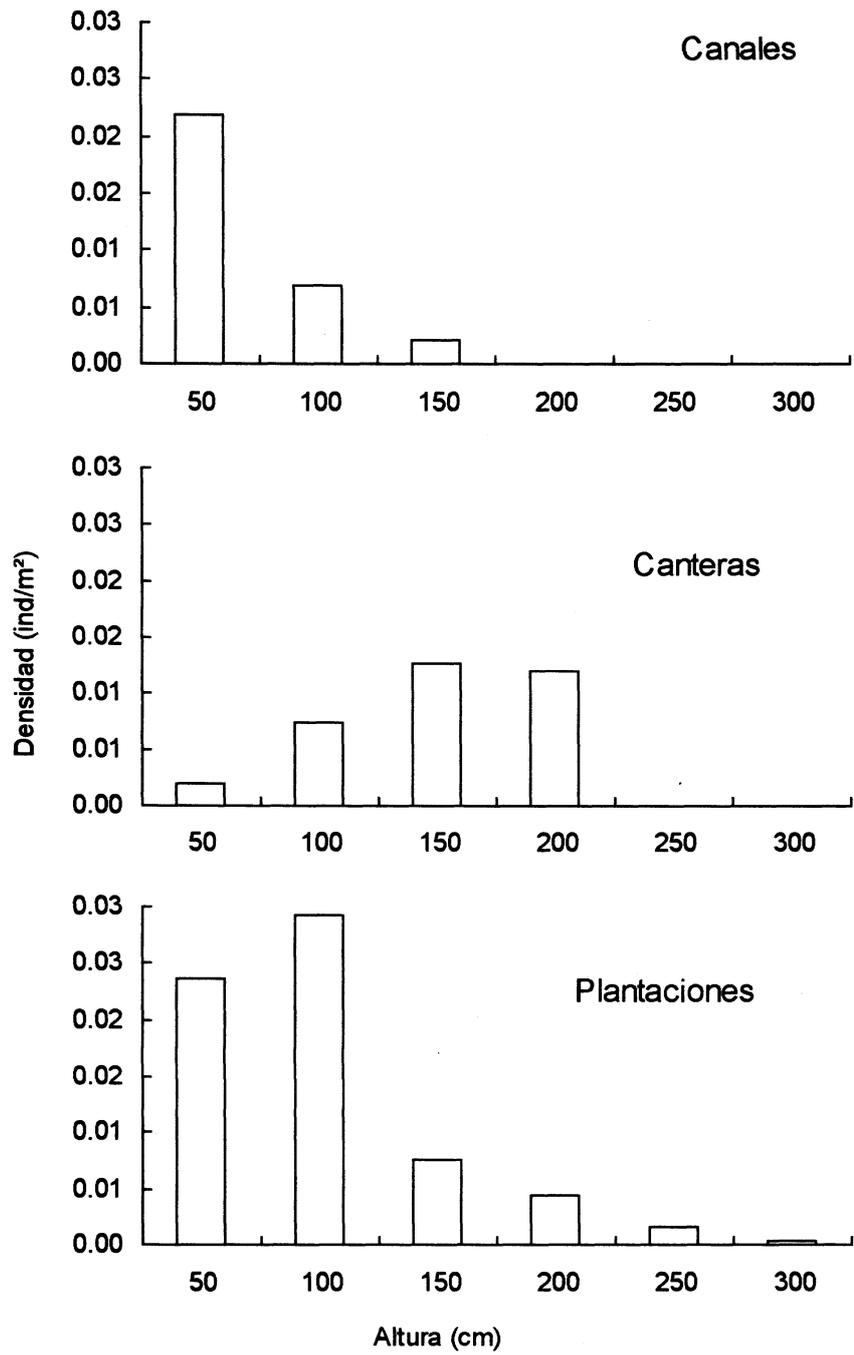


Fig. 2. Distribución por clases de altura de los individuos de *C. tala* < de 1 cm de DAP en distintas situaciones.

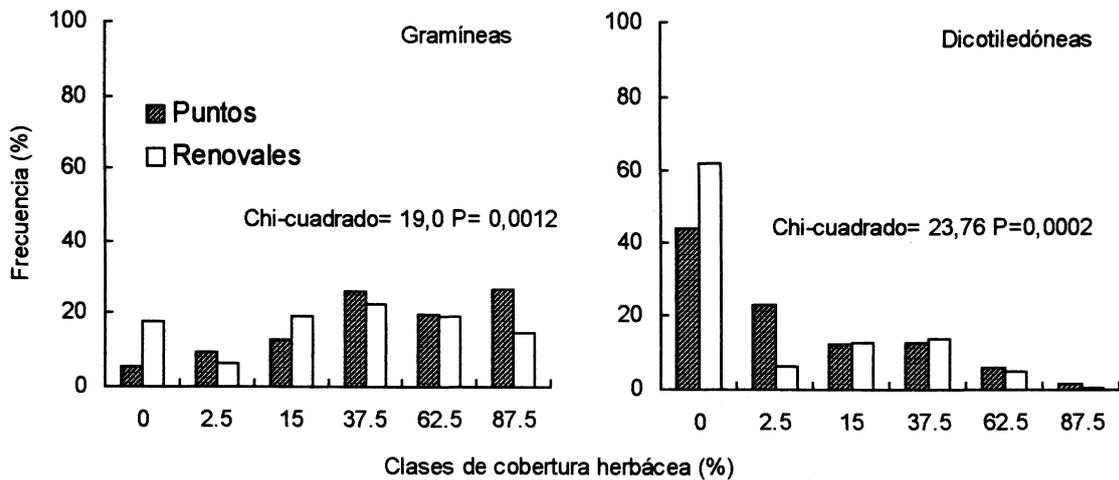
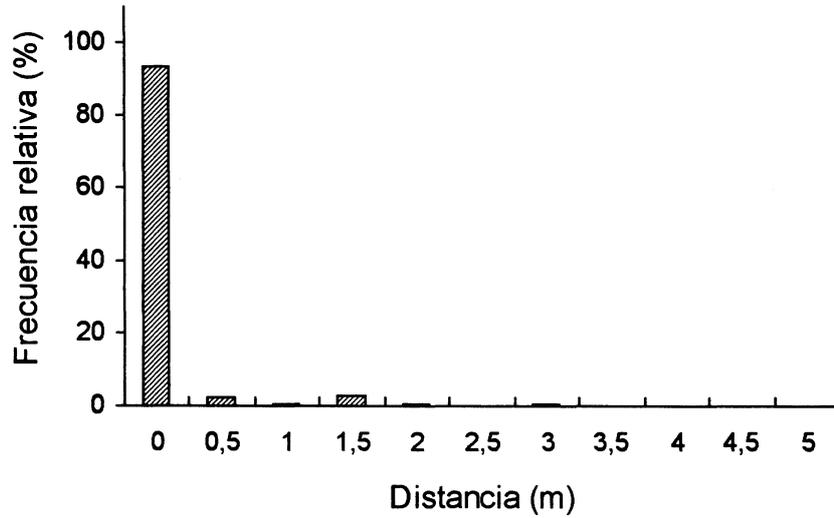


Fig. II. 3. Distribución de los individuos de *C. tala* por clases de cobertura herbácea en plantaciones.

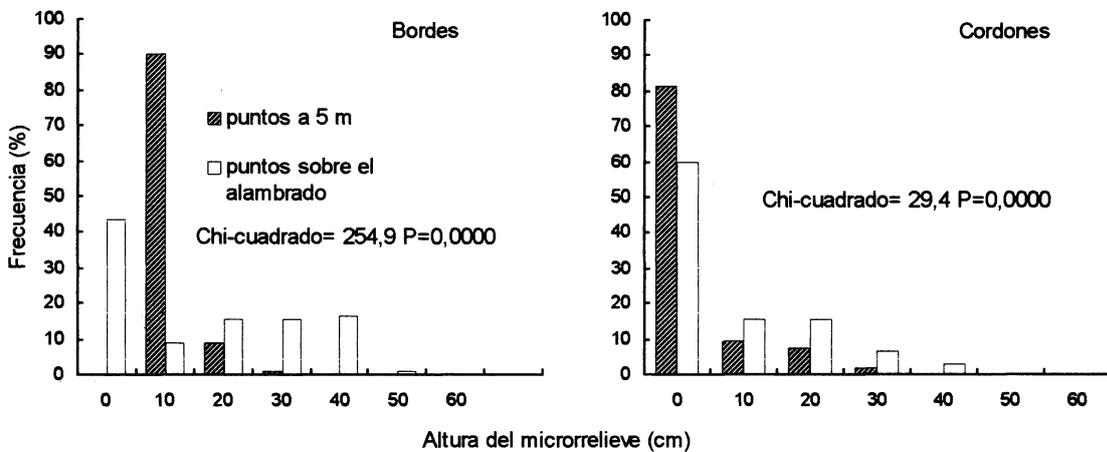
Alambrados

En el pastizal, bajo los alambrados sobre cordones de conchilla la densidad media fue de 0,10 ind/m², mientras que en los alambrados en bajos fue de 0,02 ind/m². La distribución por clases de tamaño de individuos presentó diferencias entre ambas situaciones (Fig. II. 1). En los alambrados sobre cordones la mayor parte de los individuos fueron >10 cm de DAP mientras que en los bordes presentaron una distribución uniforme entre las clases diamétricas de 1-5 cm, 5-10 cm, >10 cm con una baja proporción de individuos <1 cm de DAP. En ambos casos los individuos <1 cm de DAP representaron menos del 10 % de los registros por lo que no se analizó su distribución en altura ni su relación con la cobertura herbácea. El 99,5% de los individuos se hallaron a menos de 2,5 m de la línea de alambrado (Fig. II 4). Tanto en los alambrados sobre cordones como en los de borde se registró una mayor frecuencia de montículos que en el pastizal adyacente a 5 m de la línea de alambre (Fig. II. 5). Los individuos registrados en los alambrados de borde de cordones ocurrieron sobre montículos más frecuentemente que los puntos distribuidos

sistemáticamente a lo largo del alambrado (Fig. II. 6). Sobre los cordones no se observó dicha tendencia.



✓ Fig. II. 4. Distribución de los individuos de *C. tala* por distancias a la línea de alambrado.



✓ Fig. II 5. Distribución de frecuencias de la altura del microrrelieve para puntos bajo alambrados y a 5 m de distancia. Borde: alambrados en bordes de cordones, Cordones alambrados sobre cordones.

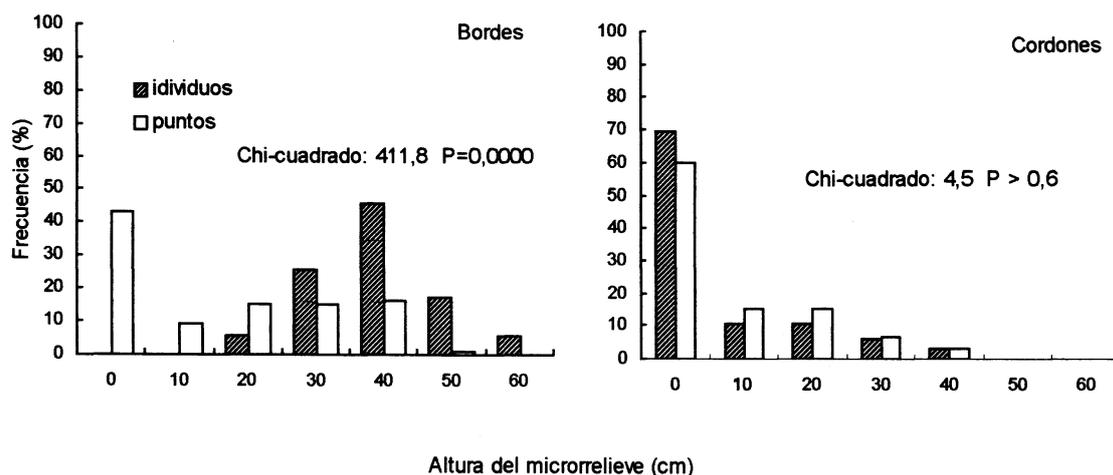


Fig. II. 6. Distribución de frecuencias de la altura del microrrelieve para individuos de *C. tala* y puntos del muestreo sistemático bajo alambrados. Borde: alambrados en bordes de cordones, Cordones alambrados sobre cordones.

Canteras

La densidad media fue de 0,33 ind/m² alcanzando en uno de los sitios un valor de 0,48 ind/m² (Tabla II. 2). El 77 % de los individuos registrados fueron < 1 cm de DAP (Fig. II. 1) . La distribución en altura de dichos individuos mostró mayor proporción para las clases de mayor altura con más del 70 % en las clases >1 m (Fig. II. 2).

Tabla II. 2. Densidad de individuos de *C. tala* en canteras. ±: error estándar.

	Sitio			Total
	1	2	3	
Media (ind/parcela)	12,0	4,6	7,9	8,2
±	1,0	1,6	0,7	1,7
n	10	10	10	3
Densidad (ind/m ²)	0,48	0,18	0,32	0,33

La cobertura herbácea sobre los cúmulos de suelo en las canteras difirió marcadamente de lo observado para pastizales adyacentes no disturbados (Fig. II. 7). En los cúmulos, las gramíneas presentaron menores frecuencias en las clases de alta cobertura. Las dicotiledóneas presentaron una tendencia inversa ya que clases de alta cobertura fueron más frecuentes en los montículos que en el pastizal. Los renovales no difirieron de los puntos al azar en su distribución respecto de la cobertura herbácea (Fig. II. 8).

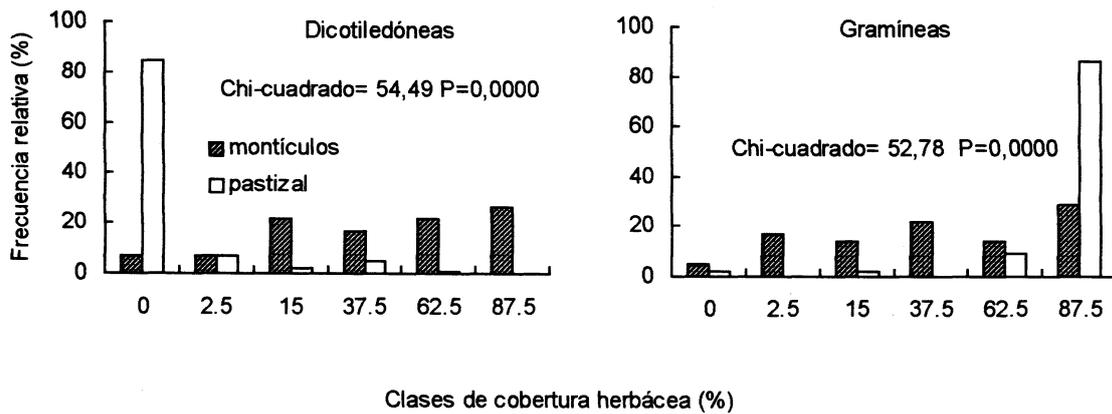


Fig. II. 7. Distribución de frecuencias por clases de cobertura herbácea de los puntos del muestreo sistemático en cúmulos de suelo en canteras y en el pastizal sin disturbio.

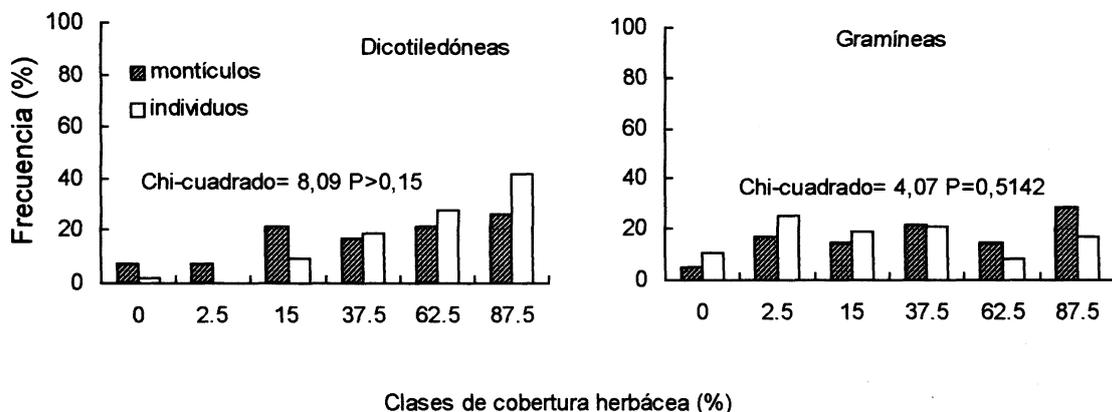


Fig. II. 8. Distribución de frecuencias por clases de cobertura herbácea de los renovales de *C. tala* y puntos del muestreo sistemático en cúmulos de suelo en canteras.

Canales

El 99 % de los individuos registrados en los bordes de canales se hallaron en las parcelas contiguas al cauce donde se halló el 100% de los montículos. La densidad para estas parcelas fue de 0,05 ind/m² (Tabla II. 3) mientras que para las ubicadas fuera del área de los montículos la media no difirió de 0 (t: 0,22, P>0,83). El 72 % de los individuos muestreados fueron < 1 cm de DAP (Fig. II. 1) de los cuales el 70 % fueron < 50 cm de altura (Fig. II. 2). Los individuos de mayor tamaño presentaron entre 5 cm y 10 cm de DAP. Más del 80 % de los individuos se hallaron sobre montículos a más de 10 cm de altura (Fig. II. 9).

Tabla II. 3. Densidad de individuos de *C. tala* en montículos de bordes de canales. \pm : error estándar.

parcela	sitio			total
	1	2	3	
Media(ind/parcela)	1,32	1,64	0,52	1,16
\pm	0,49	0,35	0,14	0,27
n	25	25	25	3
Densidad (ind/m ²)	0,05	0,06	0,02	0,05

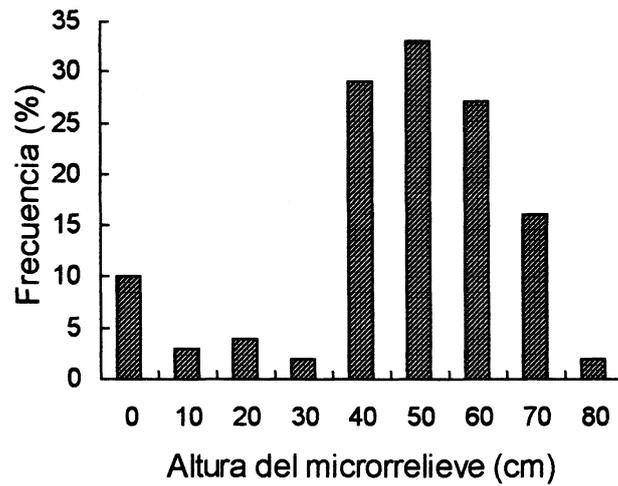


Fig. II. 9. Distribución de los individuos de *C. tala* por altura de los montículos en bordes de canales.

La cobertura herbácea sobre los montículos difirió marcadamente de la observada para el pastizal adyacente (Fig. II. 10). Las clases de alta cobertura de gramíneas fueron más frecuentes en el pastizal que en los montículos mientras que en los montículos se observó mayor frecuencia de las clases de alta cobertura de dicotiledóneas. No se hallaron diferencias entre renovales y puntos al azar en la distribución de frecuencias respecto de la cobertura herbácea (Fig. II.11)

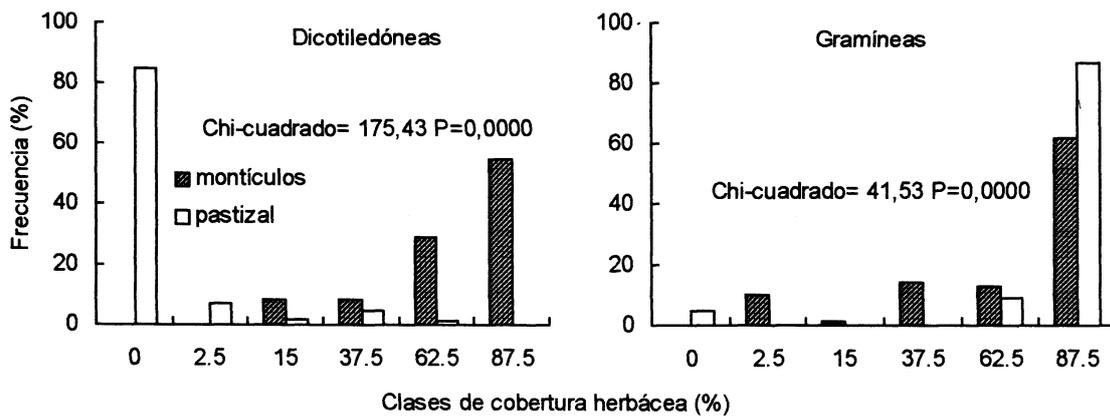


Fig. II.10. Distribución de frecuencias por clases de cobertura herbácea de los puntos del muestreo sistemático en montículos de suelo en bordes de canales y en el pastizal sin disturbio.

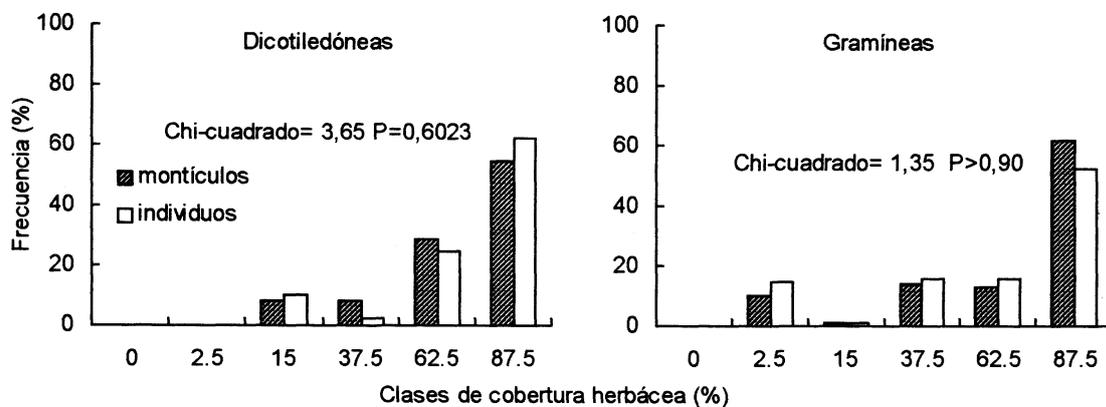


Fig. II. 11. Distribución de frecuencias por clases de cobertura herbácea de los renovales de *C. tala* y puntos del muestreo sistemático en cúmulos de suelo en bordes de canales.

Comparación de las distribuciones de tamaño entre situaciones

El porcentaje de individuos correspondiente a cada clase de tamaño difirió significativamente entre las distintas situaciones (Chi-cuadrado: 214.79, P=0,0000). Los alambrados en cordones representaron la situación con mayor proporción de individuos mayores de 10 cm de DAP. La situación con mayor

proporción de individuos pequeños fueron los bordes de canales con un 70 % en la clase menor. La distribución por clases de altura de los individuos menores de 1 cm de DAP también presentó diferencias significativas entre sitios (Chi-cuadrado: 208,79, $P=0,0000$). Las canteras presentaron mayor proporción de individuos mayores de 2 m de altura que las restantes situaciones .

Crecimiento y distribución de edades

Se encontraron diferencias significativas entre sitios respecto de las tasas de crecimiento en altura (Tabla II. 4) y en diámetro (Tabla II. 5). En ambos casos hubo un efecto significativo de la covariable indicando una relación entre tamaño y crecimiento. En el bosque nativo se observó menor crecimiento en altura y diámetro que en las plantaciones y canteras (Fig. II. 12). El mayor crecimiento en diámetro se encontró en las canteras y el crecimiento en altura no difirió entre los individuos de las canteras y plantaciones. En las canteras y plantaciones los individuos menores de 50 cm presentaron edades entre 1 y 4 años. En el bosque nativo ese rango fue de 5 a 15 años.

Tabla II. 4. Resultados del análisis de varianza para las comparaciones del crecimiento en altura de los renovales de *C. tala* en diferentes situaciones.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
Sitios	2	156,02	12,97	0,0122
Altura	1	36,21	2,79	0,1555
Error	5	12,97		

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza para las comparaciones del crecimiento en diámetro de los renovales de *C. tala* en diferentes situaciones.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
Sitios	2	2,1964	82,66	0,0001
Diámetro	1	0,3613	13,59	0,0141
Error	5	0,0265		

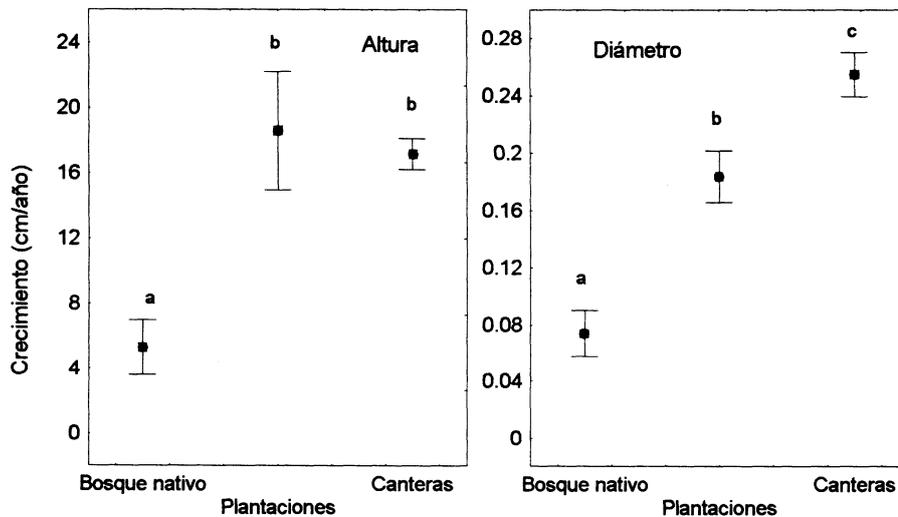


Fig. II. 12. Crecimiento en altura y diámetro de los individuos de *C. tala* en distintas situaciones. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA Tukey $P < 0,05$).

Se halló una relación exponencial entre tamaño y edad en todas las situaciones. Los modelos de crecimiento en altura presentaron tasas mayores para las plantaciones y canteras que para el bosque nativo (Tabla II. 6). El valor de la ordenada al origen, de las ecuaciones lineales, fue menor para el bosque nativo que para las plantaciones y canteras. Los modelos de crecimiento en diámetro presentaron valores de *a* y *b* mayores para las plantaciones y canteras que en el bosque nativo.

Tabla II. 6. Valores de los parámetros, coeficientes de determinación (R^2) y niveles de probabilidad para las regresiones del logaritmo de la altura y el diámetro sobre la edad de los renovales de *C. tala* en diferentes situaciones.

$$(y = a \cdot e^{bx})$$

	Sitio	Parámetros	r^2	n	F	P
altura	Bosque nativo	a	0.73	50	134	0.0000
		b	0.14			0.0000
	Canteras	a	0.54	50	55	0.0000
		b	0.15			0.0000
	Plantaciones	a	0.59	69	97	0.0000
		b	0.13			0.0000
diámetro	Bosque nativo	a	0.80	50	201	0.0000
		b	0.12			0.0000
	Canteras	a	0.79	50	175	0.0000
		b	0.18			0.0000
	Plantaciones	a	0.87	69	211	0.0000
		b	0.15			0.0000

Se hallaron diferencias significativas entre sitios en el peso de los órganos aéreos ($F_{3, 16}: 12,31 P= 0,0086$) y subterráneos ($F_{3, 16}: 6,32 P= 0,0049$) de las plántulas colectadas en marzo de 1996. Las plántulas de las canteras presentaron los mayores valores en ambos compartimientos y los menores correspondieron al interior del bosque nativo (Fig. II. 13).

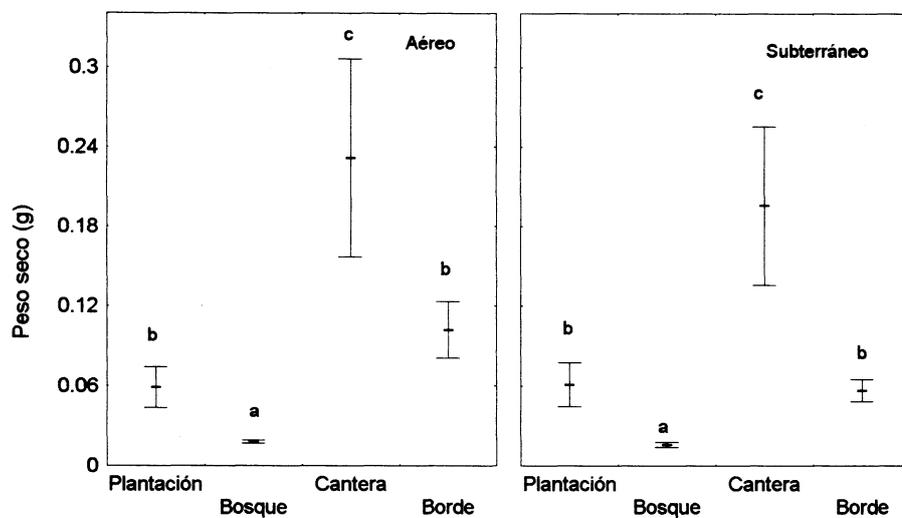


Fig. II. 13. Peso seco de las plántulas de *C. tala* colectadas en marzo de 1996. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA Tukey, $p < 0.05$).

DISCUSIÓN

Todos los sitios en los que se hallaron renovales partieron de una situación inicial en la que no se encontraban presentes individuos adultos de *C. tala*. En algunos casos el bosque fue eliminado, como en las plantaciones, canteras y alambrados sobre cordones. En otros, las condiciones creadas por diferentes disturbios, han permitido la instalación de *C. tala* en situaciones nuevas (alambrados en bajos y bordes de canales). Todos estos sitios experimentaron un incremento en la densidad de individuos respecto de la situación inicial. Debido a las diferencias de antigüedad y de condiciones ambientales existen diferencias de densidad y distribución de tamaños. La alta dominancia de individuos > 10 cm de DAP observada en los alambrados sobre cordones resulta muy diferente de la distribución de tamaños de las restantes situaciones colonizadas por *C. tala* y se asemeja a la distribución del bosque nativo. La antigüedad de esta situación podría representar la principal diferencia con las canteras y plantaciones. Los alambrados muestreados datan en algunos casos de la década del 30' mientras que las plantaciones presentan entre 20 y 30 años de antigüedad y las canteras entre 15 y 20 años. El mayor período de tiempo transcurrido habría permitido la instalación y mayor desarrollo de la regeneración en los alambrados. La densidad y tamaño de los individuos en la actualidad podrían limitar la instalación de renovales al igual que en el bosque nativo. La menor densidad y menores tamaños de los individuos observados en alambrados de sitios más bajos y en bordes de canales pueden atribuirse a las mismas restricciones edáficas que encuentran los renovales en el borde del bosque nativo.

Las probabilidades de instalación dentro de las plantaciones son más altas en los sitios con baja cobertura de herbáceas. Una tendencia semejante fue detectada en el borde del bosque nativo pero de menor intensidad y sólo para las gramíneas. Los montículos de suelo removido de las canteras y bordes de canales presentaron una cobertura de herbáceas diferente que los

pastizales adyacentes. La reducción de la cobertura de gramíneas producida por la remoción podría favorecer la instalación de los renovales. Los renovales sobre los montículos en canales y canteras presentaron una distribución independiente de la cobertura herbácea indicando que, en esa situación, no influyen en las probabilidades de instalación. Además, es posible que en las condiciones físicas ofrecidas por los montículos, la competencia no resulte desfavorable para *C. tala*.

En el suelo removido comienza un proceso de colonización por distintas especies vegetales con una primera etapa dominada por dicotiledóneas herbáceas debido a su rápido establecimiento mediante germinación de semillas del banco. Las gramíneas podrían colonizar más lentamente por mecanismos vegetativos desplazando a las dicotiledóneas. Este proceso determinaría la dominancia de dicotiledóneas en montículos recientes y mayor cobertura de gramíneas en montículos más viejos. Sin embargo las condiciones físicas de los montículos difieren del suelo del pastizal sin disturbio de tal manera que podrían existir diferencias de vegetación no transitorias como ocurre en hormigueros abandonados (Culvert y Beattie 1983). La disminución en la cobertura de gramíneas y el incremento de las dicotiledóneas podría deberse al aumento del drenaje en los montículos. Las condiciones de mayor drenaje favorecen el desarrollo de especies con sistemas radicales más profundos. En los montículos aparecen especies como *Sida rhombifolia*, *Cynara cardunculus*, *Carduus acanthoides*. En pastizales de la depresión del Salado estas mismas especies aparecen junto a *C. tala* en sitios con microrrelieve positivo y suelos con buen drenaje (Vervoorst 1967, Burkart et al. 1990). En algunos bosques existe un microrrelieve de montículos y depresiones formados por la caída de árboles desarraigados (Beatty 1984, Schaeztl et al. 1989). La superficie antiguamente ocupada por las raíces queda convertida en una depresión mientras que el suelo removido en la caída forma un montículo en el borde de la misma. La regeneración de las especies arbóreas que colonizan el claro tiende a ocurrir con mucha mayor frecuencia sobre el montículo que en la depresión (Beatty 1984, Schaeztl et al/ 1989). Este

fenómeno se ha explicado por la baja ocupación de los montículos, la baja densidad aparente, la alta porosidad y aireación que constituyen características favorables para la germinación y crecimiento de las plántulas (Schaetzel et al. 1989). La instalación de *C. tala* en los montículos podría responder a todas las ventajas mencionadas: la existencia de una etapa inicial de baja ocupación, mejores condiciones de drenaje y aireación y la persistencia de una menor cobertura herbácea que en el pastizal.

Los montículos permiten evitar el anegamiento o disminuir su frecuencia. Esta característica podría ser muy importante en el caso de los alambrados en bordes de cordones y los bordes de canales. Ambas situaciones se encuentran en terrenos bajos, sobre el sustrato de los intercordones, con suelos pesados y anegables. En ellos existe un gran contraste entre las condiciones del montículo y el pastizal y, en concordancia, la asociación entre *C. tala* y los montículos es muy marcada. Todos los alambrados presentaron mayor frecuencia de montículos que el pastizal adyacente. Esto se debe a que, frecuentemente, se hallan instalados en bordes de caminos y canales en los que existe remoción de tierra. Esta situación es claramente observable en los alambrados ubicados en la banquina de la Ruta 11. La construcción del camino y las labores de mantenimiento, produjeron la acumulación de suelo junto a los alambrados en los que se observa abundante regeneración. En los alambrados sobre cordones, hubo un alto porcentaje de individuos que no se hallaron sobre montículos. En esos sitios no ocurre anegamiento por lo que el tamaño de montículo necesario para facilitar la instalación podría ser menor que en los sitios inundables. Por otra parte la mayoría de los individuos muestreados fueron mayores de 10 cm de DAP y, en el tiempo transcurrido desde su instalación, el montículo pudo haberse erosionado o perdido su forma por el crecimiento del propio individuo instalado. La alta regeneración en los alambrados podría resultar de la coincidencia espacial de montículos y semillas disponibles. El pisoteo por parte del ganado y las labores realizadas para la siembra de pasturas, podrían representar otros factores de presión que

impidan la colonización de los pastizales. En ese sentido, los alambrados podrían representar refugios para la instalación de los renovales. Sin embargo existen pastizales libres de tales disturbios (potreros con 12 años de clausura, Ea. El Destino) en los que no se observa colonización de los pastizales indicando que la ausencia de tales factores de tensión no resulta suficiente para la instalación de renovales. Por otra parte, el ganado vacuno está presente en muchos de los sitios muestreados como las canteras, las plantaciones y los bordes de canales. La presencia del ganado fue observada aún sobre los cúmulos de suelo en las canteras.

Las canteras y plantaciones representaron las situaciones en las que existe una mayor densidad de individuos. En ambos casos existe una alta proporción de individuos menores de 1 cm de DAP presentando una distribución en "j" invertida típica de las poblaciones en proceso de colonización. La distribución por alturas de los individuos menores de 1 cm de DAP muestra diferencias entre ambas situaciones. Mientras que en las canteras son más abundantes los individuos de entre 100 cm y 200 cm de altura, en las plantaciones la máxima densidad corresponde a individuos entre 50 cm y 100 cm. Los rangos de edades correspondientes a las distintas clases de altura son muy similares para ambos sitios. De acuerdo con la distribución de tamaños las edades más frecuentes en las canteras están comprendidas entre 6 y 12 años mientras que en las plantaciones están entre 1 y 6 años. La distribución sugiere que en las plantaciones el reclutamiento es más continuo, mientras que en las canteras se observa la ocurrencia de uno o más años de abundante instalación durante el período 1984-92 seguido por una disminución del reclutamiento desde 1992 hasta la actualidad. Las precipitaciones registradas para el período noviembre-febrero fueron los más altos de los últimos 20 años. Esos valores de precipitación podrían haber favorecido ~~favorecer~~ la supervivencia y crecimiento de las plántulas debido que la germinación ocurre principalmente durante diciembre, enero y febrero. La abundancia de individuos de reciente instalación en las plantaciones indicaría que en esos sitios el reclutamiento está menos condicionado por variaciones

climáticas interanuales. La cobertura del dosel podría constituir una protección contra la desecación permitiendo la supervivencia de los renovales en los veranos más secos. Este efecto de la cobertura arbórea es congruente con la frecuente ocurrencia de renovales bajo *S. buxifolia* observada en el bosque nativo.

En el bosque nativo, los crecimientos en altura y diámetro son tan bajos que un individuo menor de 50 cm de altura puede tener hasta 15 años de edad. A campo pueden observarse individuos en los que se produce la mortalidad de gran parte del tallo y las ramas mientras que la porción basal permanece viva. Este proceso no fue observado en plantaciones y canteras, y podría relacionarse con las condiciones desfavorables del suelo y la ocurrencia de inundaciones en el borde del bosque nativo. El efecto del anegamiento sobre el crecimiento de los renovales de especies arbóreas fue estudiado por diferentes autores(Pereira y Kozlowsky 1977, Tang y Kozlovsky 1982, Kozlowsky 1982). Según esos trabajos, el anegamiento produce mortalidad de raíces y disminución del crecimiento de las partes aéreas, facilita el ataque fúngico y puede producir la muerte del individuo. Los efectos más inmediatos son producidos sobre las raíces y sus consecuencias pueden resultar en una menor tolerancia a la sequía para la planta afectada. Estos efectos pueden ser producidos por la falta de aireación en suelos de texturas finas sin que ocurra inundación. Todos estos efectos son esperables para los individuos del borde del bosque nativo. El bajo crecimiento y la mortalidad de partes de la planta determinan que una alta proporción de individuos permanezca en la clase de tamaño menor durante mucho tiempo presentando una baja tasa de paso hacia clases mayores.

La instalación de los renovales puede estar facilitada por la presencia de otra especie (Connel y Slatyer 1979). Las especies plantadas podrían representar una facilitación para los renovales de *C. tala*. La regeneración de especies nativas fue registrada en diferentes plantaciones en Puerto Rico

(Lugo 1992, Parrotta 1992) en las que el número de especies arbóreas presentes fue similar a la de bosques secundarios cercanos.

Las plantaciones y los restantes sitios colonizados por *C. tala* presentan como característica común la ausencia de individuos adultos. En ellos la densidad de renovales es mayor que en el bosque nativo y presentan mayores crecimientos. Las diferencias de crecimientos se advierten desde los primeros estadíos ya que, en el bosque nativo, las plántulas colectadas al final de la época de crecimiento fueron menores que la de las restantes situaciones. La instalación de renovales en los sitios en vías de colonización podría avanzar hasta el establecimiento de ejemplares adultos cuya presencia determinaría el cese de la regeneración.

Capítulo III

DENSIDAD DE SEMILLAS Y PLANTULAS

INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de semillas constituye uno de los factores más importantes en el proceso de colonización de nuevos sitios. El arribo de semillas a los sitios potencialmente colonizables depende de los mecanismos de dispersión y de la existencia de individuos en fructificación en las cercanías. Diversos trabajos han mostrado que la densidad de semillas en el suelo disminuye exponencialmente con la distancia a la planta madre (Smith 1975, Hoppes 1988, van der Valk 1992) y en algunos casos de semillas pequeñas dispersadas por aves puede existir una distribución bimodal (Hoppes 1988). Las probabilidades de germinación dependen de la predación y de las características ambientales ofrecidas por el sitio alcanzado. Se utilizó la denominación de "sitio seguro" para aquellos cuyas características son apropiadas para la germinación e instalación de las plántulas (Harper 1977). Una mayor densidad de semillas en el suelo puede aumentar las probabilidades de instalación al aumentar las probabilidades de que algunas de las semillas alcancen sitios seguros (Horn 1981, Fowler 1988).

En el bosque de *C. tala* la caída de frutos observada durante dos años presentó un promedio de 20g/m² (Arturi *et al.* 1997) que representan unos 500 frutos/m². Existen registros fenológicos del área de estudio que fueron realizados sobre diez individuos a lo largo de dos años (Murriello *et al.* 1993). Todos los individuos fructificaron los dos años abarcando un período de alrededor de 50 días entre fines de febrero y principios de abril. Tanto los registros fenológicos como los de caída hacen presumir que la falta de regeneración dentro del bosque de *C. tala* no puede ser atribuida a una escasa producción de frutos. La baja densidad de renovales en sitios con alta disponibilidad de frutos puede deberse a una baja viabilidad de las semillas, baja germinación, alta predación o alta mortalidad de plántulas. Este último punto puede expresarse como baja disponibilidad de sitios seguros. Los sitios que coloniza *C. tala*, (plantaciones, canteras y alambrados) dependen del

aporte de semillas por parte de los dispersores. El fruto de *C. tala* fue descrito por Dottori (1990) y constituye una drupa con exocarpio de color naranja y un mesocarpio carnoso cuyos estratos interiores se mineralizan formando una capa calcárea. El endocarpio presenta esclereidas y constituye junto con los estratos internos del mesocarpio una envoltura rígida denominada pireno que contiene una única semilla. El color atractivo, el pequeño tamaño y la consistencia carnosa constituyen características de los frutos dispersados por aves (Janson 1983, Gautier-hion et al. 1985).

El aporte de semillas depende de la frecuencia con que los dispersores visitan los sitios a colonizar durante la época de fructificación de la especie. La frecuencia de visita por parte de las aves puede estar condicionada por la oferta de recursos alimentarios y sitios para la nidificación. Se ha demostrado que la estructura de la vegetación durante la sucesión secundaria condiciona la llegada de semillas dispersadas por aves (McDonnell y Styles 1983). Dichos autores encontraron que una estructura más compleja, con mayor disponibilidad de sitios para posarse (perchas) favorece la visita por parte de las aves y consecuentemente el aporte de semillas. La colonización de los alambrados y las plantaciones podría deberse a este efecto atractivo para las aves. La llegada de semillas a estos sitios podría constituir una diferencia importante respecto de los pastizales en los que no se observa colonización.

Mientras que la caída de frutos comienza a fines de febrero y alcanza su máximo durante marzo, la emergencia de plántulas comienza a observarse en el mes de noviembre y alcanza su máximo durante diciembre, enero y febrero (Rep, datos no publicados). Esta diferencia entre la caída y la germinación indica la existencia de un retardo de la germinación. En algunas especies, la germinación está impedida por la existencia de una fuerte envoltura que limita la llegada de agua y oxígeno. En estas especies el consumo por animales puede estimular la germinación por destrucción mecánica o digestiva de la envoltura. El retardo de la germinación puede estar producido por otras causas además de la existencia de una envoltura fuerte. En algunas semillas existe

inhibición química y la germinación sólo ocurre luego que las lluvias hayan producido el lavado de tales sustancias. En otros casos el retardo de la germinación está relacionado directamente con condiciones ambientales desfavorables como baja temperatura o sequía (Fenner 1985).

HIPÓTESIS.

Las disponibilidad de semillas y su germinación no constituyen limitantes para la regeneración en el bosque nativo.

Las diferencias de regeneración entre el bosque nativo y los alambrados las plantaciones y las canteras no pueden ser explicadas por diferencias en la densidad de semillas y plántulas.

Las plantaciones y alambrados presentan mayor disponibilidad de semilla que los pastizales debido a la mayor frecuencia de visita por parte de los dispersores.

La germinación se encuentra retardada por la presencia de inhibidores químicos y/o por la envoltura calcárea. La permanencia en el suelo desde el otoño hasta la primavera tardía permite el lavado de los inhibidores y/o el deterioro de la envoltura calcárea permitiendo la germinación.

Las semillas consumidas por las aves presentan mayor porcentaje y/o velocidad de germinación que las semillas no consumidas.

OBJETIVOS

Comparar la disponibilidad de semillas y la relación densidad de semillas/densidad de plántulas en el bosque nativo y en los sitios que *C. tala* coloniza.

Determinar la distribución de la densidad de semillas de *C. tala* en función de la distancia a los individuos en fructificación.

Evaluar la existencia de inhibición química y/o mecánica de la germinación.

Evaluar el efecto del consumo por aves dispersoras sobre el porcentaje y velocidad de germinación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Densidad de semillas.

Se determinó la densidad de semillas en muestras de suelo hasta 5 cm de profundidad. La superficie y número de unidades muestrales variaron para cada situación. El material extraído fue tamizado y se contaron las semillas presentes. El tamaño (aproximadamente 3 mm de diámetro) y el color blanquecino de las semillas permiten identificarlas fácilmente a simple vista. Los muestreos fueron realizados en septiembre y octubre de 1994. Debido a que la caída se produce durante febrero-abril y la germinación se inicia aproximadamente a fines de octubre las determinaciones realizadas mucho antes del comienzo de la germinación podrían verse afectadas por la ulterior predación de las semillas. Para reducir la incidencia de ese efecto se muestreó justo antes del comienzo de la germinación. Los sitios muestreados fueron los mismos que para densidad de renovales.

Bosque nativo.

Se muestreó en 4 sitios de bosque nativo con codominancia de *C. tala* y *S. buxifolia* mediante extracciones de suelo hasta 5 cm de profundidad realizadas con un cilindro metálico de 10 cm de diámetro. En cada sitio se ubicaron 10 unidades sobre el cordón y 10 en el borde a menos de 5 m de distancia del pastizal distribuidas aleatoriamente dentro de esos dos estratos.

Individuos de *C. tala* aislados.

Se obtuvieron muestras de 5 cm de profundidad bajo la copa, en el borde de la copa y a intervalos de 1,5 m hasta los seis metros de distancia desde el borde de la copa utilizando un cilindro metálico de 10 cm de diámetro. Este muestreo

se realizó para 15 individuos adultos. Se evaluó el ajuste de un modelo exponencial negativo entre distancia y densidad de semillas en el suelo.

Plantaciones y Canteras.

Se muestrearon cuatro plantaciones de diferentes especies (2 de *Eucalyptus sp.*, 1 de *Pinus sp.* y 1 de *Acacia sp.*) y cuatro cúmulos de suelo removido (repeticiones) en canteras. En ambas situaciones se utilizaron 5 unidades muestrales por repetición (20 por situación) extraídas con un cilindro metálico de 15 cm de diámetro hasta 5 cm de profundidad.

Pastizales y alambrados.

Se obtuvieron muestras apareadas del pastizal bajo alambrados y a 5 m de distancia del mismo en cuatro sitios diferentes. Este tipo de muestreo permitió evaluar la incidencia de la utilización de los alambrados por parte de las aves sobre la tasa de llegada de semillas y compararla con el pastizal libre de esa estructura. Se utilizó un total de 50 pares (alambrado-pastizal) de unidades muestrales de 50 cm x 50 cm por 5 cm de profundidad delimitadas por un marco de madera y distribuidas al azar.

Las comparaciones de la densidad media de semillas entre sitios se realizó mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis aplicando el procedimiento de Bonferroni para las comparaciones múltiples.

Germinación.

Se realizaron dos ensayos de germinación con la finalidad de evaluar la existencia de inhibidores de la germinación en la ~~envoltura~~ ^{envoltura} del fruto y el

efecto del consumo por dispersores. Para el primer ensayo las semillas se obtuvieron de frutos maduros colectados directamente de las plantas en febrero de 1994. Se retiró la envoltura carnosa a un grupo de 100 semillas y se lavaron con agua corriente durante 12 horas. Estas 100 semillas y otro grupo de 100 con su envoltura carnosa fueron puestas a germinar a mediados de marzo de 1994.

En el segundo ensayo se comparó el porcentaje y velocidad de germinación en semillas consumidas por aves, semillas colectadas del banco de semillas del suelo y semillas provenientes de frutos maduros colectados de la planta y almacenadas hasta el comienzo del ensayo. Estas comparaciones se realizaron para determinar si el consumo por aves y la permanencia en el suelo del bosque producen la desinhibición de la germinación. El primer grupo de semillas se obtuvo del suelo bajo los alambrados en octubre de 1994. Estas semillas se colectaron a una distancia mayor de 20 m del individuo de *C. tala* más cercano por lo que se supone que fueron dispersadas por aves. El segundo grupo se colectó del suelo del bosque en la misma fecha que las anteriores. Las semillas del tercer grupo provinieron de frutos maduros colectados en febrero de 1994. Se les removió la envoltura carnosa para evitar la proliferación de hongos y fueron almacenadas hasta octubre de 1994. En ese momento se realizó la siembra de 100 semillas de cada tratamiento.

Todos los ensayos se realizaron en invernáculo utilizando recipientes de 10 x 10 cm y 5 cm de profundidad colocando 10 semillas por recipiente y 10 recipientes por tratamiento en los dos ensayos. Se utilizó suelo de los cordones obtenido en canteras y tamizado para eliminar semillas de *C. tala*. Se comparó el porcentaje de semillas germinadas entre tratamientos mediante un análisis de varianza de una vía con diez repeticiones. Los datos fueron transformados mediante logaritmos naturales para homogeneizar las varianzas.

En el segundo ensayo se ajustaron modelos logarítmicos del porcentaje de semillas germinadas en función del tiempo (días). Las curvas se ajustaron con los promedios de los diez recipientes para cada fecha de observación. Los parámetros a y b de la función ajustada $(y=a+b*\log(x))$ se compararon mediante análisis de covarianza (Steel y Torrie 1992). Valores diferentes del parámetro “ a ” indicarían diferencias en el tiempo de inicio de la germinación mientras que “ b ” permite evaluar las diferencias de velocidad.

Densidad de plántulas.

Se determinó mediante parcelas de 5 m x 5 m durante febrero de 1995. En cada situación (canteras, plantaciones y alambrados) se muestrearon cuatro sitios (repeticiones) utilizando diez parcelas por sitio. Se utilizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney para comparar las densidades entre alambrados y pastizales y entre plantaciones y pastizales. Las comparaciones con el bosque nativo se realizaron utilizando un promedio de los valores indicados en el capítulo II mediante la prueba de Kruskal-Wallis.

RESULTADOS

Densidad de semillas.

En todas las situaciones pudieron reconocerse fácilmente las semillas caídas en ese mismo año de las provenientes de años anteriores. Las primeras presentaron restos de tejidos del mesocarpio seco y las protuberancias de la envoltura mineralizada se encontraban bien marcadas. En las semillas de años anteriores, cuya ocurrencia fue muy infrecuente, no se hallaron restos de mesocarpio, la superficie mineralizada estaba desgastada y, en todos los casos, las semillas se encontraban vacías por lo que no fueron consideradas en los conteos. En las semillas de los alambrados, frecuentemente faltaban los restos de mesocarpio probablemente debido al pasaje por el tracto digestivo de las aves. El aspecto de la envoltura calcárea permitió distinguirlas de las semillas más viejas. La densidad de semillas presentó diferencias significativas entre las situaciones muestreadas. En el bosque nativo la densidad de semillas alcanzó valores de 1000 semillas por metro cuadrado (Fig. III. 1). El borde presentó valores mayores pero no hubo diferencias significativas. En los individuos aislados se hallaron valores mayores de 2500 semillas/m² bajo la copa (Fig. III. 2) y disminuyó exponencialmente con la distancia. A los seis metros de la copa la densidad fue cero para la mayor parte de las unidades muestrales con excepción de una que presentó un total de 12 semillas, constituyendo un valor atípico respecto de la función encontrada.

Las plantaciones y alambrados presentaron densidades hasta 100 veces menores que las del bosque nativo pero significativamente mayores que las del pastizal (Fig. III. 1)

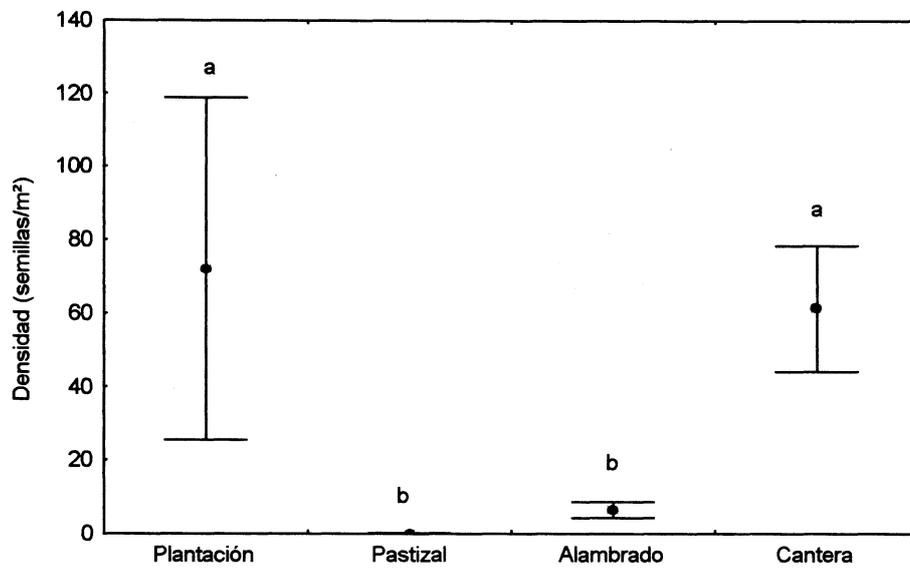
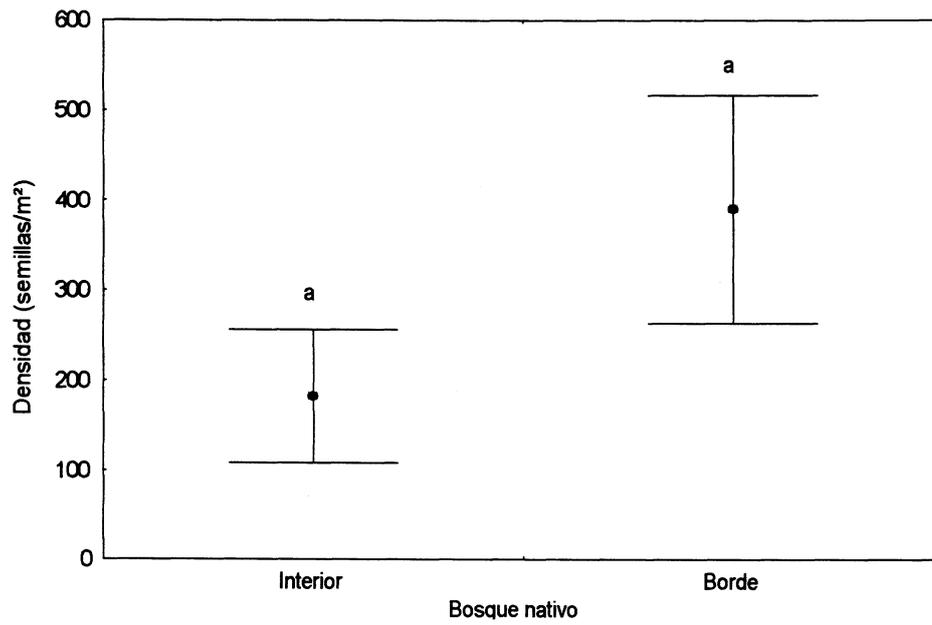


Fig. III. 1. Densidad de semillas de *C. tala* en el suelo para cada sitio. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (Kruskall-Wallis, Bonferroni $P < 0,05$).

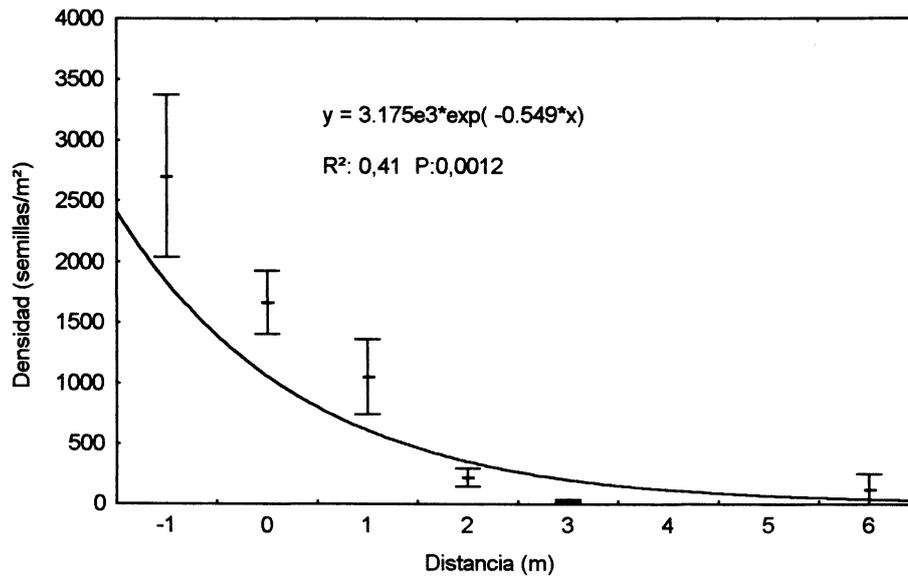


Fig. 2. Relación entre la densidad de semillas y la distancia a la copa de individuos aislados de *C. tala*. -1: bajo la copa, 0: en el borde de la copa.

Evaluación de inhibidores de germinación.

Solamente germinaron 2 de las 200 semillas tomadas de la planta y puestas a germinar en el mes de marzo. El seguimiento se continuó hasta el mes de agosto de 1994 sin observarse cambios. En ambos casos el porcentaje de germinación no difirió de 0 ($t=0.12$, $p>0,9$).

En el segundo ensayo no hubo diferencias de porcentaje de germinación entre las semillas que fueron tomadas de la planta y almacenadas respecto de las provenientes del banco de semillas del bosque y las consumidas por las aves (ANOVA, $F_{(2, 27)}: 1.24$ $P>0,2$). Los porcentajes variaron entre el 41 % y 49 % (Fig. III. 3). En los tres grupos de semillas se halló un ajuste significativo de la ecuación logarítmica del porcentaje de germinación en función del tiempo. No se encontraron diferencias significativas entre los valores de las pendientes (b) (ANCOVA, $F_{(2, 15)}: 1,24$, $P:>0,3$) ni de las

ordenadas al origen (a) ((ANCOVA, $F_{(2, 17)}: 0,35, P:>0,7$) de las ecuaciones de los distintos tratamientos indicando homogeneidad en el inicio de la germinación y la velocidad con que se alcanzó el máximo porcentaje de germinación.

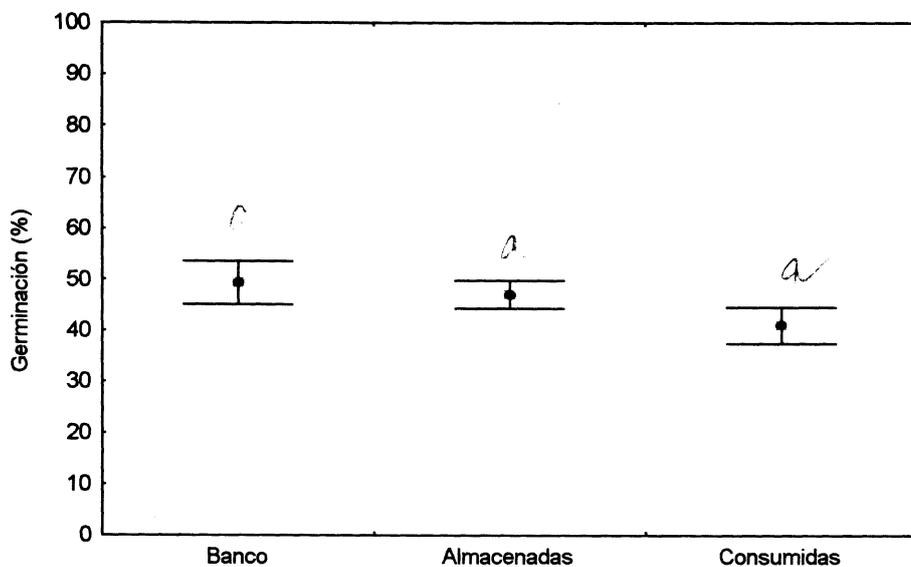


Fig. III. 3. Porcentajes de germinación de *C. tala* para semillas con diferentes tratamientos. Banco: semillas obtenidas del banco del suelo en el mes de octubre, almacenadas: colectadas durante el mes de marzo y mantenidas hasta su siembra en octubre, consumidas: semillas dispersadas por aves y colectadas del suelo bajo alambrados. Letras distintas indican diferencias significativas (Kruskall-Wallis, Bonferroni $P < 0,05$).

Densidad de plántulas.

La densidad de plántulas en el bosque nativo fue mayor que en los restantes sitios (Fig. III. 4). Las plantaciones presentaron el valor más alto después del bosque nativo pero no hubo diferencias significativas con las canteras. No se registró ninguna plántula en los alambrados.

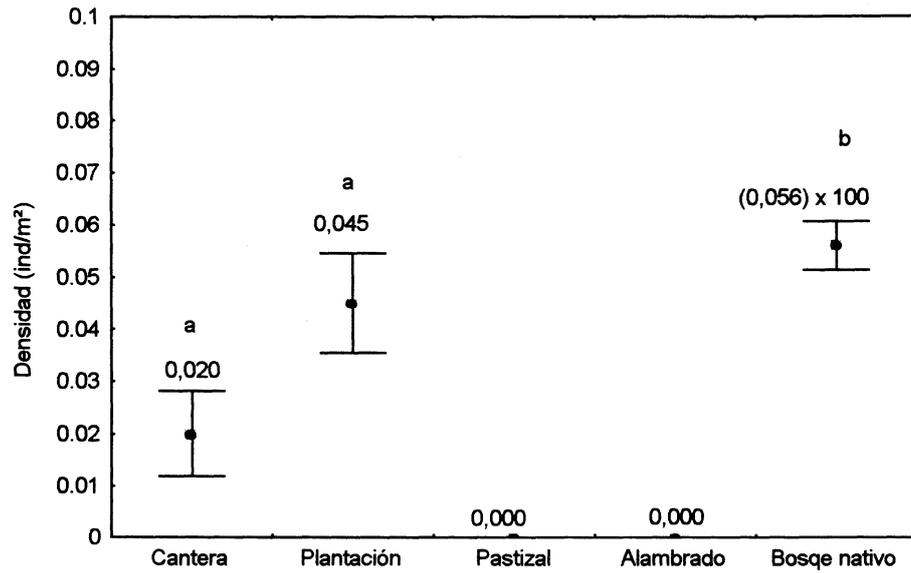


Fig. III. 4. Densidad de plántulas de *C. tala* en el mes de febrero en cada sitio. Letras distintas indican diferencias significativas (Kruskall-Wallis, Bonferroni $P < 0,05$).

DISCUSIÓN

La disponibilidad de semillas en el bosque nativo no parece constituir una limitante ya que presenta valores entre 200 y 400 semillas/m² y en algunos casos puede alcanzar hasta 1000 semillas/m². Este valor es muy superior al encontrado en plantaciones, canteras y alambrados que resultaron entre 5 y 100 veces inferiores. En los individuos aislados, la densidad de semillas disminuye exponencialmente en función de la distancia a la copa tal como lo indican diversos trabajos para otras especies con diferentes síndromes de dispersión (Smith 1975, Hoppes 1988, van der Valk 1992, Masaki *et al.* 1994). La distribución encontrada indica que la densidad de semillas en el suelo caídas directamente de la planta es igual a 0 a 6 m de distancia. El valor atípico encontrado para una unidad muestral a 6 m con 12 semillas correspondió a un bolo de regurgitación probablemente de *Pitangus sulphuratus* (benteveo).

La mayor densidad de semillas en plantaciones y alambrados respecto de los pastizales refleja el efecto de la visita por parte de los dispersores. En esas situaciones los ejemplares adultos de las especie se encontraron a más de 20 m de distancia asegurando que las semillas encontradas fueron diseminadas por los dispersores. Los alambrados son utilizados por muchas especies de aves como sitios para posarse. La disponibilidad de tales sitios puede determinar un aumento en la frecuencia de visita incrementando la deposición de semillas consumidas por las aves (Mac Donnel y Styles 1983). Un efecto similar presentan las plantaciones ya que arbustos y árboles son utilizados por las aves para posarse (Mac Donnel y Styles 1983). En las canteras la llegada de semillas puede deberse tanto al aporte de los dispersores como a la llegada directa desde individuos maduros debido a que los sitios muestreados se encontraron a muy corta distancia (alrededor de 5 m) de manchones de bosque remanente.

El contraste en la disponibilidad de semillas entre los alambrados y el pastizal a muy corta distancia de los mismos podría explicar en parte las notables diferencias de regeneración entre esos sitios. Sin embargo los ejemplares aislados de *C. tala* constituyen una fuente de semillas que determina, a unos 4,5 m de la copa, en el pastizal a su entorno, densidades comparables a la de los alambrados. Además se encontraron semillas dispersadas por las aves sobre el pastizal a unos 6 m de distancia del individuo fuente. Resulta poco probable que la baja disponibilidad de semillas sea la causa limitante de la regeneración en torno de los individuos aislados en pastizales sobre cordones desmontados.

La existencia de un retardo en la germinación, aún en las semillas sometidas a lavado, permite inferir que no existe una inhibición por compuestos presentes en el fruto o la propia semilla. Las semillas que fueron almacenadas y puestas a germinar en octubre presentaron el mismo porcentaje de germinación e igual velocidad que las semillas que permanecieron en el suelo del bosque desde la caída hasta octubre. Esto permite descartar la posibilidad de que la permanencia en el suelo, estimule la germinación por desgaste de la envoltura calcárea. La dormancia innata puede deberse a inmadurez del embrión (Fenner 1985). En esos casos, el porcentaje de germinación puede incrementarse con el tiempo independientemente de las condiciones reinantes durante ese período. El aumento de la temperatura puede estimular la germinación (Bazzaz 1979, Fenner 1985) y posiblemente ese efecto desencadene la emergencia de plántulas durante el verano. Las semillas colectadas del suelo bajo los alambrados y que fueron dispersadas por aves, tampoco presentaron diferencias respecto de las obtenidas de las plantas ni de las colectadas del suelo del bosque.

Si el consumo por parte de las aves no aumenta el porcentaje de germinación ni su velocidad, la ventaja de las semillas dispersadas debe atribuirse a las características de los sitios en donde germinan. La relación densidad de plántulas/densidad de semillas podría considerarse un estimador

de la probabilidad de que una semilla origine una plántula. Esta relación es de aproximadamente 2 % en el bosque nativo y 0,6 % en las plantaciones y canteras. La probabilidad de que una semilla dé origen a una plántula es mayor en el bosque nativo por lo que es posible descartar la existencia de una alta predación de semillas como consecuencia de su alta densidad. El efecto densodependiente de la predación estudiado por distintos autores (Connell 1984, Augspurger 1984) no parece aplicable en este caso a la dinámica del banco de semillas. Dichos modelos indican que la alta densidad de semillas constituye una concentración de recursos para organismos predadores (principalmente roedores y larvas de coleópteros) de modo que las semillas que son dispersadas a sitios más alejados tienen más probabilidades de supervivencia por escape a la predación (Howe y Smallwood 1982). Sin embargo Hubbell (1980) indica que cuando la diferencia en la densidad de semillas entre las cercanías de la planta madre y su entorno es de uno o más órdenes de magnitud, la máxima probabilidad de supervivencia se encuentra bajo la planta madre. La lógica de esa afirmación, para la cual aporta evidencia de campo, es que a pesar de la baja probabilidad de supervivencia de cada semilla, la densidad de sobrevivientes es mayor bajo la planta madre si la densidad es muy alta. En el bosque nativo la densidad de semillas es de entre 200 y 400 semillas/m². En los sitios colonizados la densidad fue siempre menor a 1. Tales diferencias numéricas podrían representar una situación como la señalada por Hubbell (1980). Lo mismo puede aplicarse a las plántulas ya que presentan relaciones numéricas más contrastantes que las semillas. En el bosque nativo la densidad de plántulas es unas 200 veces mayor que en las canteras y plantaciones.

La importancia de la dispersión de las semillas en *C. tala* no se relaciona con el escape a la predación o un aumento del porcentaje de germinación. El escape a la competencia intraespecífica Connell (1984) y la posibilidad de alcanzar sitios con mejores condiciones para la supervivencia de las plántulas (Howe y Smallwood 1982) son probablemente los efectos de la dispersión más relacionados con la regeneración de *C. tala*.

Capítulo IV

MECANISMOS DE INHIBICIÓN DE LA REGENERACIÓN EN EL BOSQUE NATIVO

INTRODUCCIÓN

C. tala no regenera en el bosque nativo pero puede colonizar sitios desprovistos de árboles adultos. Este comportamiento representa un proceso de saturación del sitio en el que los árboles adultos inhiben el ulterior establecimiento de los renovales. Este podría deberse a diferentes mecanismos como la competencia por la luz, agua y nutrientes o la liberación de sustancias alelopáticas que inhiben la germinación y/o el crecimiento de las plántulas. La alta densidad de semillas y plántulas encontradas en el bosque nativo, en relación a los sitios que son colonizados, permiten descartar la posibilidad de que, la falta de regeneración, pueda explicarse por inhibición de la germinación.

Algunas especies arbóreas liberan inhibidores del crecimiento que actúan sobre especies herbáceas o arbóreas (Lodhi y Nickell 1973, Lodhi 1976, 1978a, 1978b, Bazzaz 1979, Rice 1979) . Si tales sustancias actuaran sobre las plántulas de la propia especie, su liberación por parte de las plantas adultas de *C. tala* podría explicar la escasez de renovales en el bosque nativo y las tendencias observadas en ese sitio respecto de la cobertura de la propia especie. Las cercanías de la planta madre constituirían un ambiente químicamente desfavorable para el crecimiento, mientras que la superficie ocupada por la copa de *S. buxifolia* representaría un refugio para el desarrollo de los renovales. La regeneración en los sitios no ocupados por adultos de *C. tala* podría interpretarse de la misma manera. Algunos trabajos han indicado la existencia de inhibidores del crecimiento en especies del género *Celtis* de América del Norte (*C. laevigata* y *C. occidentalis*) (Lodhi y Nickell 1973, Lodhi 1976, 1978a). Estos antecedentes hacen presumir que la inhibición alelopática podría ser uno de los mecanismos reguladores de la regeneración de *C. tala*.

La inhibición de la regeneración vinculada con restricciones lumínicas ha sido ampliamente estudiada en diferentes bosques (Bray 1956, Whitmore 1982, Brokaw 1985, Marquis et al. 1986, Sork 1988, Liebermann et al. 1989, Whitmore 1989, Ellison et al. 1993). Algunas especies pueden ver inhibida su germinación o presentar una alta mortalidad en los estadios más tempranos como consecuencia de la falta de luz. La regeneración de estas especies se produce por la colonización de claros en los que existen condiciones adecuadas para la germinación y el desarrollo de las plántulas. Otras especies en cambio son capaces de permanecer debajo del dosel hasta ser liberadas por la formación de un claro. Lieberman *et al.* (1989) indicaron que los términos claro y no claro (*gap* y *no gap*) comportan una excesiva simplificación de la distribución de la luz bajo el dosel del bosque. Estos autores señalan que la incidencia de luz en un sitio dado depende de la distancia y altura de los árboles vecinos y esa cuantificación no puede ser reducida a la clasificación de claro y no claro. Esto significa o bien que la luz no representa una limitante para el desarrollo de los renovales o bien que no es la única limitante. La respuesta frente al aumento de la disponibilidad de luz podría ser diferente en las plantaciones que en el bosque nativo. Debido a que las plantaciones representan sitios más favorables para la regeneración probablemente exista una respuesta de la regeneración frente a variaciones en la incidencia de luz debidas a la heterogeneidad del dosel.

La falta de regeneración de *C. tala* en los pastizales sobre cordones desmontados sugiere que la ocupación por parte de la propia especie no es la única limitante para la regeneración. La colonización de algunas especies vegetales puede verse limitada por la ocupación previa del sitio independientemente de la especie presente (Mc Connaughay y Bazzaz 1991, van der Valk 1992, Tilman 1993) y la remoción de suelo actúa liberando recursos que favorecen la colonización (Tilman 1985, Schaeztl et al. 1989). La vegetación preexistente puede inhibir la germinación o representar una competencia importante respecto de recursos como el agua y los nutrientes. La ocurrencia de

renovales de *C. tala* en situaciones de suelo removido sugiere que la ocupación previa podría representar una limitante para su instalación. La baja ocupación de un sitio implica mayor disponibilidad de recursos. La disponibilidad de agua podría representar un factor importante ya que la germinación ocurre durante el verano y el crecimiento y supervivencia de las plántulas podrían verse afectados por los períodos de déficit hídrico que ocurren durante el verano. La deficiencia en el suministro de agua provoca una reducción en el crecimiento (Kramer 1974, Kozlowsky 1982) y puede condicionar la regeneración de diversas especies vegetales (Streng *et al.* 1989, Lauenroth *et al.* 1984).

En este capítulo se analizan las diferencias entre el bosque nativo y los sitios en colonización respecto de los factores considerados como determinantes de la inhibición de la regeneración por parte de los individuos adultos de *C. tala*.

HIPÓTESIS.

Las plantas adultas de *C. tala* liberan sustancias que reducen el crecimiento de las plántulas y determinan su alta mortalidad.

La luz constituye una de las limitantes para la regeneración bajo el dosel. La respuesta de los renovales frente al aumento de disponibilidad de luz es mayor en las plantaciones que en el bosque nativo.

La ocupación del suelos por raíces arbóreas en el bosque nativo y por herbáceas en los pastizales reduce la disponibilidad de recursos e inhibe la regeneración de *C. tala*. En los sitios que la especie coloniza existe menor ocupación del suelo por parte de raíces arbóreas y herbáceas que en el bosque nativo y los pastizales.

Durante los meses en que se produce la germinación (noviembre-marzo) ocurren períodos de déficit hídrico y la disponibilidad de agua representa una limitante para el crecimiento y supervivencia de las plántulas.

Los sitios con menor ocupación del suelo presentan mayor disponibilidad de agua.

OBJETIVOS.

Evaluar la existencia de inhibidores del crecimiento de las plántulas en hojas, raíces, corteza y frutos de las plantas adultas de *C. tala*.

Evaluar la relación entre la disponibilidad de luz y la frecuencia y tamaño (altura y diámetro) de los renovales bajo el dosel en el borde del bosque nativo y las plantaciones de especies exóticas.

Determinar el porcentaje de agua en el suelo a lo largo del período de mayor probabilidad de ocurrencia de déficit hídrico (noviembre-marzo) en el bosque nativo y los sitios donde *C. tala* coloniza.

Determinar el punto de marchitez permanente para los renovales de *C. tala*.

Determinar la biomasa aérea y subterránea de especies herbáceas y de raíces de especies arbóreas en el bosque nativo, en pastizales sobre cordones desmontados, suelo removido en canteras y plantaciones forestales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Alelopatía

Se llevaron a cabo ensayos de crecimiento en invernáculo para determinar el efecto del agregado de tejidos de los individuos adultos de *Celtis tala*, *Scutia buxifolia* y *Eucalyptus sp*, sobre el crecimiento de las plántulas de la *C. tala*. Los tratamientos consistieron en el agregado de hojas y raíces de cada una de las especies y un control sin agregados. En todos ellos se utilizaron recipientes plásticos de 15 cm x 20 cm de superficie y 6 cm de profundidad. El sustrato utilizado fue material superficial del suelo de los cordones de conchilla obtenido en canteras debido a su permanencia durante largo tiempo (alrededor de 15 años) sin contacto con las especies del ensayo. Se asignaron 5 recipientes a cada tratamiento y se colocaron 30 semillas en cada uno. Se realizó un ensayo en noviembre- diciembre de 1994, otro en febrero-marzo de 1995 y un tercero en febrero-marzo de 1996. Para los ensayos de 1994-95 se colectó corteza, hojas y raíces vivas de cada especie, se cortaron finamente con tijeras de podar y se colocó el material fresco sobre la superficie cada bandeja. Se agregó una cantidad de material suficiente para formar una capa de espesor semejante al del mantillo del bosque en ese momento (5 a 10 mm). El material agregado fue colectado semanalmente y se incorporó retirando cantidades iguales del material preexistente. De esta manera se renovó el 50 % del mantillo en cada recipiente y se evitó una excesiva acumulación. Los recipientes fueron regados a intervalos de 2 o 3 días manteniendo una disponibilidad de agua permanente. La realización de los ensayos en noviembre-diciembre y febrero-marzo tuvo la finalidad de detectar diferencias estacionales en el efecto de los tratamientos.

En 1996 se realizó un ensayo con el mismo procedimiento que los anteriores pero se aplicó un régimen de riego que determinó la ocurrencia de déficit hídrico. Una vez ocurrida la germinación el agregado de agua se efectuó sólo cuando las plántulas presentaban claros síntomas de marchitez. En los tratamientos de este ensayo, el material agregado incluyó los componentes de los ensayos anteriores más restos vegetales del mantillo obtenido bajo la copa de las especies ensayadas. En *C. tala* se incluyeron frutos recién caídos. Estas incorporaciones se realizaron ante la posibilidad de que la hojarasca en descomposición y/o los frutos, pudieran liberar inhibidores cuyo efecto no podría ser detectado por los ensayos anteriores.

Los agregados se aplicaron después de haberse observado la germinación de al menos un 30 % de las semillas (10 plántulas por bandeja) realizándose en forma simultánea para todos los tratamientos. Se registró la altura y número de hojas de las plántulas en el comienzo y en dos momentos posteriores a intervalos de 15 a 20 días.

Los incrementos en altura y número de hojas fueron comparados mediante análisis de varianza de una vía con cuatro tratamientos y cinco repeticiones. Debido a que podría existir una relación entre el tamaño y crecimiento de las plántulas, se utilizó la medida inicial como covariable en la comparación de los incrementos. De esta manera pudo evaluarse la influencia de las diferencias iniciales de tamaño entre tratamientos. De la misma manera se procedió en las comparaciones del incremento en el número de hojas utilizando el número inicial como covariable. La homogeneidad de las varianzas se evaluó mediante la prueba de Bartlett.

Se realizó una comparación entre tratamientos utilizando los resultados de todos los ensayos para evaluar si los tratamientos con *C. tala* presentaron crecimientos menores en forma consistente. Los tratamientos fueron ordenados

de menor a mayor según el crecimiento promedio en cada ensayo. Se asignó un número de rango a cada tratamiento (1 el de menor crecimiento y 4 el de mayor crecimiento). Utilizando el análisis de varianza por rangos de Kruskal-Wallis (Siegel 1988) se evaluaron las diferencias de rango entre tratamientos.

Disponibilidad de luz

Se determinó la disponibilidad de luz bajo el dosel en el bosque nativo y en plantaciones. Se realizaron mediciones de la disponibilidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) utilizando un medidor portátil. Se muestrearon dos sitios de bosque nativo con codominancia de *C. tala* y *S. buxifolia* y dos plantaciones (*Acacia sp.* y *Pinus sp.*). En cada caso se realizaron lecturas inmediatamente por encima de los renovales y en puntos ubicados al azar para evaluar la respuesta de la regeneración a la heterogeneidad en la distribución horizontal de la luz. Se utilizaron parcelas de 5 m x 50 m en las que se realizaron los registros para renovales y para 50 puntos al azar dentro de esa superficie. En el bosque nativo estas parcelas se ubicaron con el lado mayor paralelo al límite bosque-pastizal abarcando 5 m hacia el interior del bosque (borde del bosque). En esta situación se determinó además la distribución de la luz desde el borde del bosque hacia el interior realizando mediciones cada 1,5 m en transectas desde el pastizal hasta 10 m adentro del bosque. Se utilizaron 15 transectas perpendiculares al límite entre el bosque y el pastizal, aleatoriamente distribuidas en cada uno de los dos sectores de bosque muestreados. Se comparó la distribución de los valores de radiación entre situaciones y entre puntos y renovales, mediante la prueba de Chi-cuadrado.

Para cada situación, se evaluó la relación entre el tamaño de los renovales (altura y diámetro basal) y la disponibilidad de luz expresada como porcentaje de los registros a cielo descubierto. Se utilizaron correlaciones por rangos de Spearman.

Ocupación del sitio

Se evaluó el grado de ocupación del sitio a través de la biomasa de raíces arbóreas y la biomasa aérea y subterránea de herbáceas. Estas determinaciones se realizaron en el bosque nativo, individuos de *C. tala* aislados en pastizales, plantaciones forestales, montículos en alambrados y suelos removido en canteras. Se extrajeron muestras de suelo de 0 a 10 cm y de 10 a 20 cm de profundidad. Se utilizó un cilindro metálico de 15 cm de diámetro por 10 cm de profundidad. Se muestreó en dos sitios de bosque con codominancia de *S. buxifolia* y *C. tala* estratificando por tipo de cobertura arbórea (*C. tala* y *S. buxifolia*) y borde (a menos de 5 m del pastizal) e interior. En cada sitio se obtuvieron 10 unidades muestrales para cada una de las ocho combinaciones entre profundidad, tipo de cobertura y posición (borde e interior). En individuos aislados de *C. tala* se realizaron determinaciones a diferentes distancias del tronco. Se obtuvieron 30 unidades muestrales de 10 individuos abarcando distancias menores de 1 m hasta 9 m desde el centro del tronco. Las determinaciones en plantaciones se realizaron en 2 sitios con 10 unidades muestrales en cada repetición distribuidas aleatoriamente.

Los montículos bajo alambrados se muestrearon en 2 sitios sobre cordones. En cada sitio se obtuvieron 5 unidades muestrales para cada profundidad en los montículos y en el pastizal a 5 m de distancia del alambrado. En las canteras se obtuvieron 5 unidades muestrales para cada profundidad en 2 sitios diferentes.

Todas las muestras fueron tamizadas, lavadas y secadas a 70° hasta peso constante. Se separaron y pesaron las raíces de especies arbóreas y las raíces y órganos aéreos de las especies herbáceas.

Las determinaciones realizadas en el bosque nativo se compararon mediante un análisis de varianza de tres vías con un diseño factorial para evaluar el efecto de la profundidad, el tipo de cobertura arbórea y la posición (borde e interior) sobre la biomasa de raíces arbóreas y la biomasa herbácea. Las comparaciones a posteriori se realizaron mediante la prueba de Tukey. En todos los casos se aplicaron transformaciones logarítmicas para homogeneizar las varianzas. La homogeneidad se evaluó mediante la prueba de Bartlett.

Se utilizó un análisis de varianza de dos vías con un diseño factorial para evaluar las diferencias entre profundidades y entre sitios (bosque nativo, plantaciones, alambrados, pastizales y canteras) de la biomasa de raíces arbóreas y la biomasa de herbáceas (aérea + raíces). Mediante la prueba de Tukey a posteriori se compararon las medias de todos los sitios para las muestras superficiales y profundas separadamente. La comparación del bosque nativo con los restantes sitios se realizó utilizando una media del conjunto de las determinaciones hechas *bajo C. tala* y *S. buxifolia*.

Se realizó un análisis de regresión para evaluar la variación de la biomasa de raíces arbóreas y la biomasa de herbáceas en función de la distancia al tronco de los individuos aislados en el pastizal.

Disponibilidad de agua

Se determinó el porcentaje de agua del suelo al cual, este recurso, deja de estar disponible para los renovales de *C. tala* (punto de marchitez permanente). Para

ello se utilizaron 20 recipientes de plástico de 7 cm de diámetro por 12 de profundidad en los que se sembraron 5 semillas por recipiente en noviembre de 1994. En enero de 1995 se obtuvo el peso fresco de cada recipiente después de haber sido regado hasta saturación dos días antes de la pesada. A partir de ese momento se suspendió el riego y se registró diariamente el estado de hidratación de las plantas y el peso de cada recipiente. El estado de hidratación se evaluó visualmente a través de la modificación del ángulo de las hojas respecto del eje caulinar y la deformación de la lámina. Estos registros se efectuaron entre las 07:00 hs y las 07:30 hs para asegurar que los síntomas de marchitez no fueran transitorios debido a la excesiva demanda atmosférica durante el día. Se determinó el porcentaje de agua retenido por el sustrato de los recipientes al punto de marchitez permanente (considerado 15 atm) mediante el método de Richards (Tschapeck 1959). Estas determinaciones fueron realizadas por la cátedra de edafología de la Fac. de Cs. Agrarias y Forestales UNLP. De esta manera pudo compararse el porcentaje de agua obtenido en los ensayos de marchitez con el retenido por el suelo a 15 atm.

Se determinó el contenido de agua en el suelo a campo en diferentes momentos a lo largo del período de mayor probabilidad de ocurrencia de déficit hídricos (noviembre-abril) que coincide con la ocurrencia de la germinación de *C. tala*. Se muestreó en cinco fechas durante ese período en 1994-95 y 1995-96. Las determinaciones se realizaron en el bosque nativo (borde e interior) discriminando por tipo de cobertura arbórea (*C. tala* y *S. buxifolia*), en plantaciones (*Eucalyptus sp.*, *Pinus sp.* y *Acacia sp.*), en pastizales sobre cordones, y en canteras. En cada situación se obtuvieron 5 muestras de suelo para la determinación gravimétrica del contenido de agua entre 0 y 10 cm de profundidad y entre 10 y 20 cm. Las muestras fueron distribuidas en diferentes sitios para cada una de las situaciones muestreadas por lo que las extracciones fueron consideradas repeticiones. El material fue trasladado a laboratorio con doble envoltura plástica y se determinó el peso fresco. Luego fue secado hasta peso constante y se obtuvo el peso seco.

El porcentaje de agua se calculó como $(\text{peso fresco} - \text{peso seco}) / \text{peso seco} \times 100$. Para cada situación se realizó la determinación del contenido de agua a capacidad de campo y al punto de marchitez permanente (PMP) (15 atm). La disponibilidad de agua para cada situación se expresó como diferencia respecto del PMP ($\text{H}_2\text{O}\%$ en el suelo - $\text{H}_2\text{O}\%$ al PMP). Este valor es positivo cuando existe agua disponible en el suelo, igual a 0 cuando está en el PMP y negativo cuando es inferior.

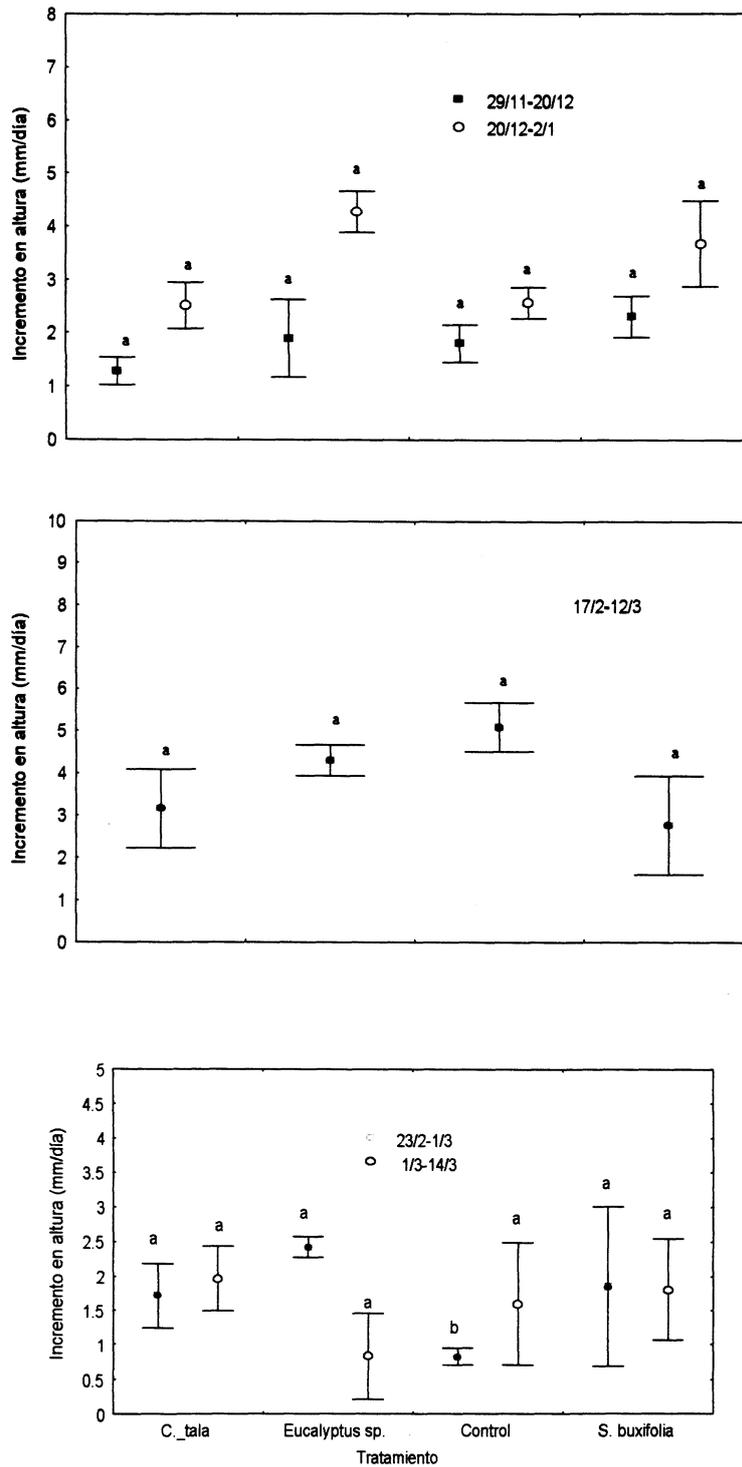
Mediante análisis de varianza se evaluaron las diferencias de esos valores entre tipo de cobertura arbórea (*C. tala-S.buxifolia*), profundidad y posición (interior-borde) en el bosque nativo. Se utilizó un diseño factorial con tres factores y cinco repeticiones. Luego se compararon los valores del interior y borde del bosque con los de los restantes sitios mediante un análisis de varianza de dos factores (sitio y profundidad) con cinco repeticiones. En todos los casos las fechas fueron consideradas como bloques. Esto se debe a que para una misma fecha todos los sitios tuvieron las mismas condiciones climáticas previas. Por este motivo es esperable que exista mayor homogeneidad dentro de un bloque (fecha) que entre bloques. Se aplicaron transformaciones logarítmicas para homogeneizar las varianzas y se evaluó su cumplimiento mediante la prueba de Bartlett.

Se estimó la cantidad de agua almacenada en el suelo por mes para el período 1909-1996 utilizando datos del Servicio Meteorológico Nacional pertenecientes a La Plata. Se realizó un balance hidrológico seriado siguiendo la metodología de Thornthwaite (Pascale y Damario 1977). Se analizó la frecuencia de registros con almacenajes menores al punto de marchitez permanente para cada mes en el período considerado.

RESULTADOS

Alelopatía

Las diferencias de crecimiento entre tratamientos resultaron significativas solamente para el ensayo con riego deficitario y para el primer intervalo de medición. El mayor crecimiento en ese intervalo correspondió al tratamiento con *Eucalyptus sp.* y el menor al control. En el intervalo siguiente el mayor crecimiento correspondió al tratamiento con *C. tala* pero las diferencias no fueron significativas. En ninguno de los restantes ensayos se halló un efecto significativo de los tratamientos sobre el crecimiento de las plántulas (Fig. IV. 1). En el ensayo de noviembre-diciembre de 1994 se observaron diferencias de crecimiento entre plantas de distinto tamaño reflejado por el efecto significativo de la covariable. Este efecto presentó una pendiente de regresión negativa indicando que el crecimiento estuvo inversamente relacionado con el tamaño de las plantas. Esta relación sólo se observó entre la medida inicial y la primer remediación de las plántulas pero no se verificó para la medición siguiente así como tampoco en los restantes ensayos. En el ensayo con riego deficitario, el crecimiento promedio de todos los tratamientos fue menor que en los restantes ensayos



✓ Fig. IV. 1. Incremento en altura de las plántulas de *C. tala* en los ensayos de alelopatía. Las distintas series corresponden a mediciones sucesivas en el mismo ensayo. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos para cada intervalo de medición (ANOVA, Tukey, $P < 0,05$).

El incremento del número de hojas difirió significativamente entre tratamientos en el ensayo con riego deficitario para el primer intervalo de medición pero no ocurrió lo mismo en el segundo intervalo ni en el resto de los ensayos (Fig. IV. 2). El tratamiento con *Eucalyptus sp.* presentó el mayor incremento y el menor fue el control. Las plantas con agregado de *C. tala* presentaron un incremento mayor que el control indicando que el efecto significativo no aporta evidencia en favor de la inhibición del crecimiento por parte de la propia especie

En todos los ensayos se halló un efecto significativo de la covariable sobre el incremento del número de hojas. Los resultados mostraron una relación inversa entre el incremento y el número de hojas en la medida inicial. En todos los ensayos esta relación se observó para uno solo de los períodos de medición indicando que esta relación no fue persistente.

Cuando los tratamientos fueron ordenados por los incrementos en forma creciente, las posiciones variaron para los distintos ensayos. La secuencia cambió inclusive para las mediciones consecutivas dentro de un mismo ensayo. Los tratamientos con *C. tala* ocuparon posiciones diversas, variando entre el primero y último lugar. El tratamiento control presentó el menor valor de rango promedio indicando una tendencia a ocupar la última posición más frecuentemente que los restantes tratamientos. Sin embargo, la comparación de todos los ensayos mediante el análisis de varianza por rangos indicó que las diferencias de ordenamiento entre los tratamientos son aleatorias (Kruskal-Wallis, $p > 0,8$).

Los porcentajes de germinación evaluados en el ensayo de febrero-marzo del 95 no difirieron significativamente entre tratamientos. El mayor valor

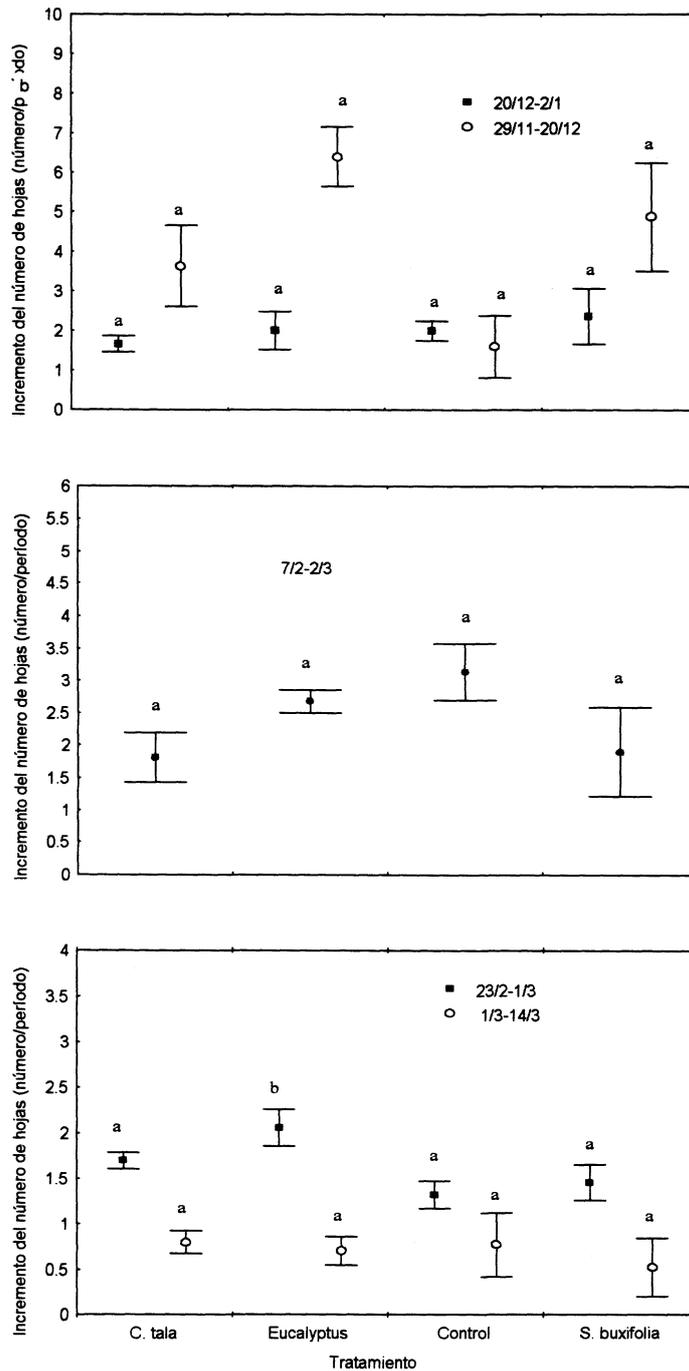


Fig. IV. 2. Incremento del número de hojas de las plántulas de *C. tala* en los ensayos de alelopatía. Las distintas series corresponden a mediciones sucesivas en un mismo ensayo. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos para el cada medición (ANOVA, tukey, $P < 0,05$).

correspondió al tratamiento con *S. buxifolia* (57 %) y el menor al tratamiento con *Eucalyptus* sp. (43 %)

Disponibilidad de luz

En el bosque nativo el porcentaje de RFA varió entre el 70% y < 1 % respecto del exterior, con una alta proporción de los registros en el límite inferior de la distribución (Fig. IV. 3). Se halló una regresión exponencial negativa entre el porcentaje de RFA y la distancia al límite entre el bosque y el pastizal (Fig. IV. 4). La RFA dentro del bosque disminuyó abruptamente al aumentar la distancia al pastizal. A medio metro de distancia los registros variaron entre 30% y 70% y se encontraron por debajo de 20% a distancias mayores. Bajo la copa de *C. tala* los porcentajes fueron significativamente mayores que bajo *S. buxifolia*. Los renovales se encontraron en sitios con menos del 10 % de RFA más frecuentemente que los puntos al azar (Fig. IV. 3).

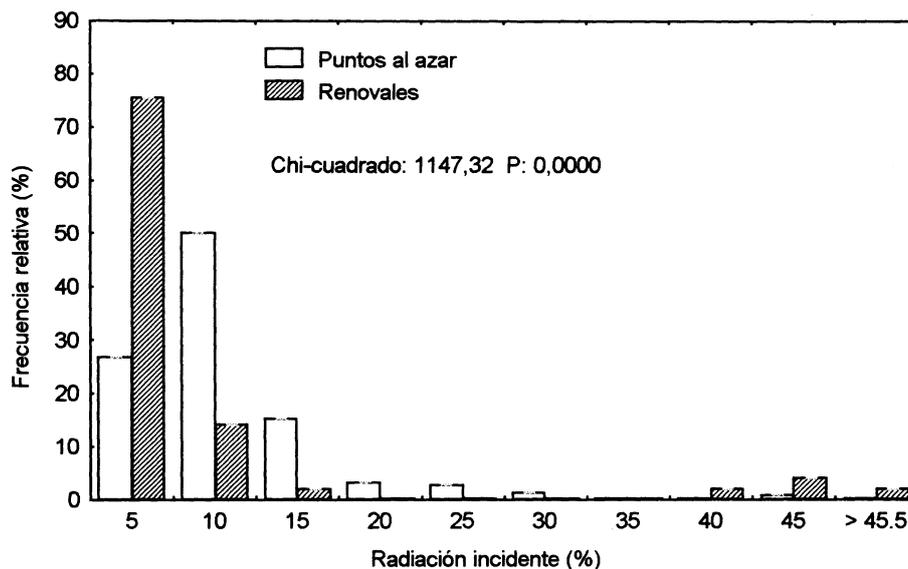


Fig. IV. 3. Distribución de frecuencias de los registros de radiación fotosintéticamente activa en el bosque nativo para renovales de *C.tala* y puntos al azar. La radiación se expresa como porcentaje de los registros a cielo descubierto.

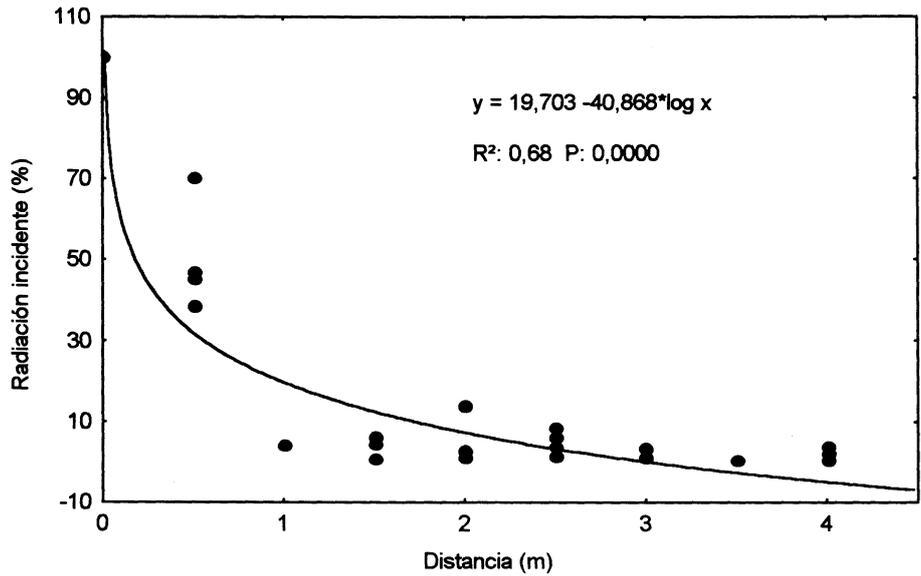


Fig. IV. 4. Distribución de la radiación fotosintéticamente activa en el bosque nativo en relación a la distancia al límite entre el bosque y el pastizal.

En las plantaciones el porcentaje de luz varió entre 50 % y menos de 1 %. Los valores mayores al 10 % fueron significativamente más frecuentes que en el bosque nativo (Chi-cuadrado: 272,46, P: 0,0000). Los renovales presentaron frecuencias mayores que los puntos al azar para los valores de radiación mayores del 10 % (Fig. IV. 5).

Se halló una regresión logarítmica positiva entre el porcentaje de radiación y el diámetro basal (Fig. IV. 6) y la altura (Fig. IV. 7) de los renovales en el bosque nativo y en las plantaciones. Esta respuesta de la regeneración frente a la mayor disponibilidad de luz indica su carácter limitante.

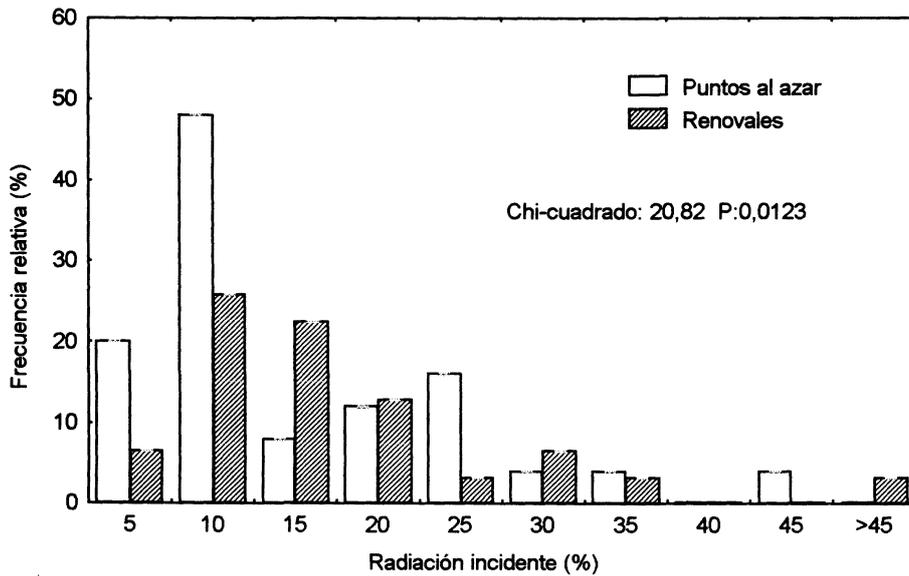


Fig. IV. 5. Distribución de frecuencias de los registros de radiación fotosintéticamente activa en plantaciones para renovales de *C. tala* y puntos al azar. La radiación se expresa como porcentaje de los registros a cielo descubierto.

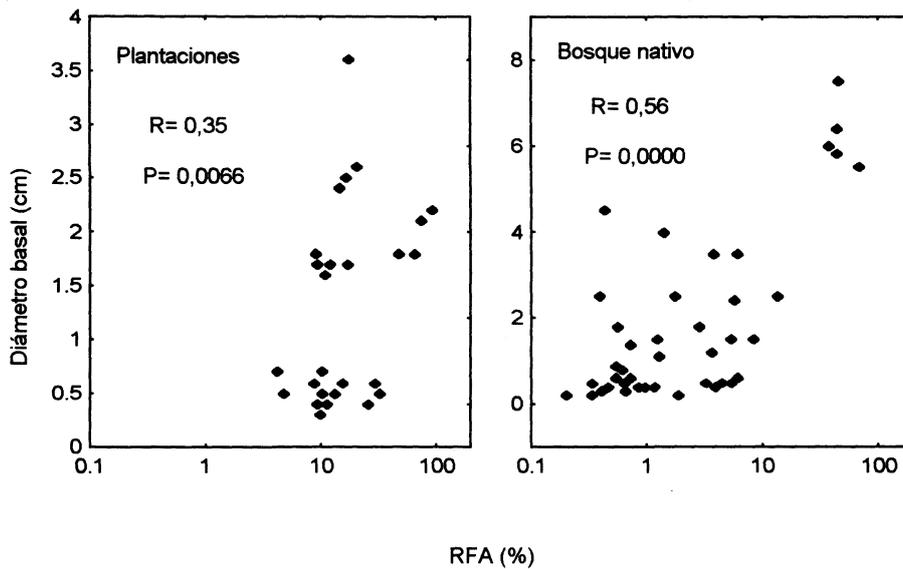


Fig. IV. 6. Relación entre el diámetro basal de los renovales de *C. tala* y la incidencia de radiación fotosintéticamente activa expresada como porcentaje de los registros a cielo descubierto.

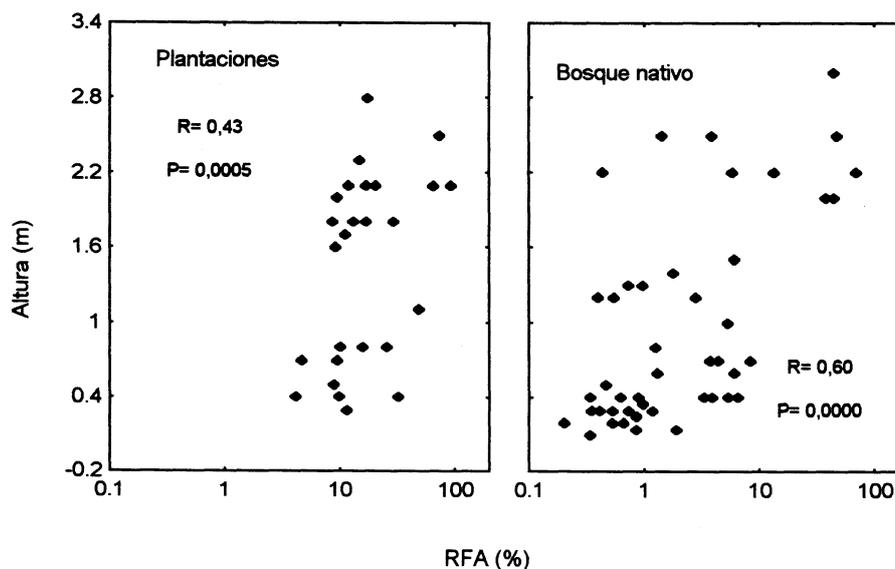


Fig. IV. 7. Relación entre la altura de los renovales de *C. tala* y la incidencia de radiación fotosintéticamente activa expresada como porcentaje de los registros a cielo descubierto.

Ocupación del sitio.

En el bosque nativo la biomasa de raíces arbóreas presentó diferencias significativas entre distintas profundidades así como entre el borde y el interior del bosque (Fig. IV. 8). Los valores fueron mayores en el interior y en las muestras de superficie. En el borde del bosque la biomasa fue menor bajo *C. tala* que bajo *S. buxifolia* pero no hubo diferencias entre especies en las muestras del interior. Entre 0 cm y 10 cm se encontró el 68 % de la biomasa de raíces arbóreas para el interior y el 45 % para el borde.

La biomasa de herbáceas (aérea + subterránea) presentó diferencias significativas entre tipo de cobertura arbórea y entre el borde y el interior. La mayor biomasa correspondió al borde, bajo cobertura de *C. tala* tanto para las

muestras superficiales como las de profundidad. La biomasa de raíces presentó un 50% en los primeros 10 cm del suelo para el interior del bosque y un 80% para el borde.

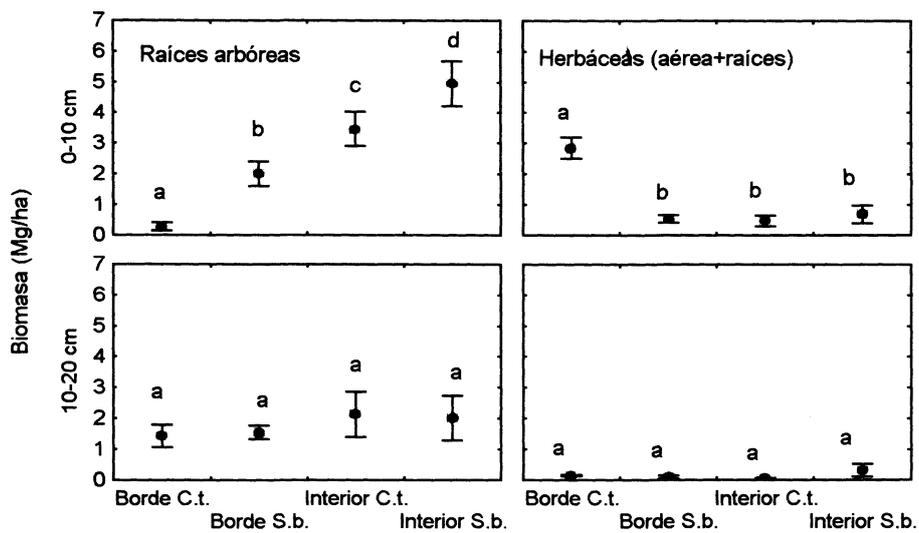


Fig. IV. 8. Biomasa herbácea (aérea+raíces) y de raíces arbóreas en el bosque nativo. Se indica el valor medio \pm error estándar para el borde e interior y bajo cobertura de *C. tala* (C.t.) y *S. buxifolia* (S.b.). Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, Tukey, $P < 0,05$).

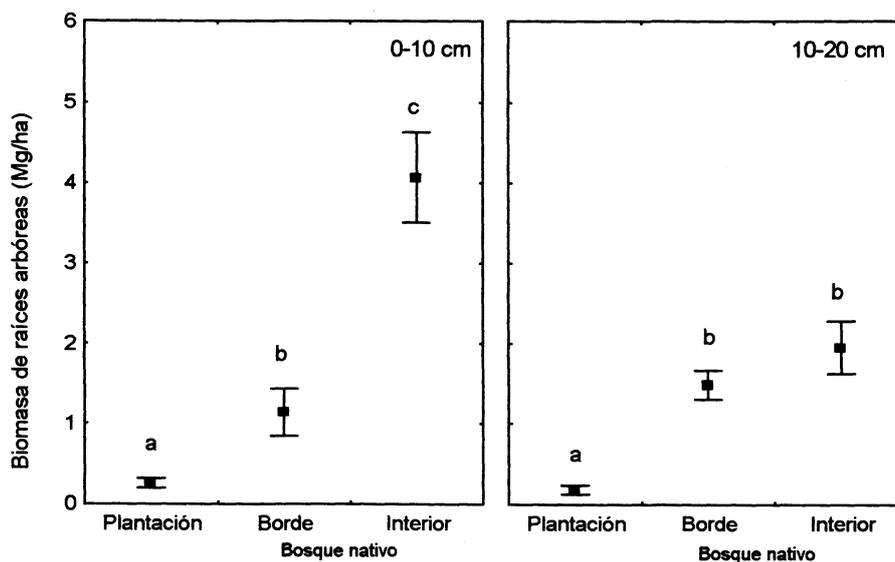


Fig. IV. 9. Comparación de la biomasa de raíces arbóreas en el bosque nativo (borde e interior) con la de plantaciones. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, Tukey, $P < 0,05$).

La biomasa de raíces arbóreas en las plantaciones fue 17 veces menor que en el interior del bosque nativo para las muestras superficiales y 11 veces menor para las de profundidad (Fig. IV. 9). Los primeros 10 cm del suelo presentaron el 58 % de las raíces arbóreas y el 86 % de las raíces herbáceas.

La biomasa de herbáceas en el pastizal fue significativamente mayor que en los sitios con cobertura arbórea (bosque nativo y plantaciones) y aquellos con suelo removido (montículos de alambrados y canteras) (Fig. IV. 10). La biomasa total de herbáceas en las canteras fue 58 veces menor que en el pastizal. En las plantaciones ese valor fue mayor que en el bosque nativo pero no hubo diferencias significativas. El porcentaje de raíces herbáceas correspondiente los

primeros 10 cm de suelo fue 66% para los pastizales y montículos y 52 % en las canteras.

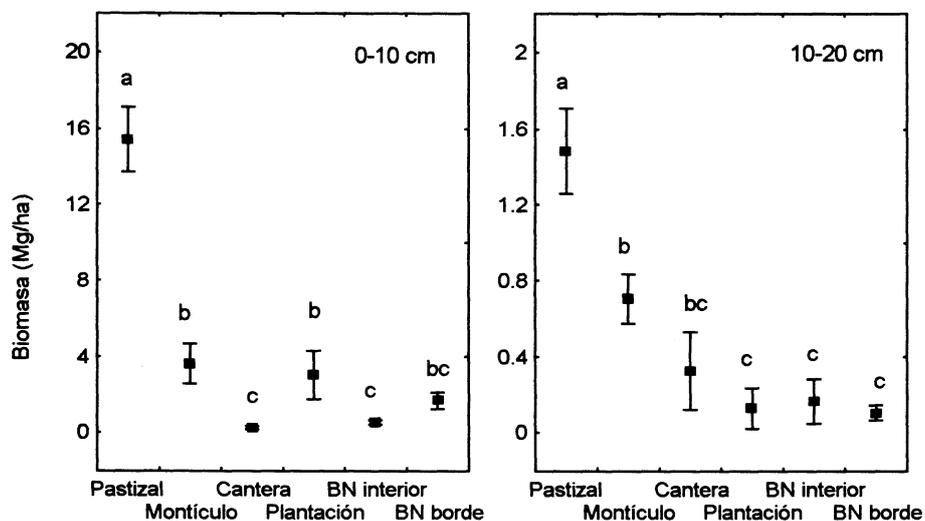


Fig. IV. 10. Comparación de la biomasa herbácea (aérea+raíces) en el bosque nativo (borde e interior) con pastizales, en cordones, montículos bajo alambrados y suelo removido en canteras. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, Tukey, $P < 0,05$).

La biomasa de raíces de *C. tala* disminuyó exponencialmente en función de la distancia al tronco en los individuos aislados en pastizal (Fig. IV. 11). En el mismo gradiente de distancia se halló un aumento exponencial de la biomasa de herbáceas.

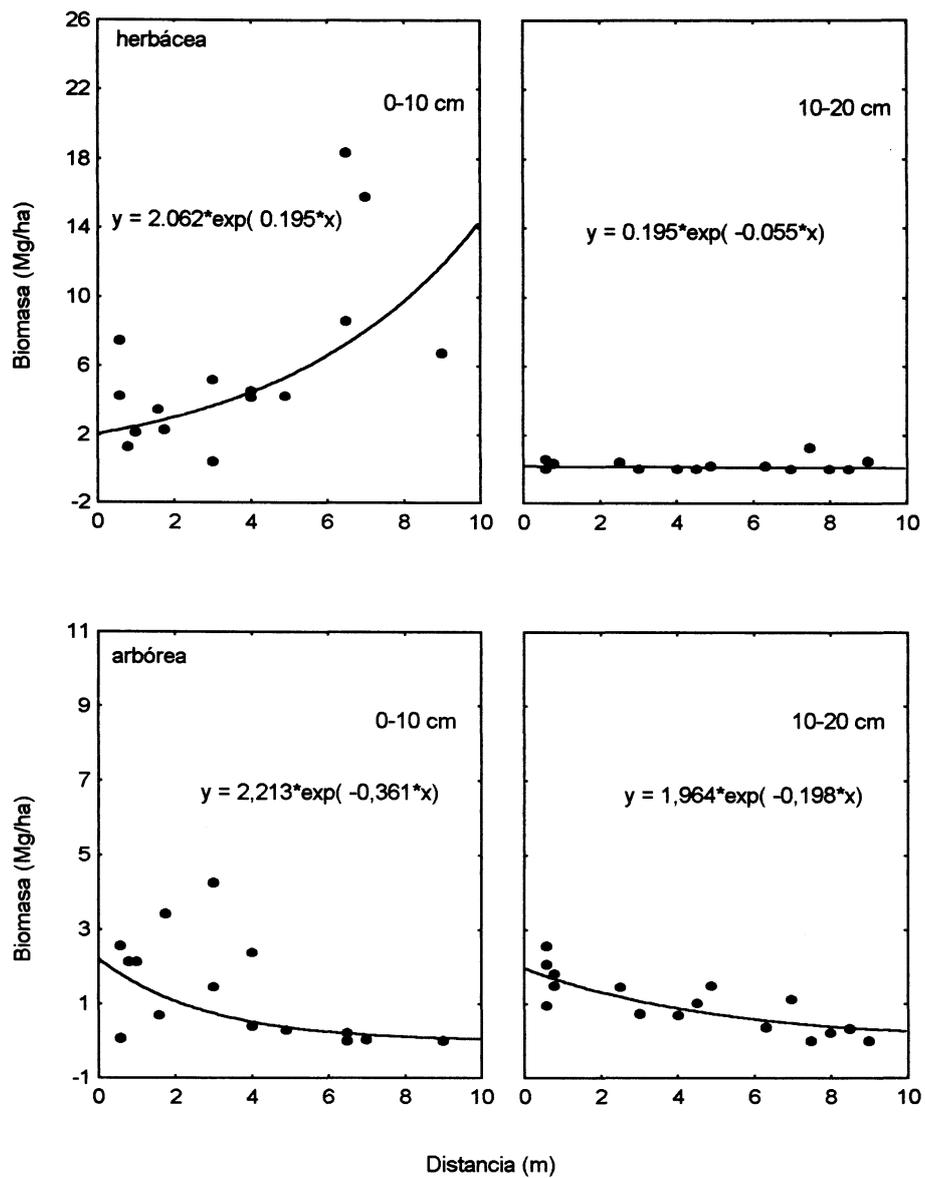


Fig. IV. 11. Variación de la biomasa herbácea y de raíces arbóreas en relación a la distancia al tronco de individuos adultos de *C. tala* aislados en pastizales sobre cordones.

Determinación del punto de marchitez permanente para los renovales de *C. tala*.

Las plantas comenzaron a presentar síntomas de falta de turgencia al tercer día de permanencia sin riego. Con el transcurso del tiempo las hojas comenzaron a acercarse a la horizontal y luego adoptaron una posición péndula casi vertical. En el punto de máxima deshidratación se observó la curvatura de la porción apical del eje caulinar y la deformación de la lámina foliar que presentó un aspecto rugoso. Todo este proceso se desarrolló en forma irreversible sin que existiera recuperación de las plantas. El peso seco de las plantas representó menos de 0,5 % del peso seco del sustrato por lo que su incidencia en el cálculo del porcentaje de agua fue despreciable. El promedio del porcentaje de agua al cual comenzaron los síntomas de marchitez fue de $8,6 \pm 1,2$. Este valor fue muy semejante al hallado para el sustrato utilizado por el método de Richards a 15 atm (7,2 %). Por este motivo se consideró al PMP de 15 atm como el límite de disponibilidad de agua de los renovales de *C. tala* en las determinaciones realizadas a campo.

Determinaciones a campo de la disponibilidad de agua.

Se registraron valores por debajo del PMP en diferentes sitios tanto para los registros de 1994-95 (Fig. IV. 12) como para los de 1995-96 (Fig. IV. 13). En el bosque nativo se hallaron diferencias significativas entre el tipo de cobertura y entre el borde y el interior y entre muestras de superficie y de profundidad (ANOVA $P < 0,05$) en todos los casos. La disponibilidad de agua fue mayor en las muestras superficiales que en las profundas, en el borde que en el interior y bajo *S. buxifolia* que bajo *C. tala*.

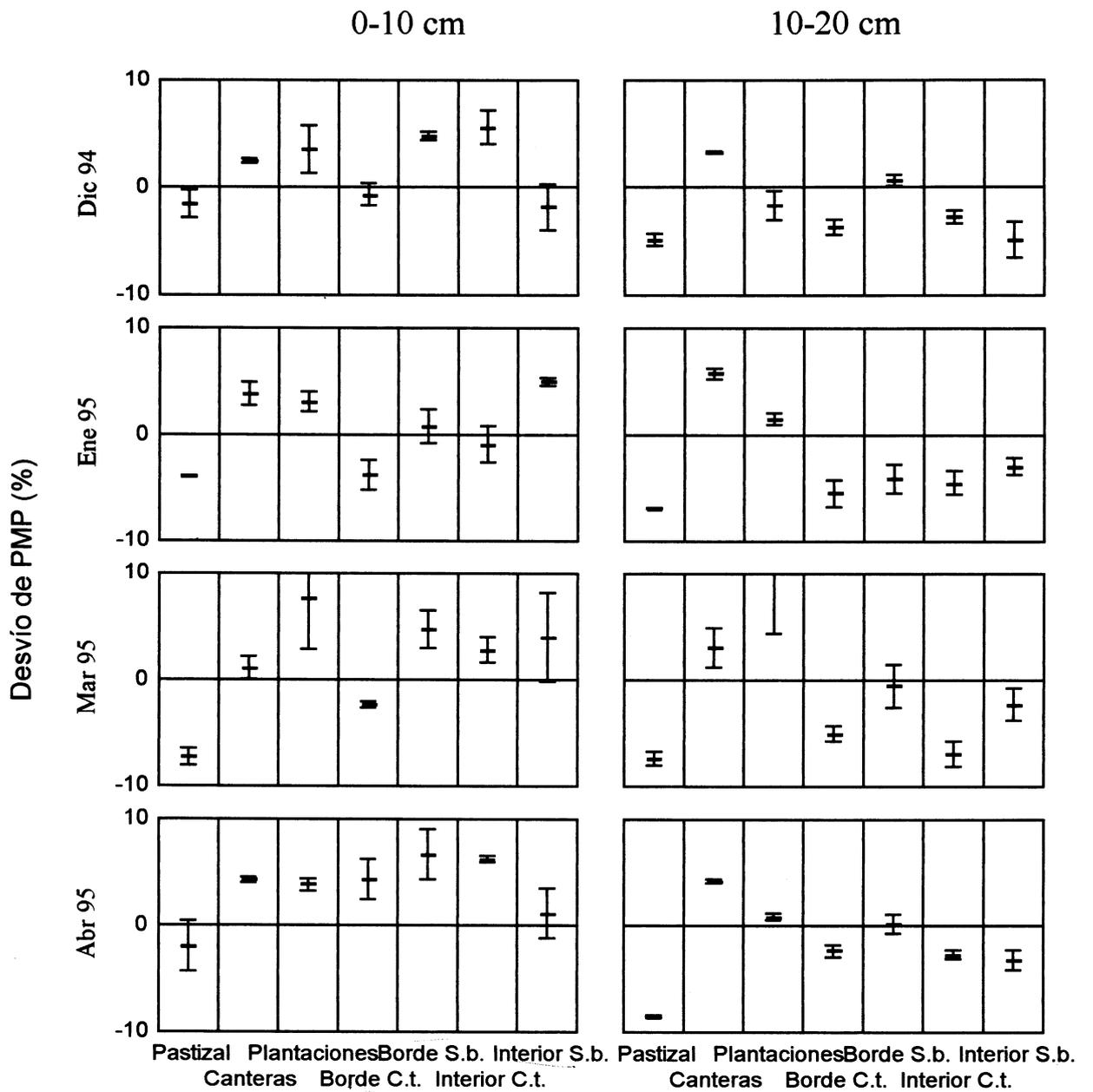


Fig. 12. IV. Disponibilidad hídrica por sitio entre noviembre de 1994 y abril de 1995. Los valores por encima de 0 indican agua disponible. C. t.: *Celtis tala*, S.B. *Scutia buxifolia*.

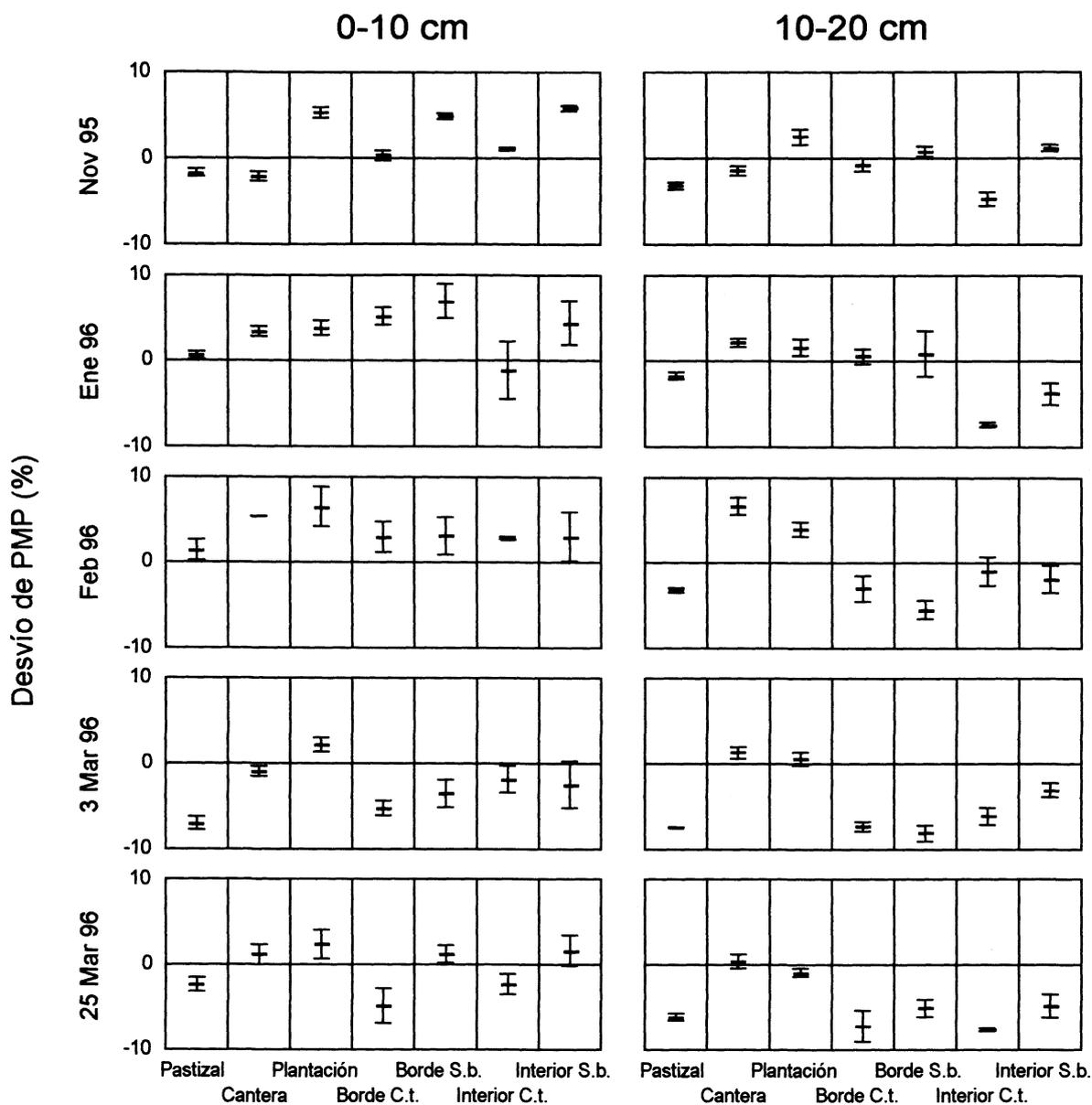


Fig. 13. IV. Disponibilidad hídrica por sitio entre noviembre de 1995 y marzo de 1996. Los valores por encima de 0 indican agua disponible. C. t.: *Celtis tala*, S.B. *Scutia buxifolia*.

En la comparación del bosque nativo con otras situaciones se hallaron diferencias entre sitios, y entre muestras superficiales y profundas así como una interacción significativa entre ambos factores (ANOVA $P < 0,05$ en todos los casos). Los sitios con mayor disponibilidad hídrica fueron las canteras y los de menor disponibilidad fueron el bosque nativo y los pastizales. La interacción sitios x profundidad indicó comportamientos diferentes de la disponibilidad de agua en relación a la profundidad para los diferentes sitios. En el bosque nativo y los pastizales la disponibilidad hídrica decayó marcadamente en profundidad. En las canteras y plantaciones el porcentaje de agua presentó diferencias muy pequeñas entre muestras superficiales y profundas.

El balance hidrológico seriado permitió apreciar la ocurrencia de períodos de déficit con una frecuencia del 50 % en enero y febrero (Fig. IV. 14).

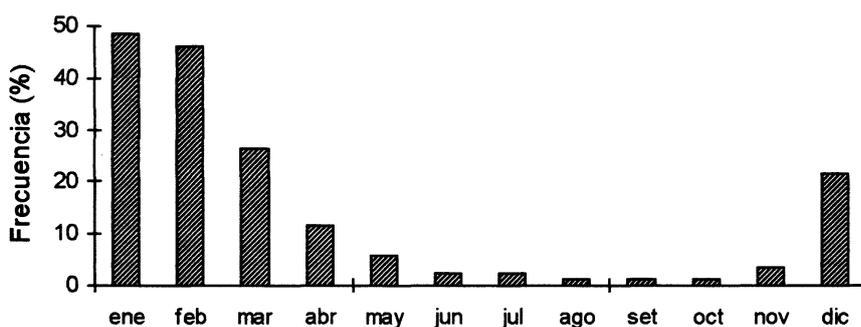


Fig. IV. 14. Frecuencia de los períodos de déficit hídrico por mes entre 1909 y 1996.

DISCUSIÓN

Ninguno de los agregados vegetales demostró tener efecto sobre el crecimiento y formación de hojas de las plantas de *C. tala* y la ocurrencia de déficit hídrico no contribuyó a la manifestación de diferencias entre tratamientos. En ningún caso los resultados aportaron evidencia de la disminución del crecimiento por efecto del tratamiento con *C. tala* ni de otra especie ensayada. La baja ocurrencia de renovales bajo la cobertura de la propia especie no puede ser atribuida a un efecto químico de la planta madre sobre las plántulas. Existen trabajos que informan de la existencia de inhibidores del crecimiento en especies arbóreas de *Celtis* del hemisferio norte (*C. laevigata* y *C. occidentalis*), (Lodhi y Nickell 1973, Lodhi 1976, 1978a, 1978b). Dichos trabajos indican que las sustancias activas fueron detectadas en cualquier parte de la planta y su efecto fue ensayado sobre una especie herbácea. La cobertura herbácea bajo la copa de esas especies de *Celtis* es menor que bajo otras especies arbóreas dentro del mismo bosque indicando que la inhibición tiene baja especificidad ya que actúa sobre diversas hierbas. Bajo la copa de *C. tala* la cobertura herbácea es mayor que bajo *S. buxifolia* de modo que un supuesto efecto alelopático en *C. tala* debería ser específico al actuar sobre sus plántulas pero no sobre especies herbáceas, contrariamente a lo observado para las otras especies del género. La utilización de diferentes partes de la planta como hojas raíz y frutos así como hojarasca permite descartar la posibilidad de un error en la selección del material utilizado para el ensayo. Los trabajos de Lodhi indican la existencia de una variación estacional en concentración de inhibidores en la planta. Dos de los ensayos de este trabajo fueron realizados en febrero-marzo, que son los meses de mayor mortalidad de plántulas. Si esa mortalidad fuese atribuible a la liberación de inhibidores en ese momento, el efecto debería haberse detectado en los ensayos.

Disponibilidad de luz

La relación positiva entre el tamaño de los renovales y la disponibilidad de luz indica que, tanto en el bosque nativo como en las plantaciones, existen limitaciones para el crecimiento debidas a la escasez de luz bajo el dosel. En el bosque nativo son muy frecuentes los sitios con baja disponibilidad de luz y existe un aumento de los porcentajes de RFA en las cercanías del pastizal. La mayor parte de los renovales se encuentran ubicados en sitios con bajos porcentajes de RFA. Esto coincide con su alta ocurrencia bajo la cobertura de *S. buxifolia*. La disponibilidad de luz bajo esta especie es menor que bajo *C. tala*. Los pocos individuos ubicados en sitios más iluminados, cerca del pastizal, son los que presentan tamaños mayores. Los sitios con mayor disponibilidad de luz presentarían mejores condiciones para el crecimiento de las plantas instaladas pero mayores dificultades para la instalación, probablemente debido a la desecación favorecida por la mayor insolación. El efecto protector de la cobertura arbórea contra el déficit hídrico de los renovales fue observado para algunas especies arbóreas (Borchert *et al.* 1989). Las plantaciones presentaron mayor frecuencia de sitios con más del 10% de radiación que el bosque nativo y los renovales se hallan sobre sitios más iluminados que los puntos al azar. Esta tendencia, contraria a la del bosque nativo, indica que en las plantaciones la mayor disponibilidad de luz aumenta las probabilidades de instalación además del crecimiento. Esta respuesta diferente indica que la regeneración está favorecida por la mayor disponibilidad de luz aún ante la mayor desecación que supone la mayor iluminación.

En todas las situaciones las diferencias de disponibilidad de luz que se relacionaron con el tamaño de los renovales fueron debidas a la heterogeneidad del dosel o la proximidad del borde del bosque. Una relación semejante fue encontrada por Liebermann *et al.* (1989) quienes hallaron mayores diámetros a mayor disponibilidad de luz para una especie arbórea tropical. En ese trabajo la

disponibilidad de luz fue cuantificada a través de un índice calculado a partir de la distancia y altura de los árboles vecinos. Dichas mediciones resultaron más apropiadas que la clasificación de claro y no claro.

Ocupación del sitio.

Los resultados de las determinaciones de biomasa de raíces arbóreas y biomasa de herbáceas concuerdan con la hipótesis de que la ocupación reduce las probabilidades de instalación. En el bosque nativo, la ocupación del suelo por raíces arbóreas es muy alta en comparación con el borde del mismo y las plantaciones. Estas relaciones coinciden con la ocurrencia de la regeneración que es inexistente en interior del bosque, escasa en el borde y abundante en las plantaciones. La biomasa de herbáceas en estos sitios presenta una relación inversa con la de raíces arbóreas. Los valores más altos se hallan en las plantaciones y en el borde del bosque. Si bien en esos sitios se hallaron relaciones negativas entre la cobertura herbácea y la regeneración, esa variable no impide el desarrollo de la población de renovales en las plantaciones.

Los resultados hallados en plantaciones y bosques secundarios de Puerto Rico (Lugo 1992) presentan puntos de concordancia con este trabajo. En ese estudio, la biomasa de raíces fue mayor para vegetación espontánea que para las plantaciones y se encontró concentrada en la porción superior del suelo. Los valores de biomasa no resultan comparables entre ambos trabajos porque se pesaron en diferentes categorías de tamaño. Otros trabajos que presentan valores de plantaciones para la misma categoría de tamaño que este trabajo presentan valores más altos que el hallado aquí. La alta biomasa de raíces finas del bosque nativo y su concentración en la porción superior del suelo pueden representar una explotación intensiva del recurso hídrico en la porción superficial del suelo.

La biomasa de herbáceas en los pastizales es 9 veces más alta que la hallada en las plantaciones y el borde del bosque nativo y podría representar una limitante de la regeneración a pesar de que no lo es en los sitios arbolados. La diferencia de biomasa entre el pastizal y los montículos bajo alambrados sugiere que la remoción representa una vía de facilitación para la instalación de *C. tala* por reducción de la ocupación por herbáceas. El mismo efecto explicaría la regeneración en las canteras donde los valores de biomasa de herbáceas fueron 58 veces menores que en el pastizal.

En los individuos de *C. tala* aislados podría existir una inhibición de la regeneración en las cercanías de la planta debida a su alta biomasa de raíces. Si bien este efecto disminuye al aumentar la distancia a la misma, podría verse reemplazado por la ocupación por herbáceas que aumenta rápidamente fuera de la cobertura arbórea. Los valores de biomasa de raíces arbóreas en las cercanías del árbol y la de herbáceas por fuera de la copa son semejantes a los del interior del bosque y el pastizal respectivamente y constituirían los impedimentos para la instalación de renovales en los alrededores de los individuos aislados en cordones desmontados.

El bosque nativo y los pastizales constituyeron los sitios de mayor ocupación por raíces de arbóreas en un caso y por herbáceas en el otro. La falta de regeneración en esos sitios coincide con numerosas observaciones de inhibición de la colonización por parte de la vegetación preexistente (Tilman 1985, 1993, Randall et al. 1989, Mc Connaughay y Bazzaz 1991, van der Valk 1992). La biomasa de herbáceas y de raíces arbóreas podrían actuar dificultando el crecimiento aéreo y subterráneo de las plántulas. En el bosque nativo las plántulas se encuentran limitadas por la disponibilidad de luz y además existe una alta ocupación subterránea que podría dificultar el desarrollo radical. Esta

restricciones al crecimiento determinan una alta susceptibilidad de las plántulas frente a las adversidades ambientales como la ocurrencia de déficit hídrico.

Disponibilidad de agua

En los muestreos realizados se encontraron porcentajes de agua por debajo del utilizable por las plantas de *C. tala* indicando la existencia de limitantes hídricas para la regeneración de la especie. La ocurrencia de déficit puede ser más frecuente que lo indicado por el balance hidrológico seriado ya que esta metodología calcula un valor mensual en función del total de precipitaciones para ese mes. De esta manera se homogeneiza la disponibilidad de agua enmascarando la ocurrencia de períodos deficitarios. La escasez de agua puede limitar la germinación, el crecimiento y aumentar la mortalidad de los renovales de diferentes especies (Raynal y Bazzaz 1973, Streng et al. 1989, Lauenroth et al. 1994). Los pastizales presentaron siempre menor disponibilidad que el bosque nativo y esto se debería a que las gramíneas presentan mayores tasas de evapotranspiración que las especies arbóreas (Bazzaz 1979, Domingo et al. 1991). Las variaciones en la disponibilidad hídrica encontradas en el bosque nativo también son coherentes con la ocurrencia de renovales. El borde del bosque, bajo cobertura de *S. buxifolia* presentó mayor disponibilidad que el interior del bosque y que el borde bajo cobertura de *C. tala*. Esta diferencia podría deberse a la menor incidencia de luz bajo *S. buxifolia* y probablemente a diferencias en la tasa de evapotranspiración de ambas especies.

La disponibilidad de agua entre los 10 y 20 cm constituye la diferencia más clara entre las situaciones donde existe regeneración (plantaciones y canteras) y donde no existe (bosque nativo y pastizales). La disminución de la disponibilidad de agua al aumentar la profundidad es muy marcada en los sitios con alta ocupación (bosque nativo y pastizales) en los cuales existe una alta proporción de

raíces en los primeros 10 cm del suelo y se encuentran frecuentemente por debajo del PMP. Esto refleja el efecto de la utilización del recurso en las capas más ocupadas por raíces determinando una baja infiltración hacia las capas inferiores. La eliminación de la cobertura de pastos puede aumentar la percolación del agua hacia el subsuelo (Knoop y Walker 1985). Las diferencias de distribución vertical de las raíces herbáceas y arbóreas pueden determinar diferencias en la utilización del agua (Knoop y Walker 1985, Sala et al. 1989). Las raíces de las gramíneas se concentran en las capas superficiales mientras que las de las leñosas explotan fuentes más profundas. En los cordones de conchilla, tanto las raíces herbáceas como las arbóreas se concentran en la superficie en los 20 cm del horizonte A1. Si bien existen fuentes de agua más profundas y accesibles para las raíces arbóreas, las condiciones del horizonte A1 son las que determinan los procesos de desarrollo de las plántulas. Este horizonte constituye un sitio altamente ocupado y con baja disponibilidad de agua por debajo de los 10 cm. Las características físicas de los cordones podrían favorecer la disminución del agua en la porción inferior del suelo ya que constituyen un grueso manto de material permeable. Sin embargo, en las plantaciones, con una misma situación edáfica, pero con menor biomasa de raíces, no hubo disminución del recurso hídrico en la porción inferior del A1. Lo mismo ocurrió en las canteras que presentaron los niveles más bajos de ocupación y no hubo disminución de la disponibilidad del agua en profundidad.

No habiendo encontrado evidencia de inhibición química de la regeneración por parte de los individuos adultos, la explicación de la falta de regeneración dentro del bosque nativo recae sobre la ocupación del sitio y sus efectos sobre la disponibilidad hídrica. Podría plantearse la existencia de una relación jerárquica en la incidencia de los distintos factores sobre la regeneración. No puede observarse una respuesta al aumento de la disponibilidad de luz si existen otras limitaciones como la ocupación del suelo. La baja disponibilidad de agua producida por la alta ocupación del suelo no sólo podría impedir un aumento

del crecimiento sino que además, en esas condiciones, una mayor iluminación podría constituir un factor de estrés por el aumento en la temperatura y la transpiración. Esa relación podría explicar por qué las probabilidades de instalación de los renovales de *C. taia* aumentan con la disponibilidad de luz en las plantaciones y disminuyen en el bosque nativo.

Capítulo V

**EFFECTO DE LA REMOCION DEL SUELO, LA
DISPONIBILIDAD AGUA Y LUZ SOBRE LA
GERMINACIÓN, EL CRECIMIENTO Y LA
MORTALIDAD DE LAS PLÁNTULAS**

INTRODUCCION

La regeneración de *C. tala* presenta una marcada tendencia a ocurrir en sitios donde el suelo ha sido removido como en los montículos de canteras, bordes de canales y de caminos. Estos montículos presentan baja biomasa de herbáceas tanto aérea como subterránea y la disponibilidad de agua durante el verano es más alta que en sitios con mayor ocupación del suelo como el bosque nativo o los pastizales. La menor ocupación y la mayor disponibilidad de agua son factores que varían conjuntamente y en sentido inverso. En consecuencia, los sitios con alta ocupación presentan diferencias ambientales muy contrastantes con los escasamente ocupados. El bosque nativo presenta una alta biomasa de raíces arbóreas y una baja disponibilidad de agua durante la época de germinación. Estas dos características podrían representar condiciones suficientes para limitar el reclutamiento y el establecimiento de las plántulas.

HIPÓTESIS.

La ocupación del suelo por una alta biomasa de raíces dentro del bosque nativo representa una limitante para la instalación y desarrollo de las plántulas. La remoción aumenta la germinación y el crecimiento de las plántulas y disminuye la mortalidad.

La regeneración se ve afectada por la ocurrencia de períodos de déficit hídrico durante la época de germinación. El agregado de agua aumenta la germinación y el crecimiento de las plántulas y disminuye la mortalidad.

El aumento de la disponibilidad de luz puede estimular la regeneración sólo si disminuyen las restricciones debidas a la ocupación del sitio y el estrés hídrico.

OBJETIVOS.

Evaluar el efecto sobre el reclutamiento, el crecimiento y la mortalidad de plántulas en el interior del bosque nativo de:

La eliminación de la vegetación herbácea y raíces arbóreas.

El aumento en la disponibilidad de agua.

La incidencia de luz.

MATERIALES Y METODOS

Se llevó a cabo un experimento a campo para evaluar el efecto de la disponibilidad de agua, la ocupación del sitio y la incidencia de luz sobre el reclutamiento, la supervivencia y el crecimiento de plántulas en el bosque nativo. El mismo se llevó a cabo en un sector de bosque mixto de *C. tala* y *S. buxifolia* dentro de una clausura para evitar el pisoteo del ganado vacuno. Se utilizó un diseño factorial con tres variables de clasificación y dos niveles cada una dando como resultado un total de ocho tratamientos. En noviembre de 1995 se dispusieron a campo diez parcelas de 30 cm de diámetro por tratamiento con 20 semillas cada una. La disponibilidad de agua se reguló estableciendo parcelas con y sin riego. Este se aplicó una o dos veces por semana llegando a la saturación del suelo en cada aplicación (entre 1 y 1,5 l por parcela aproximadamente). Los tratamientos respecto de la ocupación del sitio consistieron en el establecimiento de un grupo de parcelas sobre el suelo del bosque sin ningún tipo de disturbio (parcelas sin remoción) y un segundo grupo de parcelas en las que se removieron los 20 cm superficiales del suelo eliminando la vegetación herbácea y las raíces arbóreas (parcelas con remoción). El control de la disponibilidad de luz se realizó estableciendo parcelas con distinta exposición: en el interior del bosque bajo un dosel continuo (parcelas internas) y bajo la copa de ejemplares aislados en un sector de bosque raleado (parcelas externas). El contraste entre ambos tratamientos fue muy marcado ya que las parcelas externas recibieron radiación directa lateralmente mientras que las internas sólo recibieron radiación difusa transmitida a través del dosel. Las diferencias de disponibilidad de luz se evaluaron mediante mediciones de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) realizadas en el mes de enero entre las 12 h y las 13 h. Las parcelas fueron revisadas en períodos que variaron entre dos y cuatro semanas hasta el mes de abril de 1996. Se registró la altura de las plántulas y el número de plántulas reclutadas y muertas en el período. Se analizó

el efecto de cada variable sobre la germinación, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas mediante análisis de la varianza de tres vías incluyendo las interacciones de primer orden (Steel y Torrie 1992).

Se evaluaron las diferencias del número de plantas por parcela entre fechas para todos los tratamientos mediante un diseño de medidas repetidas. El número de plantas por parcela refleja el balance entre el reclutamiento y la mortalidad. El reclutamiento se evaluó a través del número de plántulas registradas en cada parcela para todo el período de estudio. La mortalidad se calculó como la diferencia entre las plántulas reclutadas (N_r) y las muertas (N_m) sobre las reclutadas: $m\% = ((N_r - N_m) / N_r) * 100$ para todo el período.

Para la evaluación del crecimiento se analizaron las variaciones de los tamaños medios por parcelas utilizando un diseño de medidas repetidas. Este análisis permitió comparar las diferencias de los tamaños entre fechas para cada tratamiento. Luego se analizó el incremento del tamaño medio por parcela entre las fechas 8 de enero y la última fecha de medición para todos los tratamientos. La fecha de inicial se tomó a partir de la existencia de al menos dos plántulas por parcela en todos los tratamientos.

En todos los análisis las variables dependientes fueron transformadas mediante logaritmos naturales. La homogeneidad de las varianzas fue evaluada mediante la prueba de Barlett. Sólo en algunos casos no se verificó la homogeneidad a pesar de la transformación. Se decidió aplicar el análisis de varianza en todas las comparaciones previa comprobación de la falta de correlación significativa entre las medias por grupo y sus varianzas ($p > 0.6$ para todos los casos) debido a que su existencia puede incidir en la significancia de la prueba de F (Sokal y Rohlf 1982). Las comparaciones *a posteriori* se realizaron mediante la prueba de comparaciones múltiples de Tukey (Steel y Torrie 1992).

Se realizó un segundo ensayo para evaluar el efecto de la incidencia de luz sobre la regeneración y su interacción con la remoción. En septiembre de 1996 se crearon dos claros de 7 m de diámetro en un bosque con codominancia de *C. tala* y *S. buxifolia*. Se cortaron con motosierra todos los individuos arbóreos dentro de esa superficie y las ramas de los individuos cercanos cuya copa se proyectaba dentro del área del claro. En cada claro se establecieron 17 parcelas de 1 m de diámetro a las que se aplicó el tratamiento de remoción ya descrito. 7 parcelas se ubicaron en el área libre de cobertura arbórea, 5 en el borde del claro y 5 dentro del bosque a 1 m del borde del claro. En febrero de 1997 se contaron y se midió la altura de las plántulas en las parcelas removidas y en una parcelas apareadas a cada una de las mismas sobre el suelos sin remoción. Las plántulas se originaron de semillas del banco ya que no se realizó siembra. Se analizaron las diferencias en el número de plántulas por parcela y su altura media utilizando un análisis de varianza de dos vías para un diseño factorial en bloques. Los factores fueron la cobertura, con tres tratamientos, la remoción y los bloques bloques (dos claros).

RESULTADOS

Reclutamiento y mortalidad.

El número de plantas por parcela difirió significativamente entre fechas y se observó un efecto significativo de la remoción y el riego pero no de la exposición (Tabla V. 1). Las parcelas con remoción presentaron mayor número de plantas que las parcelas sin remoción en todas las fechas. El riego produjo un incremento de la germinación en las parcelas con remoción que en un breve período de tiempo superaron en número de plántulas, a las parcelas sin riego. Existió una interacción significativa entre el riego y la remoción debido a que en las parcelas sin remoción no se observó un incremento del número de plantas como respuesta al riego. Las interacciones Fechas x Remoción y Fechas x Riego reflejan el contraste en el incremento del número de plantas, entre las parcelas con remoción y riego y las que no recibieron esos tratamientos. En las parcelas con riego el número de plantas se incrementó rápidamente en respuesta al agregado de agua en momentos en que en las parcelas sin riego, el reclutamiento era prácticamente nulo. En las parcelas con remoción, la emergencia de plántulas se inició más tempranamente que en las parcelas sin remoción. Las primeras plántulas se observaron en el mes de noviembre en las parcelas externas con remoción.

Tabla V. 1. Análisis de la varianza para el número de plántulas por parcela en distintos tratamientos y para diferentes fechas. Debido al diseño de medidas repetidas los residuos para el factor Fechas y las interacciones donde interviene presentan un número de grados de libertad diferente del resto. G.L.: ^ggrados de libertad.

Fuente de variación	G.L.	Cuadrados medios	F	P
Fechas	11	32,01	15,41	0,0000 ✓
Remoción	1	857,53	60,82	0,0000 ✓
Riego	1	75,00	5,32	0,0243 ✓
Exposición	1	3,65	0,26	0,6126 ✓
Fechas x Remoción	11	23,39	11,26	0,0000 ✓
Fechas x Riego	11	31,06	14,95	0,0000 ✓
Fechas x Exposición	11	2,48	1,19	0,2840 ✓
Remoción x Riego	1	66,61	4,72	0,0334 ✓
Remoción x Exposición	1	10,13	0,72	0,3996 ✓
Riego x Insolación	1	10,89	0,77	0,3827 ✓
Residuos	72	14,10		
Residuos (Fechas)	729	2,44		

El número total de plántulas reclutadas durante todo el período fue significativamente mayor en las parcelas con remoción (Fig. V. 1). El efecto del riego no resultó significativo pero existió una interacción significativa con la exposición (Tabla V. 2). Esto se debe a que en las parcelas externas el riego aumentó significativamente el reclutamiento pero no tuvo efecto en las parcelas internas (Fig. V. 1). En estas parcelas el reclutamiento fue alto en los tratamientos con remoción independientemente del riego. Las parcelas sin remoción presentaron valores muy inferiores a los de las parcelas con suelo removido. El riego produjo un aumento del reclutamiento en estas parcelas aunque las diferencias no fueron significativas.

Tabla. V. 2. Análisis de la varianza para el reclutamiento. G.L.: grados de libertad.

Fuente de variación	G.L.	Cuadrados medios	F	P
Remoción	1	599,9	72,3	0,0000 ✓
Riego	1	10,9	1,3	0,2557 ✓
Exposición	1	14,0	1,7	0,1983 ✓
Remoción x Riego	1	0,9	0,1	0,7329 ✓
Remoción x Exposición	1	15,7	1,9	0,1727 ✓
Riego x Exposición	1	39,2	4,7	0,0334 ✓
Residuos	72	8,3		

En la mortalidad de las plántulas sólo se observó un efecto significativo del riego que redujo la mortalidad en las parcelas con y sin remoción tanto internas como externas (Tabla V. 3). El mayor valor de mortalidad se registró en las parcelas internas sin riego y sin remoción mientras que el menor se halló en las parcelas externas con riego y remoción (Fig. V. 2). Las tendencias encontradas respecto de la remoción y la exposición fue una disminución de la mortalidad en las parcelas con remoción y con mayor exposición.

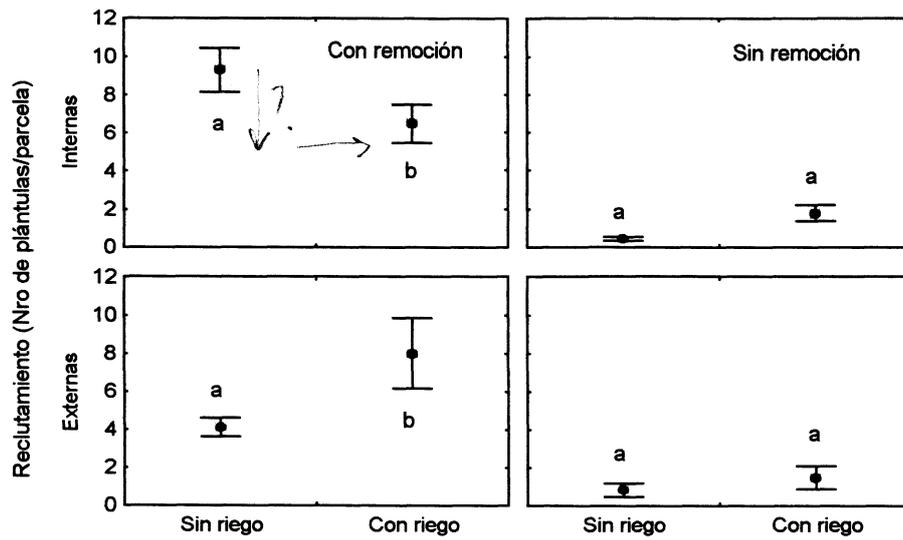


Fig. V. 1. Reclutamiento de plántulas por tratamiento para todo el período. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, Tukey $P < 0,05$).

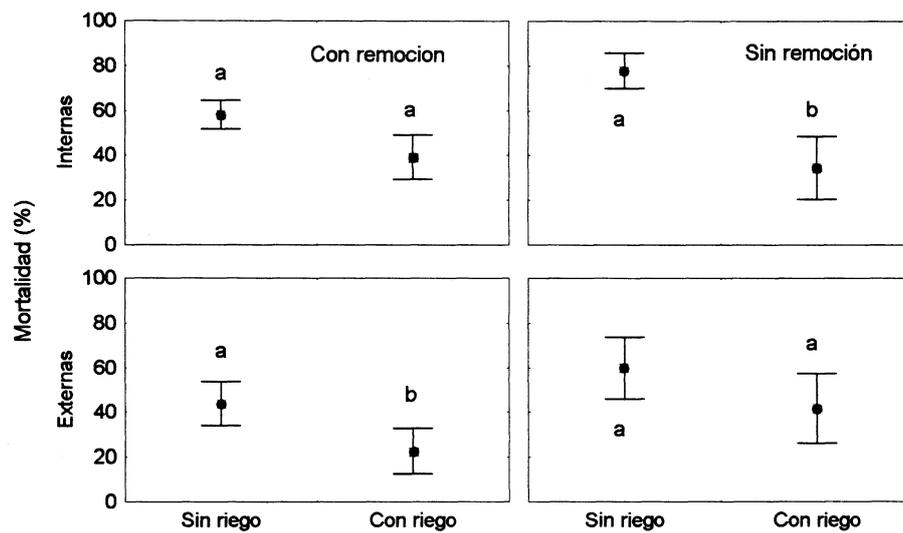


Fig. V. 3. Mortalidad de plántulas por tratamiento para todo el período. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, Tukey $P < 0,05$).

✓Tabla V. 3. Análisis de la varianza para la supervivencia de plántulas. G.L.: grados de libertad.

Fuente de variación	G.L.	Cuadrados medios	F	P
Remoción	1	39,7	11,83	0,0011✓
Riego	1	13,7	4,08	0,0486✓
Insolación	1	6,5	1,90	0,1684
Remoción x Riego	1	6,8	2,11	0,1582
Remoción x Exposición	1	13,9	4,15	0,0468✓
Riego x Exposición	1	0,3	0,10	0,7606
Residuos	72			

Tamaño y crecimiento.

Se observaron variaciones significativas del tamaño medio de las plántulas por parcela entre las diferentes fechas de observación (Tabla V. 4). Se observó un efecto significativo de la remoción y el riego sobre el tamaño medio. Este fue mayor en las parcelas con remoción y los mayores valores correspondieron a las parcelas con remoción y con riego. En las parcelas sin remoción no se observaron diferencias entre los trataminetos con riego y sin riego. Las interacciones Fechas x Remoción y Fechas x Insolación reflejan las diferencias en la evolución del tamaño a lo largo del período debidas a la remoción y al riego.

Tabla V. 4. Análisis de la varianza para el tamaño medio de las plántulas en distintos tratamientos y para diferentes fechas. Debido al diseño de medidas repetidas los residuos para el factor Fechas y las interacciones donde interviene presentan un número de grados de libertad diferente del resto.

Fuente de variación	G.L.	Cuadrados medios	F	P
Fechas	11	34,68	33,70	0,0000 ✓
Remoción	1	574,30	68,39	0,0000 ✓
Riego	1	62,54	7,44	0,0082 ✓
Exposición	1	16,59	1,97	0,1646
Fechas x Remoción	11	8,72	8,48	0,0000 ✓
Fechas x Riego	11	15,68	15,24	0,0000 ✓
Fechas x Exposición	11	0,72	0,69	0,7432
Remoción x Riego	1	1,69	0,20	0,6546
Remoción x Exposición	1	25,31	3,01	0,0873
Riego x Exposición	1	2,72	0,32	0,5712
Residuos	72	8,39		
Residuos (Fechas)	729	1,03		

El riego y la remoción tuvieron un efecto significativo sobre el crecimiento (Tabla V. 5). El incremento de tamaño observado en las parcelas con remoción y con riego contrastó fuertemente con el de los demás tratamientos. Hubo una interacción significativa entre ambas variables debido a que la respuesta al riego fue muy diferente entre parcelas con y sin remoción (Fig. V. 3). En las parcelas con remoción las diferencias de crecimiento debidas al riego fueron pronunciadas y significativas mientras que en las parcelas sin remoción no se observaron diferencias significativas. La exposición no presentó un efecto significativo sobre el crecimiento.

Tabla V. 5. Análisis de la varianza para crecimiento de las plántulas en distintos tratamientos. G.L.: grados de libertad.

Fuente de variación	G.L.	Cuadrados medios	F	P
Remoción	1	7,56	43,72	0,0000 ✓
Riego	1	4,75	27,46	0,0000 ✓
Exposición	1	0,07	0,42	0,5210
Remoción x Riego	1	7,49	43,29	0,0000 ✓
Remoción x Exposición	1	0,49	2,81	0,0989
Riego x Exposición	1	0,00	0,00	0,9481
Residuos	64	0,17		

En los claros se observó una relación entre la altura de las plántulas y la cobertura arbórea sólo en las parcelas con remoción. Las plantas ubicadas dentro del área libre de cobertura fueron más altas que las del borde del claro y aquellas ubicadas bajo el dosel (Fig. V. 4). En las parcelas sin remoción las plántulas presentaron menor altura y no hubo diferencias entre tipos de cobertura.

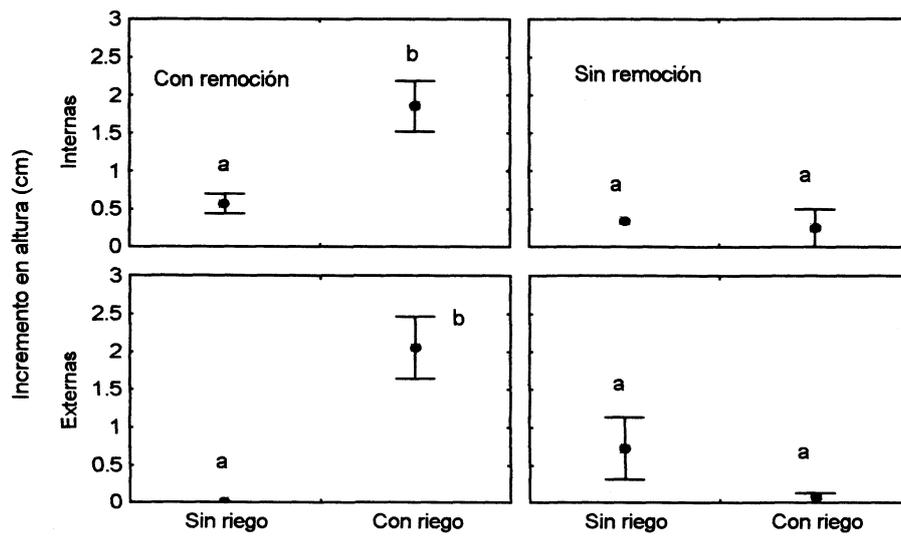


Fig. V. 3. Crecimiento medio por parcela para todo el período. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, Tukey $P < 0,05$).

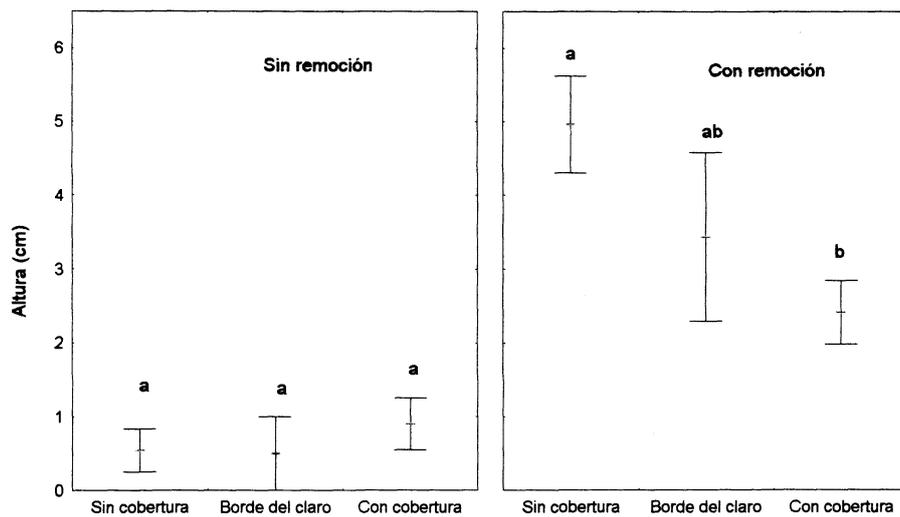


Fig. V. 4. Altura media (\pm error estándar) de las plántulas de *C. tala* en claros con y sin remoción del suelo. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, Tukey $P < 0,05$).

DISCUSION

La incidencia del riego y la remoción sobre el reclutamiento, la mortalidad y el crecimiento indican que dentro del bosque las limitaciones para el establecimiento de la regeneración se relacionan tanto con la ocupación del suelo como con el déficit hídrico que ocurre durante la época de germinación e instalación de las plántulas. La limitación que representa la ocupación del sitio queda demostrada por el efecto positivo de la remoción sobre el reclutamiento y el crecimiento. La eliminación de la vegetación herbácea y las raíces arbóreas representó una ventaja por sí sola y en combinación con el riego. La remoción fue suficiente para incrementar la germinación, el crecimiento y disminuir la mortalidad, además de potenciar la respuesta frente a una mayor disponibilidad de agua. Los efectos de la remoción sobre la probabilidad de regeneración, se relacionan con el aumento del espacio de exploración disponible para la obtención de agua y la reducción en la tasa de consumo debida a la eliminación de la vegetación preexistente. La débil respuesta al riego por parte de las plantas en las parcelas sin remoción podría indicar que el riego fue insuficiente para superar el efecto competitivo. Por otra parte la posibilidad de aprovechar el incremento de agua puede verse dificultado por el reducido espacio disponible para el desarrollo de las raíces. Debido a que el ensayo se desarrolló durante un período de fuerte sequía es posible que el incremento en la disponibilidad de agua para las parcelas regadas haya significado sólo un paliativo y no una eliminación del estrés hídrico. Esto es claro considerando que las parcelas representaron un volumen reducido rodeado de suelo muy permeable y por debajo del punto de marchitez permanente. Si además, el espacio es insuficiente y limita el desarrollo radicular, la escasés de agua se agudiza y la combinación de ambos factores podría explicar el efecto observado.

Las parcelas internas y externas respondieron de la misma manera frente a los efectos de la remoción y el riego. Estos tratamientos respondieron de manera diferente al riego para la variable reclutamiento. El incremento del reclutamiento observado en las parcelas externas regadas, respecto de las no regadas, indica que el aumento en la disponibilidad de agua favoreció la germinación. En las parcelas internas no existió esa diferencia ya que en las parcelas sin riego el reclutamiento fue alto. Las tendencias encontradas respecto de la luz muestran ventajas en las parcelas externas respecto de las internas cuando existe remoción y agregado de agua. En las parcelas externas regadas y con remoción se observó mayor reclutamiento y menor mortalidad que en las internas. Esas diferencias no fueron significativas, probablemente, debido a la gran deficiencia hídrica existente en el período en que fue realizado el ensayo y las limitaciones del riego ya mencionadas. Estas tendencias sugieren que cuando las limitaciones de la ocupación del sitio y la disponibilidad de agua se atenúan, la regeneración se vería estimulada por la disponibilidad de luz. La respuesta de las plántulas en el ensayo de claros coincide con esa idea ya que sólo en las parcelas removidas se observó un incremento en altura y número de plántulas en relación a la mayor disponibilidad de luz. Esta respuesta se observó sin agregado de agua indicando una diferencia con el ensayo anterior. Esto se debe a que en diciembre y enero de 1996-97 se registraron 200 mm de lluvia mientras que para el mismo período del año anterior la precipitación fue de 80 mm.

Capítulo VI

INTERACCIONES ENTRE *Celtis tala* y *Scutia buxifolia* Y VARIACIONES ESPACIALES DE LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE

INTRODUCCION

Existe una variación espacial muy definida de la composición de los bosques en sentido transversal a la costa del Río de la Plata (Goya et al. 1992, Ribichich 1996). *C. tala* presenta una clara dominancia en los cordones alejados del río, *S. buxifolia* domina los bosques de los cordones más cercanos y entre ambos extremos existen bosques codominantes. Esa distribución podría reflejar diferencias en los requerimientos ambientales de las especies que determinan su segregación a lo largo de un gradiente ambiental.

En el área estudiada, ambas especies podrían coexistir segregadas en los sitios ambientalmente más favorables para cada una de ellas dando lugar a un gradiente de composición estable. Las especies con diferentes requerimientos para la regeneración pueden coexistir debido a que no compiten por la ocupación de nuevos sitios (Grubb 1977, Aarsen 1983). Una alternativa a esa posibilidad es la existencia de relaciones interespecíficas que determinen cambios de la estructura a lo largo del tiempo. Estas relaciones pueden producir un reemplazo de especies (Connel y Slatyer 1977) o permitir la coexistencia mediante reemplazo recíproco (Wood 1979).

Connel y Slatyer (1977) describieron modelos de interacción entre especies que pueden determinar procesos endógenos de cambio en las comunidades forestales. Según dichos autores las especies pioneras pueden inhibir su propia regeneración y favorecer la instalación de otras especies (facilitación). Estos procesos se relacionan con el cambio en las condiciones ambientales como disminución de la radiación solar y aumento de la humedad del aire que resultan favorables para el desarrollo de algunas especies e inhibitorias para otras. La combinación de estos dos efectos resulta en una tendencia de cambio a lo largo del tiempo. Las especies cuya regeneración es facilitada por las pioneras se

mantienen bajo el dosel y tienden a reemplazarlas. Estas especies son más tolerantes que las pioneras (Withmore 1989) y pueden sobrevivir y crecer con baja disponibilidad de recursos.

Por otra parte existen relaciones interespecíficas que resultan en el mantenimiento de la codominancia de dos especies e implica que cada una de ellas tienda a regenerar bajo la otra. Este proceso fue descrito por Wood (1979) en bosques de *Fagus sp.* y *Acer sp.* en América del Norte.

Sobre la base de la información disponible podrían plantearse diferentes posibilidades de interacción entre *C. tala* y *S. buxifolia*. La colonización de sitios con baja ocupación por parte de *C. tala* y la inhibición de su propia regeneración, podrían ser interpretadas como características de especie pionera. Es posible que *S. buxifolia* colonice los bosques dominantes de *C. tala* que irían evolucionando hacia una codominancia y posiblemente a una dominancia de *S. buxifolia* por reemplazo. En ese caso, el gradiente composicional actual sería transitorio.

Por otra parte la distribución de los renovales de *C. tala* dentro del bosque nativo, presentó dos tendencias claramente definidas: la asociación con la cobertura de *S. buxifolia* y la ocurrencia en el borde de los cordones. Si bien los renovales presentaron baja densidad y crecimiento lento, es posible que la regeneración de *C. tala* bajo *S. buxifolia* resulte en un incremento de la densidad de *C. tala* en el borde de los cordones dominados por *S. buxifolia*.

En este capítulo se evalúa la incidencia de las tendencias encontradas en la regeneración de *C. tala*, y su interacción con *S. buxifolia*, sobre la estructura del bosque. Se analizan las variaciones espaciales de la estructura de los bosques a dos escalas diferentes: en cordones ubicados a diferentes distancias de la costa y en cada cordón en relación a la distancia al límite entre el bosque y el pastizal.

HIPÓTESIS.

La segregación de *C. tala* y *S. buxifolia* respecto de un gradiente ambiental determina la existencia de un gradiente composicional estable.

Existe una tendencia al reemplazo recíproco de las especies. *S. buxifolia* coloniza los bosques dominados por *C. tala* y la regeneración de *C. tala* bajo *S. buxifolia* conduce a un aumento de la codominancia ^{en} el borde de los cordones más cercanos a la costa. †

Los bosques dominados por *C. tala* son colonizados por *S. buxifolia* existiendo una tendencia al reemplazo. La codominancia constituye un estadio transitorio.

OBJETIVOS.

Caracterizar estructuralmente sectores de bosque con diferentes grados de dominancia de *C. tala* y *S. buxifolia*, en un gradiente de distancia al río.

Analizar la tendencia de distribución de la regeneración de *C. tala* y *S. buxifolia* en relación a la dominancia de las especies.

Analizar las variaciones estructurales del bosque en relación a la distancia al pastizal, en sentido transversal a los cordones, para detectar el efecto de la regeneración de *C. tala* en los bordes.

MATERIALES Y MÉTODOS

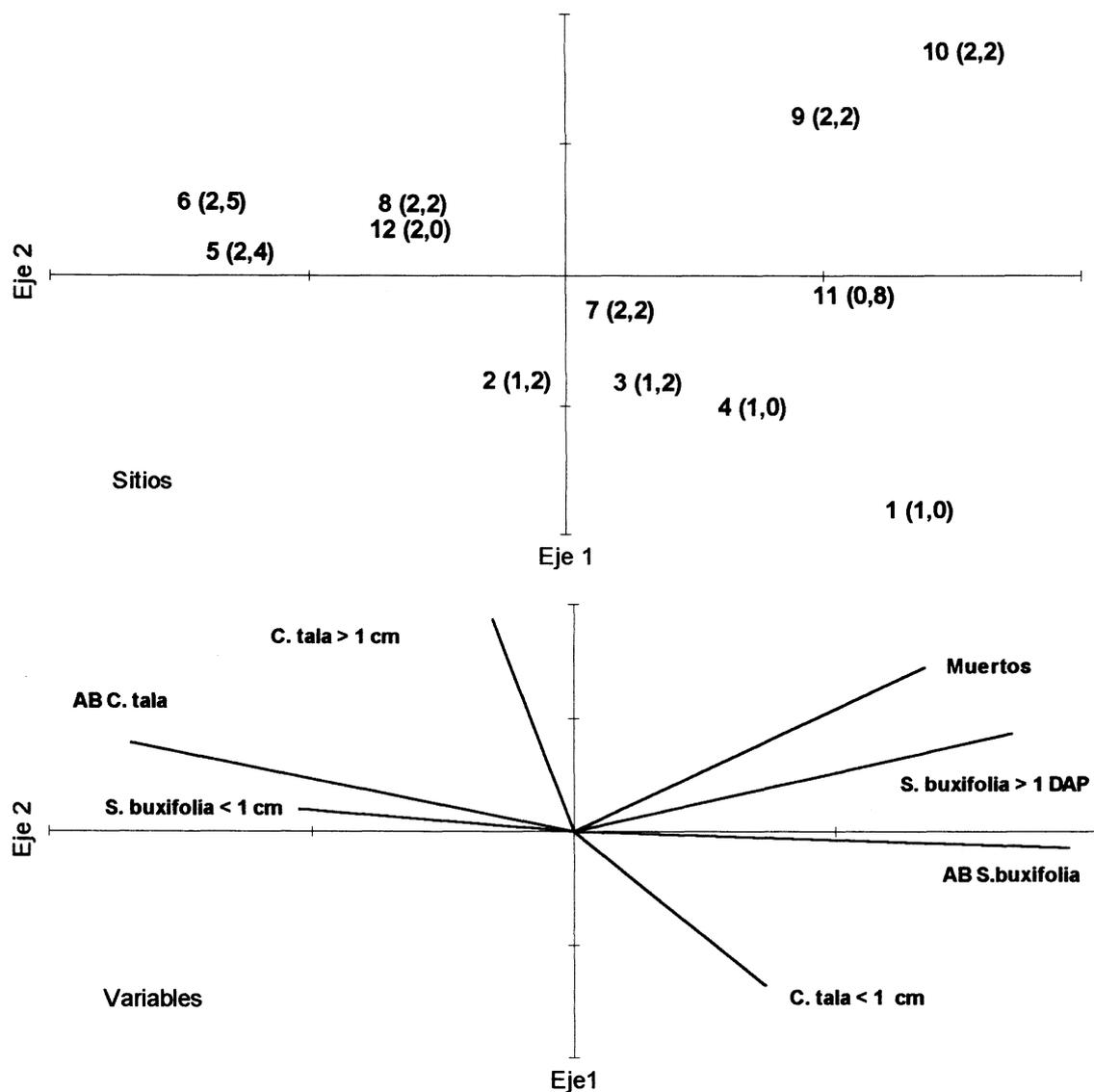
Se realizó un muestreo de la estructura del bosque en 12 sitios a diferentes distancias de la costa (entre 800 m y 2600 m), con distintos grados de dominancia de *C. tala*. Se utilizó una parcela de 10 x 30 m en cada sitio. Cada parcela fue ubicada con el lado mayor paralelo al borde de los cordones abarcando desde el límite entre el bosque y el pastizal hasta el interior del cordón. Se registró la especie, coordenadas respecto de la parcela, altura de todos los individuos mayores de 10 cm de altura de *C. tala* y *S. buxifolia*. Se midió el diámetro del tallo a 1,30 m de altura (DAP) de todos los individuos cuyo fuste alcanzó dicha altura. A partir de estos datos se calculó la densidad (ind/ha) de los individuos menores de 1 cm de DAP y la densidad y área basal (m²/ha) de los individuos mayores de 1 cm de DAP. Se realizó un Análisis de Componentes Principales (Digby y Kempton 1987, ter Brak 1987) para determinar la contribución de las variables estructurales más importantes en la diferenciación de los sitios. Utilizando las mismas variables que para el Análisis de Componentes Principales se realizó un análisis de clasificación a partir de una matriz de Distancia Euclidiana y utilizando el método aglomerativo de Ward (Digby y Kempton 1987). Mediante esta técnica se obtuvo una representación de las relaciones de similitud entre sitios en un diagrama jerárquico.

Se evaluó la existencia de variaciones estructurales en sentido transversal a los cordones. Se calcularon correlaciones por rangos de Spearman (Siegel 1956) entre la densidad de *C. tala* y *S. buxifolia* y la distancia al pastizal. Estos análisis se realizaron por separado para individuos mayores y menores de 1 cm de DAP con la finalidad de detectar tendencias espaciales en la regeneración. Las relaciones entre la densidad y la distancia al pastizal se realizaron por separado para bosques con dominancia de una u otra especie y bosques con codominancia.

RESULTADOS

El primer eje del ordenamiento diferenció claramente sitios con distinta especie dominante (*C. tala* o *S. buxifolia*) y explicó junto con el segundo eje, el 70 % de la varianza. Los sitios con mayor densidad y área basal de *C. tala* se ubicaron en el extremo negativo, y de *S. buxifolia* en el extremo positivo (Fig. VI. 1). Los sitios con diferentes grados de codominancia se distribuyeron en posiciones intermedias. Las variables más relacionadas con el primer eje fueron la densidad y área basal de *S. buxifolia* y el área basal de *C. tala*. Al segundo eje se asociaron la densidad de *C. tala* y de individuos muertos.

El método de clasificación diferenció tres grupos que correspondieron a los sitios con dominancia de *C. tala* (Grupo 1), con codominancia (Grupo 2) y con dominancia de *S. buxifolia* (Grupo 3) (Fig. VI. 2). En el grupo 1 se encontraron los sitios más alejados del río, en el grupo 2 los que presentaron posiciones intermedias y en el grupo 3 hubo sitios de ambos extremos del gradiente. Los sitios 9 y 10 se desvían de la relación entre la dominancia de una u otra especie y la distancia al río. Esos sitios son diferenciados por el segundo eje de ordenamiento en relación a la densidad de individuos muertos (Fig. VI. 1).



/Fig. VI 1 Distribución de los sitios y variables en los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales. AB: área basal de *C. tala* y *S. buxifolia*, > 1: densidad de los individuos mayores de 1 cm de DAP, < 1: densidad de los individuos menores de 1 cm de DAP, Muertos: individuos muertos de ambas especies. Entre paréntesis se indica la distancia de cada sitio a la costa de río en km.

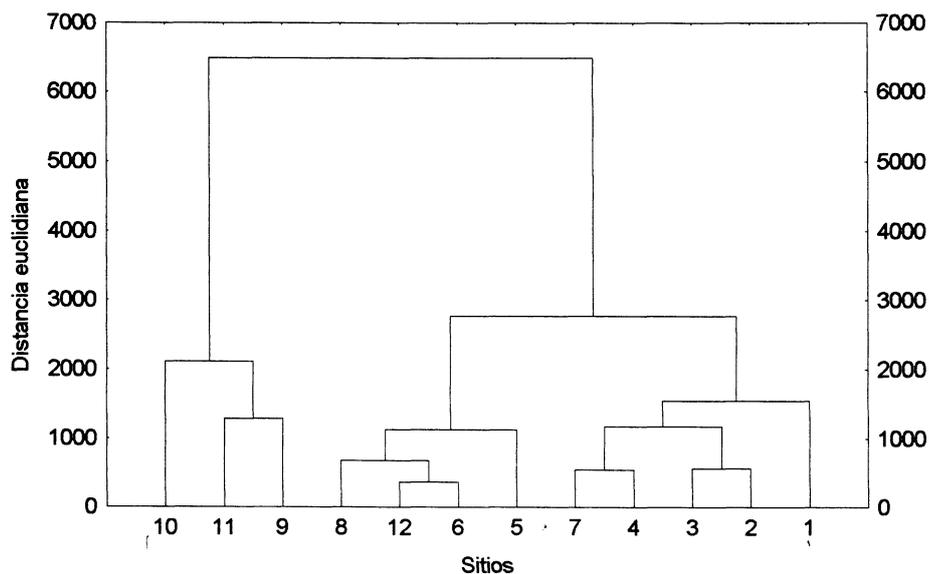


Fig. IV. 2. Diagrama de agrupamiento de los sitios a partir de una matriz de distancia Euclidiana construida con las mismas variables que el Análisis de Componentes Principales. Se utilizó el método aglomerativo de Ward.

Se observaron diferencias importantes en las distribuciones diamétricas por especie entre los distintos sitios (Fig. IV. 3). Los sitios con dominancia de *C. tala* presentaron las mayores densidades de individuos de *C. tala* mayores de 20 cm de DAP. En esos sitios, *S. buxifolia* presentó una estructura inmadura con una alta proporción de individuos menores de 10 cm de DAP. Los sitios codominantes presentaron distribuciones semejantes de ambas especies en las que la mayor parte de los individuos se concentraron entre 5 y 20 cm de DAP. En los sitios dominados por *S. buxifolia*, la mayor parte de los individuos de *C. tala* fueron menores de 10 cm de DAP.

La distribución del área basal de ambas especies varió marcadamente entre sitios reflejando claramente las diferencias de dominancia entre los grupos de sitios (Fig. IV. 4).

Los sitios con mayor densidad de individuos de *C. tala* menores de 1 cm de DAP fueron codomiantes o con dominancia de *S. buxifolia* ubicados en las cercanías de la costa. La densidad de individuos de *S. buxifolia* menores de 1 cm de DAP presentó una tendencia inversa encontrándose asociada positivamente con el área basal de *C. tala*. Los sitios con mayor densidad de individuos menores de *S. buxifolia* fueron aquellos con dominancia de *C.tala* en situaciones alejadas del río (Fig. VI. 1).

Los sitios 9 y 10 presentaron alta densidad de individuos de *C. tala* menores de 10 cm de diámetro y alta densidad de individuos muertos de los que el 70 % fueron de *C. tala*. Ambas variables aumentan hacia el extremo positivo del 2° eje del ordenamiento que diferencia los sitios con alta dominancia de *S. buxifolia* alejados del río.

La densidad de individuos menores de 1 cm de DAP correlacionó negativamente con la distancia al pastizal en *C. tala* (correlación por rangos de Kendall: -0,91, $P < 0,001$) pero no se halló ninguna relación para los individuos mayores de 1 cm de DAP para ninguna de las especies en ninguno de los grupos de sitios.

El número de troncos por individuo en *C. tala* varió entre 1,17 (sitio 1) y 4,38 (sitio 10). Los valores más altos se observaron tanto en las estructuras inmaduras (sitios 9 y 10) como en las más maduras (sitios 5, 6 y 12).

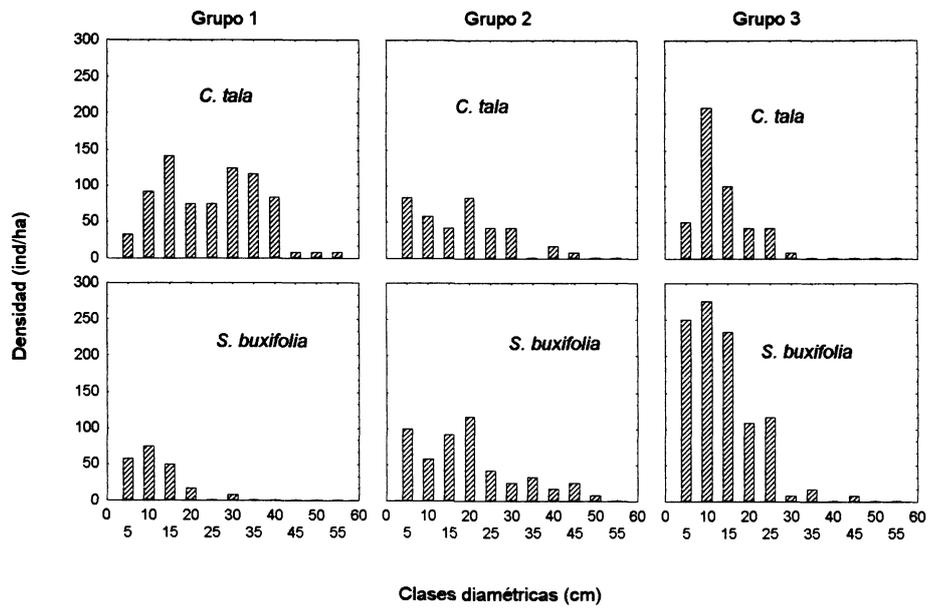


Fig. VI. 3. Distribución de la densidad de individuos mayores de 1 cm de DAP de *C. tala* y *S. buxifolia* por clases diamétricas en cada grupo de sitios.

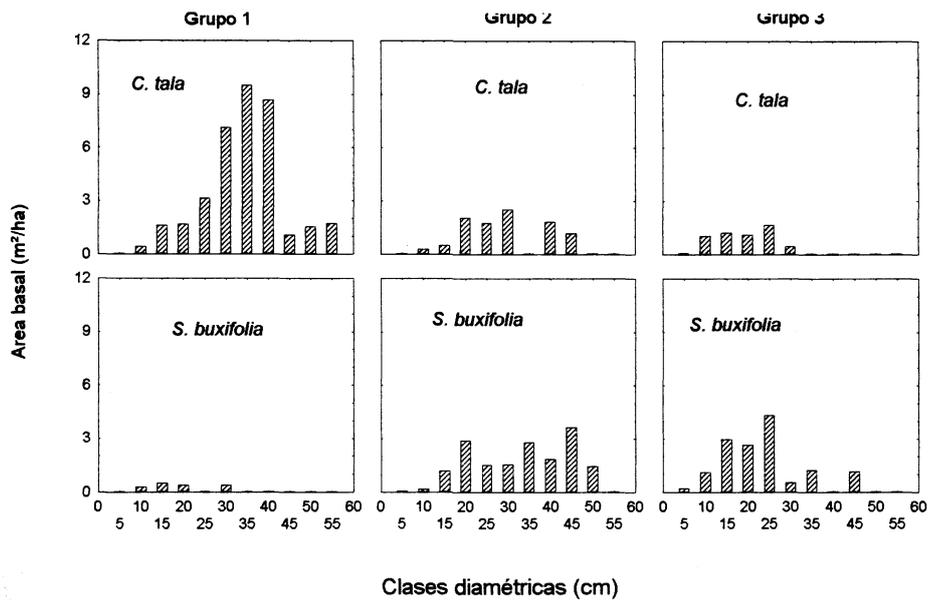


Fig. VI. 4. Distribución del área basal por de *C. tala* y *S. buxifolia* por clases diamétricas en cada grupo de sitios.

DISCUSIÓN

Existe una clara diferenciación de la abundancia de ambas especies a lo largo del gradiente de distancia a la costa. Las estructuras con mayor área basal de *S. buxifolia* y con mayor proporción de individuos mayores de 10 cm de DAP se encontraron en los cordones más cercanos a la costa y las estructuras más maduras de *C. tala* se encontraron en cordones más alejados de la costa.

El relevamiento topográfico muestra que los cordones más cercanos al río son más bajos por lo que la napa freática se encuentra unos 80 cm más próxima a la superficie. La mayor superficialidad de la napa en las cercanías de la costa podría constituir una limitante para *C. tala* pero no para *S. buxifolia*. Existen trabajos que indican diferencias en la distribución de estas especies ~~se diferencian en su distribución~~ respecto de un gradiente topográfico en bosques ribereños de la Isla Martín García y del río Uruguay (Arturi y Juárez en prep.). *C. tala* ocupa las situaciones más altas, con menor probabilidad de inundación. *S. buxifolia* se encuentra a lo largo de todo el gradiente pero es más abundante en sitios más bajos, con mayor frecuencia de inundación y está presente en otros bosques inundables de la ribera platense como la selva ribereña de la localidad de Punta Lara (Dascanio y Ricci 1988, Dascanio et al. 1994).

La regeneración de *C. tala* y *S. buxifolia* presentan tendencias opuestas a lo largo del gradiente de dominancia. Los renovales de *C. tala* se encuentran claramente asociados a los bosques codominantes o con dominancia de *S. buxifolia* en el borde de los cordones. *S. buxifolia* regenera principalmente en bosques con dominancia de *C. tala*, alejados de la costa, tanto en el borde como en el interior de los cordones. Sin embargo, la regeneración de *C. tala* no resulta en un aumento de su densidad en los bordes de los cordones cercanos a la costa. La densidad de individuos mayores de 1 cm de DAP no varía en relación con la

distancia al borde del bosque indicando que no existen tendencias de cambio de la estructura por la incorporación de nuevos individuos.

La regeneración de *S. buxifolia* en sitios con dominancia de *C. tala* refleja una marcada diferencia respecto de *C. tala* indicando una mayor tolerancia a las situaciones de baja disponibilidad de recursos (alta cobertura del dosel y alta biomasa subterránea). La falta de regeneración de *C. tala* en los bosques dominados por la propia especie y la regeneración de *S. buxifolia* en esos sitios podrían indicar la existencia de una tendencia de cambio hacia la dominancia de *S. buxifolia*. Smith y Goodman (1983) estudiaron las relaciones entre dos especies arbóreas en la sabana africana. En ese trabajo se encontró que la especie pionera inhibe su regeneración por limitaciones en la disponibilidad luz y recursos subterráneos mientras que en esas condiciones la especie más tolerante puede establecerse y crecer tendiendo al reemplazo.

El aumento de la abundancia de *S. buxifolia* estaría vinculado a la extracción de madera de *C. tala*. La eliminación de los ejemplares de *C. tala* mayores de 10 cm de DAP permitiría el desarrollo de los individuos más pequeños de *S. buxifolia*. Ese proceso puede observarse en los sitios que se apartaron claramente de la tendencia encontrada en función de la distancia a la costa. Esos sitios (9 y 10), con dominancia de *S. buxifolia* alejados del río, presentan una alta densidad de troncos de *C. tala* menores de 10 cm de DAP y alta proporción de troncos muertos. Estas estructuras podrían encontrarse en desarrollo después de una intervención. Los individuos de *C. tala* cortados habrían originado troncos nuevos por rebrote y la competencia estaría produciendo una concentración de la mortalidad en los individuos de menor diámetro (auto-raleo). En esos sitios se observan frecuentemente troncos cortados pero estas evidencias no son tan claras en sitios con intervenciones más antiguas.

La coexistencia en el área estaría favorecida por la existencia de un gradiente en función del cual se encuentran segregados los máximos de abundancia de cada especie. Las características de especie tolerante de *S. buxifolia* le permitirían colonizar los bosques dominados por *C. tala*, pero su establecimiento como especie dominante o codominante, sólo sería posible por la existencia de factores que reduzcan la capacidad competitiva de *C. tala*. La extracción de madera y el posible efecto limitante de la napa superficial actuarían reduciendo la dominancia de *C. tala* y favoreciendo la de *S. buxifolia*.

En todas las estructuras *C. tala* presenta varios troncos por individuo. Esta característica se observa tanto en las estructuras más maduras como en las más inmaduras. En los sitios sin signos de intervención se observa que la caída de troncos por causas naturales, produce el rebrote desde la base originando individuos similares a aquellos que fueron cortados. Esta capacidad de propagación vegetativa constituiría el mecanismo de persistencia más eficaz de la especie dada la baja incorporación de individuos nuevos por reproducción sexual. El resultado de este proceso puede ser interpretado en términos del "storage effect" (Warner y Cheeson 1985). Según esos autores, cuando el éxito reproductivo es bajo, la persistencia de los individuos reproductivos asegura la existencia de semillas disponibles en el momento en que, eventualmente, ocurran condiciones favorables para la germinación y el establecimiento de nuevos individuos.

Capítulo VII

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Limitantes de la regeneración de *C. tala*

Los diferentes factores que influyen en la regeneración de *C. tala* están interrelacionados y presentan relaciones jerárquicas. El déficit hídrico sería la causa principal de mortalidad de las plántulas y el rápido desarrollo de las mismas puede constituir la vía de escape a ese factor. El desarrollo radicular permite a las plantas explorar un mayor volumen de suelo. El mayor volumen explorado implica mayor cantidad de agua potencialmente disponible independientemente de la forma en que se distribuya la humedad del suelo. Durante la estación de crecimiento alternan períodos de déficit hídrico con otros de disponibilidad de agua. Las plantas que presenten mayor crecimiento, cuando existe agua disponible, estarán en mejores condiciones para tolerar los momentos de sequía. En ese contexto, los factores que reducen el crecimiento de las plántulas estarían aumentando la mortalidad. En los suelos ocupados por raíces de ejemplares adultos o pastizales, el crecimiento de las plántulas se ve limitado por la escasa disponibilidad de agua y probablemente por la falta de espacio para el desarrollo de las raíces. El contraste ambiental entre sitios con alta o baja ocupación se debe a la ocurrencia conjunta de condiciones adversas en unos y favorables en los otros. En los sitios ocupados hay una mayor probabilidad de ocurrencia de déficit y las plántulas están en malas condiciones para tolerarlos. En los sitios menos ocupados la ocurrencia de déficit es menos frecuente y las plántulas están en mejores condiciones para tolerarlos.

El conjunto de factores que inciden en la regeneración y sus interacciones se presentan en un modelo gráfico (Fig. 1). Los pastizales y el bosque nativo representan los sitios con mayores limitaciones para la regeneración por la alta ocupación del suelo. En el bosque también existen limitaciones de disponibilidad de luz. Sin embargo, el aumento de la radiación aumenta la transpiración disminuyendo la supervivencia de las plántulas en sitios con alta ocupación y baja disponibilidad hídrica como los claros en el

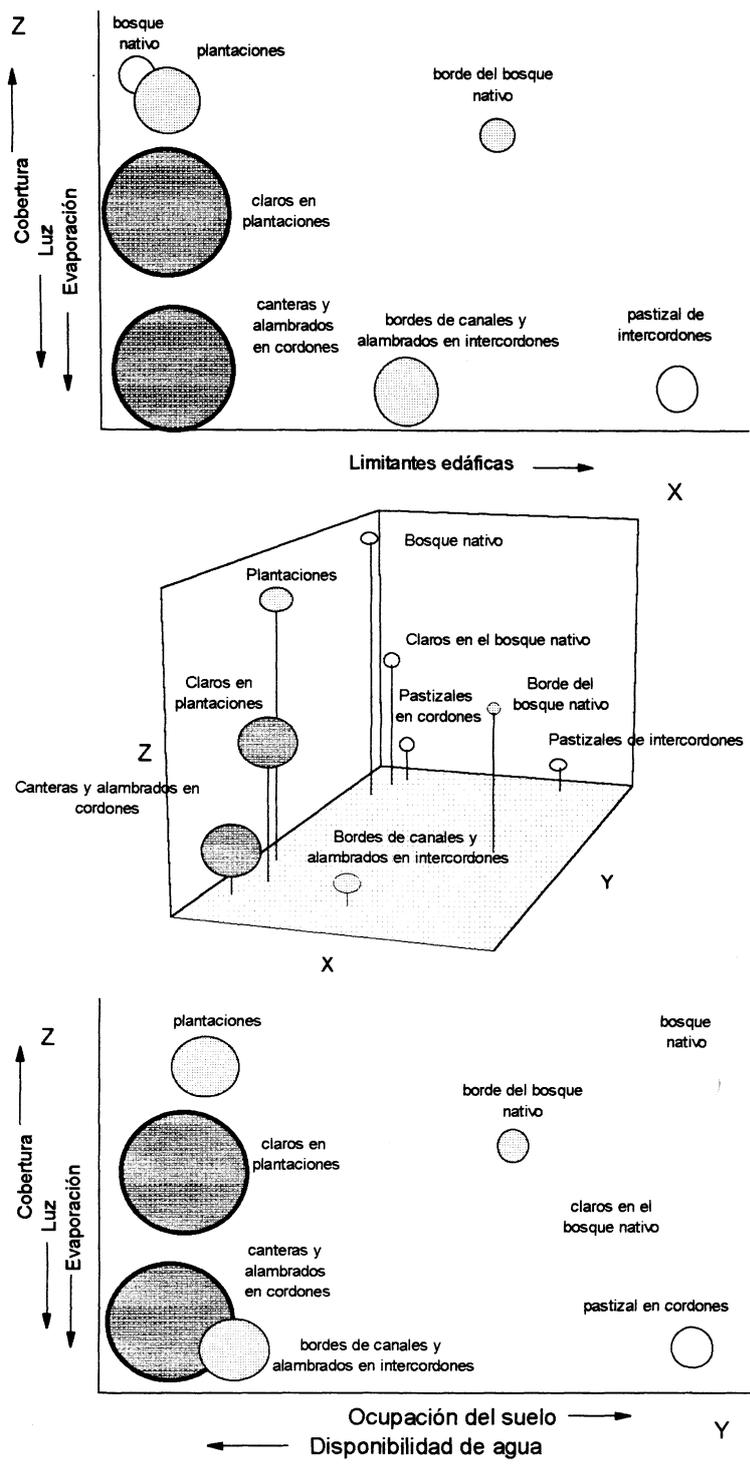


Fig. VII. 1. Modelo conceptual de la interacción de los factores limitantes de la regeneración de *C. tala*. Los gráficos superior e inferior muestran proyecciones del gráfico central sobre dos ejes. ○ : sin regeneración, ◐ : regeneración escasa, ◑ : regeneración abundante.

bosque nativo y los pastizales. En las plantaciones, donde existe una menor biomasa de raíces y mayor disponibilidad de agua, la regeneración es claramente estimulada por el aumento en la disponibilidad de luz. De esta manera la ocupación del suelo, y la consiguiente escasez de agua, constituyen las principales limitantes y la respuesta a la luz queda subordinada a esos factores. La regeneración sólo puede ser estimulada por el aumento en la disponibilidad de luz en sitios con baja ocupación del suelo. Por otra parte, la regeneración observada en montículos bajo alambrados y en bordes de canales muestra que la remoción del suelo, y la reducción de la vegetación preexistente, hacen posible el establecimiento de *C. tala* en áreas de pastizal.

Las características edáficas de los intercordones determinan la existencia de un límite neto entre el bosque y el pastizal. La textura arcillosa de los intercordones hace que los períodos de déficit sean muy marcados debido al alto potencial de retención del agua y, además, se produce anegamiento en períodos de altas precipitaciones. Esta alternancia produce expansión y contracción de las arcillas originando los cutanes de tensión que aparecen en esos suelos. Ambas situaciones son adversas para el crecimiento y la supervivencia de las plántulas. El anegamiento produce mortalidad de raíces por anoxia que sobreviene rápidamente en los suelos finos debido a la escasa aireación. De esa manera el exceso de agua puede producir la mortalidad de las plántulas o reducir su capacidad para resistir los períodos secos. Estas características limitan el desarrollo de los renovales de *C. tala* en el borde de los cordones. En el pastizal del intercordón, además de las limitantes edáficas, existe una alta cobertura de gramíneas que reduce aún más las probabilidades de instalación. El disturbio producido por las actividades humanas en los intercordones modifica fuertemente las condiciones ambientales. Los montículos de suelo removido bajo alambrados y en bordes de canales, permiten evitar el anegamiento, presentan mayor aireación, mayor permeabilidad y menor ocupación por pastos que el suelo sin disturbio. Todas esas características hacen posible el establecimiento de *C. tala* en los intercordones aunque su desarrollo posterior se ve limitado por el volumen disponible de suelo removido.

Las interacciones descritas determinan una baja renovación por reproducción sexual dentro del bosque y una importante regeneración en sitios disturbados. La baja renovación del bosque por reproducción sexual y la alta capacidad de rebrote de cepa, indican que su persistencia depende de la supervivencia de los ejemplares adultos. La supervivencia de los individuos reproductivos permitiría disponer de semillas que podrían tener éxito si la heterogeneidad espacial y temporal determinan la existencia de un sitio favorable en un momento determinado.

Cuando las actividades humanas determinan modificaciones importantes de las condiciones ambientales, la regeneración de *C. tala* provoca cambios apreciables en la estructura del paisaje. Este comportamiento refleja un carácter de especie colonizadora de sitios disturbados cuya regeneración cesa por el desarrollo ulterior del pastizal o del bosque.

En el bosque nativo no existen tendencias de cambio de la estructura por la incorporación de nuevos individuos de *C. tala*. Esa estabilidad se observa aún en los bordes del bosque donde la densidad de renovales es mayor. De esta manera, la ocurrencia de los renovales bajo la cobertura de *S. buxifolia* representa un mecanismo de interacción entre especies sin consecuencias apreciables para la estructura de la comunidad. El gradiente de composición asociado a la distancia al río, y determinado por la profundidad del nivel freático, no se modificaría por la regeneración de *C. tala* en los bosques más cercanos a la costa. *S. buxifolia* regenera en los bosques alejados del río, dominados por *C. tala*. Esto refleja grandes diferencias entre ambas especies. *S. buxifolia* puede establecerse y crecer en los bosques de *C. tala* donde la ocupación del suelo y la cobertura inhiben la regeneración de esta última. Este proceso posibilita un cambio de dominancia en sitios donde se extrajo madera de *C. tala*. *S. buxifolia* podría adquirir mayor importancia en la estructura del bosque cuando el desarrollo de *C. tala* se ve afectado por la cercanía del nivel freático, en los cordones cercanos al río y por la extracción de madera.

Manejo y conservación de los talares

En el partido de Magdalena se encuentran los talares mejor conservados de la Provincia de Buenos Aires. Las principales actividades económicas del área son la cría de ganado vacuno, y la extracción de materiales calcáreos del subsuelo. Los talares son utilizados como fuente de madera para leña y como bosques de refugio para el ganado. La actividad ganadera podría ser integrada con el aprovechamiento de los bosques a través del manejo de sistemas silvopastoriles.

El manejo de los bosques como fuente de madera está basado en la capacidad de rebrote de cepa de *C. tala*. La sustentabilidad de dicho manejo requeriría de la renovación de los individuos debido a que la capacidad de rebrote puede disminuir en individuos seniles. Los resultados de este trabajo indican que el reclutamiento de nuevos individuos puede producirse mediante la reducción de la cobertura del dosel y la remoción del suelo. Sería posible aplicar esa técnica al manejo de los bosques mediante la apertura de claros en combinación con labores del suelo. Esas técnicas requieren una adaptación a problemas prácticos de manera que resulten de fácil aplicación. En tal sentido podría sugerirse la eliminación de individuos en fajas a lo largo de los cordones, para facilitar las labores de remoción del suelo. Es posible que el ancho de las fajas sea una variable importante para optimizar la aplicación de ese tratamiento. En fajas muy anchas podría desarrollarse una cobertura herbácea que interfiera con la regeneración. La remoción del suelo también podría ser utilizada para facilitar la regeneración en torno a individuos aislados en cordones desmontados. En este caso la interferencia de la cobertura herbácea no podría ser controlada por la cobertura arbórea y la regeneración podría ser menos exitosa que en las fajas. Algunos individuos aislados de *Eucalyptus sp.* presentan una abundante regeneración de *C. tala* a su alrededor. La cobertura de esa especie podría controlar el desarrollo de las gramíneas pero debería encontrarse la manera de que esa técnica, o alguna variante, resulte aplicable para la restauración.

Las canteras de extracción de calcáreo constituyen la actividad más conflictiva para una administración tendiente al uso sustentable de los recursos del área. La explotación de esos materiales requiere de la eliminación del bosque. La regeneración observada en esos sitios estuvo restringida a la periferia sobre los cúmulos de material superficial. La excavación queda con un desnivel de aproximadamente 5 m respecto de la superficie con un fondo de materiales calcáreos consolidados donde se produce acumulación de agua. Estos cambios representan una modificación irreversible que impide la restauración del bosque. El desarrollo de la explotación del subsuelo debería ser limitado tendiendo a su reemplazo por otras actividades económicas. Por otra parte, dado que *C. tala* regenera en la periferia de las canteras, deberían adecuarse las actividades para facilitar la restauración del bosque alrededor ^{de} los sitios abandonados. Para ello habría que tener en cuenta la forma en que se dispone el material residual y la permanencia de ejemplares adultos en las ceranías como fuente de semillas.

Los talaes y la vegetación Pampeana

Parodi (1940) indicó que el estudio de la regeneración de *C. tala* en la provincia de Buenos Aires podría contribuir a la comprensión de la escasez de árboles en la pampa. Los resultados obtenidos en este trabajo podrían ser interpretados en esos términos intentando asumir esa responsabilidad histórica. Diversos autores atribuyeron la ausencia de bosques naturales en la llanura pampeana a las características edáficas, la ocurrencia de déficit hídrico y la competencia con las gramíneas por el agua (Parodi 1939, 1940, 1942, Vervoorst 1967, Burgos 1968, Walter 1969, Facelli y León 1986). La importancia del suelo es evidente ya que los bosques de esa región se desarrollan sobre sitios con características edáficas diferentes de los suelos zonales pero bajo el mismo clima que los pastizales. Los suelos de los bosques son típicamente más sueltos y permeables y esas características permiten un mayor crecimiento del sistema radicular facilitando la instalación de las plántulas y el desarrollo del bosque (Parodi 1939, 1940, Vervoorst 1967, Facelli y León 1986). Esas afirmaciones coinciden con los resultados de este trabajo respecto de la remoción del suelo. El alto contraste de las características físicas de los cordones conchiles y los intercordones permite apreciar, en un caso extremo, el efecto del suelo sobre la vegetación bajo un mismo clima. En los intercordones ocurren períodos secos severos y anegamiento en momentos de altas precipitaciones. De esa manera el exceso de agua puede producir la mortalidad de las plántulas o reducir su capacidad para resistir los períodos secos. Por el contrario, en los suelos más permeables, los años con exceso hídrico podrían favorecer el crecimiento y la supervivencia. Los períodos húmedos podrían representar una época favorable en suelos permeables y desfavorable en suelos anegadizos.

Una gran proporción de la Pampa Deprimida se ve afectada por la acumulación de agua en superficie durante períodos húmedos que alternan con otros de sequía (Sala 1975, Barbagallo 1983). Esta alternancia limitaría la instalación y el desarrollo de las especies arbóreas como ocurre en los

intercordones. En algunos momentos intermedios entre los períodos húmedos y secos podrían existir condiciones apropiadas para la instalación de especies arbóreas en algunos sitios de la región. Tales sitios deberían ser colonizados desde las localidades de bosque estable. Si la colonización se produce, puede ocurrir que los renovales perezcan con el retorno de las condiciones desfavorables dependiendo de las características del sitio alcanzado. Esto introduce a los mecanismos de dispersión como una variable importante si se trata de colonizar sitios escasos, esparcidos en una amplia región, donde existen condiciones adversas recurrentes. Probablemente, la dispersión por aves de *C. tala* constituya una de las características que le permitió colonizar los sitios favorables aislados en la Pampa Deprimida. En ese sentido, también resulta llamativo que todas las especies arbóreas de los talaes presentan dispersión ornitócora.

CONCLUSIONES

C. tala coloniza sitios disturbados en los que los recursos (agua y luz) no están capitalizados por otras especies vegetales.

En los sitios con alta ocupación del suelo, las plántulas presentan un bajo crecimiento y son susceptibles al déficit hídrico estival que constituye el principal factor de mortalidad.

La alta ocupación del suelo limita la regeneración dentro del bosque nativo y en los pastizales. El aumento de la disponibilidad de luz en los claros no puede estimular la regeneración mientras persistan las limitantes debidas a la ocupación del suelo.

En sitios bajos, los suelos arcillosos presentan períodos marcados de déficit hídrico y anegamiento afectando la supervivencia y el crecimiento de los renovales. En estos sitios, los individuos aparecen asociados a montículos de suelo removido por actividades humanas.

La reducción de la cobertura del dosel y la remoción del suelo pueden ser aplicadas para el manejo de la regeneración en el bosque nativo y para la restauración de áreas desmontadas.

BIBLIOGRAFÍA

Áarsen, L.W. 1983. Ecological combining ability and competitive in plants: toward a general evolutive theory of coexistence in systems of competition. *Am. Nat.* 122: 707-731.

Árturi, M.F., M.D. Barrera y A.D. Brown. 1997. Caída y masa de hojarasca en los bosques xéricos del NE de Buenos Aires, Argentina. *Rev. Fac. Agronomía, La Plata* 101: 151-158.

Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical trees species. Interactions of dispersal distances. Light-Gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712

Barbagallo, J.C. 1983. Las áreas anegables de la Pampa Deprimida. En Fuschini Mejía, M.C. (Ed.) *Hidrología de las grandes llanuras. Actas del coloquio de Olavarría.* UNESCO, Argentina.

Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371.

Beatty, S. W. 1984. Influence of microtopogrfy and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1406-1419

Belsky, A.J. 1994. Influence of trees on savanna productivity: test of shade nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.

Borchert, M. I., F. W. Davis Michaelis y L. D. Oyler. 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of Blue Oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* 70: 389-404.

Bray, J.R. 1956. Gap phase replacement in a maple-basswood forest. *Ecology* 37:598-600.

Brokaw, N.B.L. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. En Pickett, S.T.A. y P.S. White (Eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, pp. 53-69.

Burgos, J.J. 1968. El clima de la Provincia de Buenos Aires. En A.L. Cabrera A.L. (Ed.) *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del INTA, Buenos Aires. pp. 33-101.

Burkart, S.E., R.J.C. Leon, y C.P. Movia. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la depresión del Salado (Prov. de Bs. As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* 30: 27-69.

Cabrera, A. y A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Organización de los Estados Americanos. Serie de Biología, Monografía Nro 13. 122 pp.

Cabrera, A. 1939. Las comunidades vegetales de las dunas costaneras de la Provincia de Buenos Aires. *DAGI I*: 3-43.

Cabrera, A.L. 1968. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del INTA, Buenos Aires. pp. 33-101.

Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enc. Arg. Agr. Jard.* 2(1). ACME, Buenos Aires.

Cabrera, A.L. y E. Zardini. 1978. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. ACME, Buenos Aires 715 pp.

Cavallotto, J.L. 1995. Evolución geomorfológica de la costa del Río de la Plata. Tesis doctoral, Fac. Cs. Nat. y Museo. UNLP.

Connell, J. H., J.C. Tracey y L.J. Webb. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecol. Monog.* 54: 141-164

Connell, J.H. y R.O. Slatyer. 1979. Mechanisms of sucesion in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.

Culvert, D. y A.J. Beattie. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology* 64: 485-492.

Cullinam, V.I. y J.M. Thomas. 1992. A comparisson of quantitative methods for examinig landscape pattern and scale. *Land. Ecol.* 7: 211-227.

Dascanio, L.M. y S.E. Ricci. 1988. Descripción florístico estructural de las fisonomías dominadas por árboles en la Reserva Integral de Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev. Mus. La Plata (N.S.), Bot.* 14: 191-206.

Dascanio, L.M., M.D. Barrera y J.L. Frangi. 1994. Biomass, structure and dry matter dynamics of subtropical alluvial and exotic *Ligustrum* forests at the Río de La Plata, Argentina. *Vegetatio* 115: 61-76.

De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old field sucesion: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.

Digby, P.G.N. y R.A. Kempton. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities.* Chapman & Hall, London, 203 pp.

Domingo F., J. Puigdefabregas, S.C. Clark, L. Incoll y J.G. Lockwood. 1991. Plant physiological behavior in relation to water in a semiarid environment in southeast Spain. Hydrological interactions atmosphere, soil and vegetation. *Proceedings of the Vienna Symposium, August 1991.* IAHS Publ. 204: 335-343.

- ✓ Dottori, N. 1990. Anatomía reproductiva en Ulmaceae "sensu lato" II. Estructura y desarrollo del fruto de *Celtis tala* y *Trema micrantha*. Bol. Soc. Argent. Bot. 26: 247-257.
- ✓ Ellison, A.M., J.S. Denslow, B.A. Loiselle y D. Brenés. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical melastomataceae. Ecology 74: 1733-1749.
- ✓ Facelli, J.M. y R.J.C. León. 1986. El establecimiento espontáneo de árboles en la Pampa, un enfoque experimental. Phytocoenología 14:263-274.
- ✓ Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, London 157 pp.
- ✓ Fidalgo, F., Colado, O. y F.O. De Francesco. 1973. Sobre ingresiones marinas en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (Provincia de Buenos Aires). Act. V Cong. Geol. Arg. III:227-247
- ✓ Fowler, N M. 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effect. Ecology 69: 947-961
- ✓ Gautier-Hion, A., J.M. Duplantier, R. Quris, F. Fear y C. Sourd. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. Oecologia 65:324-337
- Gordon, D. R., J.M. Welker, J.W. Menke y K. J. Rice. 1989. Competition for soil water between annual plants and Blue Oak (*Quercus douglasii*) seedlings. Oecologia 79: 533-541.
- Goya, J.F., L.G. Placci, M.F. Arturi y A.D. Brown. 1992. Distribución y características estructurales de los talaes de la Reserva de Biosfera "Parque Costero del Sur". Revista de la Facultad de Agronomía La Plata 68: 53-64
- ✓ Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Ecology 64: 1367-1380.

- ✓ Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic press, London, England.
- ✓ Herrera, C. y P. Jordano. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. Ecol. Mon. 51: 203-218.
- ✓ Hoppes, W. 1988. Seed fall patterns of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. Ecology 69: 320-329.
- ✓ Horn, H. S. 1981. Some causes of variety in patterns of secondary succession. En D.C. West, H.H. Shugart, y D.B. Botkin (Eds.) Forest succession, Concepts and application: 24-35.
- ✓ Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 201-228.
- ✓ Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. Science 203: 1299-139.
- ✓ Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. Oikos 35: 214-229.
- ✓ Hurbertt, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecol. Monog. 54: 187-211.
- ✓ Hurtado, M. y J.A. Ferrer. 1988. Guía de campo de las Segundas Jornadas de suelos de la Región Pampeana. La Plata, 83 pp.
- ✓ Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. Science 219:187-189.

Jongman, R.H., C.J.F. ter Braak y O.F.R. van Tongeren. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, 299 pp.

✓ Knoop, W.T. y B.H. Walker. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern african savanna. J. Ecol. 73: 235-253.

✓ Kozlowsky, T.T. 1982. Water supply and tree growth. Forestry Abstracts 43: 57-161.

✓ Kramer, P.J. 1974. Fifty years of progress in water relation research. Plant Physiol. 54: 463-471.

✓ Lauenroth, W.K., O.E. Sala, D.P. Coffin y T.B. Kirchner. 1994. The importance of soil water in the recruitment of *Bouteloua gracilis* in the shortgrass steppe. Ecological Applications 4: 741-749.

✓ León, J.C.R., Burkart, S. E. y C. P. Movia. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la depresión del Salado. Serie fitogeográfica 17. La vegetación de la República Argentina. SEAGN-INTA Bs. As. 78pp.

✓ Lieberman, M., D. Lieberman y R. Peralta. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. Ecology 70: 550-552.

✓ Lodhi, M.A.K. 1976. Role of allelopathy as expressed by dominating trees in a lowland forest in controlling the productivity and pattern of herbaceous growth. Amer. J. Bot. 63: 1-8. X

✓ Lodhi, M.A. K. 1978 a. Alelopathic effects of decaying litter of dominant trees and their associated soil in a lowland forest community. Amer. J. Bot. 65: 340-344.

✓ Lodhi, M.A. 1978 b. Comparative inhibition of nitrifiers and nitrification in a forest community as a result of allelopathy nature of various tree species. Amer. J. Bot. 65: 1135-1137.

- ✓Lodhi, M.A. y G.L. Nickell. 1973. Effects of leaf extracts of *Celtis laevigata* on growth, water content, and carbon dioxide exchange rates of three grass species. Bull. Torrey Bot. Club 100: 159-165.
- ✓Lugo, A.E. 1992. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. Ecol. Monog. 1-41.
- ✓Maguire, D.A. y R. T. Forman. 1983. Herb cover effects on tree seedling pattern in a mature Hemlock-Hardwood forest. Ecology 64:1367-1380.
- ✓Marquis, R.J., H.J. Young y H.E. Braker. 1986. The influence of understory vegetation cover on germination and seedling establishment in a tropical lowland wet forest. Biotropical 18: 273-278.
- ✓Masaki, T., Y. Kominami y T. Nakashizuka. 1994. Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Kornus controversa* in a temperate forest. Ecology 75: 1903-1910.
- ✓Mc Connaughay, K.D.M. y F.A. Bazzaz. 1991. Is physical space a resource? Ecology 72: 94-103.
- ✓Mc Donnell, M.J. y E.W. Stiles. 1983. The structural complexity of oldfield vegetatio and the recruitment of bird dispersed plants species. Oecologia 56:109-116.
- ✓Moeur, M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. For. Sci. 39: 756-775.
- ✓Morello, J. 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras del Chaco Argentino. IDIA 237: 31-52.
- ✓Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. J. Wiley & Sons. New York.

- ✓ Murriello, S.E., M.F. Arturi y A.D. Brown. 1992. Fenología de las especies arbóreas de los talaes del este de la Provincia de Buenos Aires. *Ecología Austral* 3: 25-31.
- Murray, K.G., S. Russell, C.M. Picone, K. Wiennett-Murray, W. Sherwood y M.L. Kuhlmann. 1994. Fruit laxative and seed passed rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75: 989-994.
- ✓ Nambiar, E. K. y R. Sands. 1992. Effects of compaction and simulated root channels in the subsoil on root development, wateruptake and growth of radiata pine. *Tree Physiol.* 10: 297-306.
- ✓ Nambiar, E. K. y R. Sands. 1993. Competition for water and nutrients. *Can. J. For. Res.* 23: 1955-1968.
- ✓ Parodi, L. 1939. Los bosques naturales de la Porvincia de Buenos Aires. *Acad. Nac. de Cs. Exac. y Naturales Buenos Aires.*
- ✓ Parodi, L. 1940. Distribución geográfica de los talaes de la Pcia. de Buenos Aires. *Darwiniana* 4:33-56.
- ✓ Parodi, L. 1942. ¿Por qué no existen bosques naturales en la llanura bonaerense si los árboles crecen en ella cuando se los cultiva. *Rev. Cent. Est. Agronomía* 30: 387-390.
- ✓ Parrotta, J.A. 1992. The role of plantations forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agric. Ecosystems. Environ.* 41: 115-133.
- ✓ Pascale, A.J. y E.A. Damario. 1977. El balance hidrológico seriado y su utilización en estudios climáticos. *Rev. Fac. Agronomía, La Plata* 53: 15-34
- ✓ Pereira, J.S. y T.T. Kozlowsky. 1977. Variations among woody angiosperms in response to flooding. *Physiol. Pln.* 41: 184-192.

- ✓ Pielou E. C. 1969. An introduction to mathematical ecology. John Wiley & Sonns, New York 286 pp.
- ✓ Raynal, D J y F A Bazzaz. 1973. Establishment of sucesional plant populations on forest and prairie soli. Ecology 54: 1335-1341
- ✓ Ribichich, A.M. 1996. Celtis tala Planchon (Ulmaceae s. l.) seedling establishment on contrasting soils and microdisturbances: A greenhouse trial concerning adults' field distribution pattern. Flora 191: 321-327.
- ✓ Rice, E.R. 1979. Allelopathy-an update. The Bot. Rev. 45: 15-109.
- ✓ Sala, J.M. 1975. Recursos hídricos. Relatorio VI Cong. Geol. Arg.
- ✓ Sala, O.E., R.A. Golluscio, W.K. Lauenroth y A. Soriano. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the patagonian steppe. Oecologia 81: 501-505.
- ✓ Sánchez, R.O., J.A. Ferrer, O.A. Duymovich y M.A. Hurtado. 1976. Estudio pedológico integral de los Partidos de Magdalena y Brandsen (Provincia de Buenos Aires). Anales del LEMIT Serie II N° 310, 1
- ✓ Schaetzl, R.J., S.F. Burns, D.L. Johnson y T.W. Small. 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. Vegetatio 79: 165-176.
- ✓ Siegel, S. 1988. Non parametric statistics for behavioral sciences. Second edition. Mc Graw-Hill, New York, Toronto, and London.
- ✓ Smith, T.M. y P.S. Goodman. 1987. Successional dynamics in an *Acacia nilotica-Euclea divinorum* savanna in southern Africa. J. Ecol. 75: 603-610.
- ✓ Smith, A J. 1975. Invasion and ecesis of bird disseminated woody plants in a

temperate forest sere. Ecology 56:19-34

- ✓ Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. Biometry. Third edition. WH Freeman, San Francisco, California, USA. X
- ✓ Sork, V.L. 1988. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. Ecology 68: 1341-1350.
- ✓ Steel, R.G. y J.H. Torrie. 1992. Bioestadística: principios y procedimientos. Segunda edición. Mc Graw-Hill, New York, Toronto, and London.
- ✓ Streng, D.R., J.S. Glitzenstein y P.A. Harcombe 1989. Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. Ecological Monographs 59: 177-204.
- ✓ Tang, Z.C. y T.T. Kozlowski. 1982. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. Can. J. For. Res. 12: 196-202.
- ✓ ter Braak, C.J.F. 1987. Ordination. En Data analysis in community and landscape ecology (Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Braak y O.F.R. van Tongeren, eds.) Editorial Universitaria Panamá. p. 91-133.
- ✓ Tilman, D. 1985. The resource ratio hypothesis of plant succession. Am. Nat. 125: 827-853.
- ✓ Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradient: how important is colonization limitation. Ecology 74: 2179-2191.
- ✓ Tschapek, M.W. 1959. El agua en el suelo. Colección científica del I.N.T.A., Buenos Aires 402 pp.

- ✓ Turner, G. M. y R.H. Gardner. 1990. Quantitative methods in landscape ecology. The analysis and interpretation of landscape heterogeneity. Springer-Verlag, New York, 536 pp.
- ✓ van der Valk , A. G. 1992. Establishment, colonization and persistence. En Glenn-Lewin D., R. Peet y T. Veblen (Eds.), Plant sucesion. Theory and prediction. Chapman & Hall. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras: 60-92.
- ✓ Vervoorst F. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado. Serie fitogeográfica 7. La vegetación de la República Argentina. SEAGN-INTA Bs As 259 pp.
- ✓ von Bertalanffy, L. 1976. Teoría General de los sistemas. Fundamentos, desarrollo, aplicaciones. Fondo de Cultura Económica, México 303 pp.
- ✓ Warner, R.R. y P.L. Cheeson. 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. Am. Nat. 25: 769-787.
- ✓ Whitmore, T. C. 1982. On the pattern and process in forest. In Newman Ed. The plant community as a working mechanism. 45-56.
- ✓ Whitmore, T.C. 1989. Canopy and the two major tree forests groups. Ecology 70: 536-538.
- ✓ Wood, K. 1979. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. Oikos 33: 31-39.

